



Ecophysiologie et diversité génétique de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida* Del.), un arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride. Fonctionnement hydrique et efficience d'utilisation de l'eau d'arbres adultes en parc agroforestier et de juvéniles en conditions semi-contrôlées. Tome 1 : Partie synthèse

Olivier Roupsard

► **To cite this version:**

Olivier Roupsard. Ecophysiologie et diversité génétique de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida* Del.), un arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride. Fonctionnement hydrique et efficience d'utilisation de l'eau d'arbres adultes en parc agroforestier et de juvéniles en conditions semi-contrôlées. Tome 1 : Partie synthèse. Ecologie, Environnement. Université Henri Poincaré - Nancy I, 1997. Français. NNT : . tel-00426396

HAL Id: tel-00426396

<https://theses.hal.science/tel-00426396>

Submitted on 26 Oct 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université H. Poincaré de Nancy I,
Faculté des Sciences,
Domaine Scientifique
Victor Grignard,
B.P. 239,
54506 Vandoeuvre-lès-Nancy.

C.I.R.A.D.-Forêt,
Campus International
de Baillarguet,
B.P. 5035,
34032, Montpellier.

I.N.R.A.,
Centre de Recherches Forestières,
Unité d'Ecophysiologie Forestière,
Equipe de Bioclimatologie,
54280 Champenoux.

École Doctorale : Biologie et Santé
U.F.R. : Sciences et Techniques Biologiques

**Écophysiologie et Diversité Génétique
de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida* Del.),
un Arbre à Usages Multiples d'Afrique Semi-Aride.**

Fonctionnement hydrique et efficacité d'utilisation de l'eau d'arbres adultes en parc
agroforestier et de juvéniles en conditions semi-contrôlées.

TOME I : Partie Synthèse

Thèse de Doctorat sur Publications
Spécialité : Écophysiologie Forestière

Présentée par Olivier Roupsard



Soutenue publiquement le 18 décembre 1997 devant la commission d'examen composée de :

P. Dizengremel
A. Ferhi
F. Tardieu
H. I. Joly
E. Dreyer
M. De Raissac
B. Mallet

Prof., Université de Nancy I
Maître Conf, Université de Paris VI
Dir. de Recherches I.N.R.A.
Chercheur C.I.R.A.D.
Dir. de Recherches I.N.R.A.
Chercheur C.I.R.A.D.
Chercheur C.I.R.A.D.

Président
Rapporteur
Rapporteur
Directrice de thèse
Directeur de thèse
Examineur
Examineur

REMERCIEMENTS

J'adresse ici toute ma reconnaissance à ceux qui m'ont entouré durant ces quelques années. Qu'ils sachent combien j'ai eu de plaisir à les côtoyer.

A Madame et Messieurs les membres du jury, pour avoir planché sur le manuscrit, animé la discussion, et éclairé ce sujet de leurs propres réflexions :

**Pierre Dizengremel,
André Ferhi,
François Tardieu,
Erwin Dreyer,
Hélène Joly,
Bernard Mallet,
Marcel De Raissac.**

Aux trois instituts, et à leurs responsables qui m'ont ouvert leurs portes :

**-l'INERA-Productions Forestières (ex-IRBET) de Ouagadougou, qui m'a offert un accueil extrêmement chaleureux et des conditions de travail idéales : je remercie tout particulièrement Messieurs Michel Sedogo, Sibiri Jean Ouedraogo, Jean-Marie Ouadba, et Jean-Noël Poda,
-Le CIRAD-Forêt, qui a mis en oeuvre tous les moyens scientifiques et logistiques souhaitables : Messieurs Jean-Marc Dubois, Jacques Valeix, Jean-Claude Bergonzini, et Jacques Dubernard,
-L'INRA-Nancy, où j'ai bénéficié d'un très solide encadrement scientifique : Messieurs François Le Tacon et Gilbert Aussenac.**

A mes deux directeur et directrice scientifiques, dont l'utopie fut de mêler génétique et écophysiologie, qui surent en convaincre leurs pairs, et aussi me persuader de les suivre. Je devine combien il est subtil de diriger sans dirigisme, et de laisser faire sans laisser-aller, aussi je leur témoigne toute mon admiration :

Erwin Dreyer, pour m'avoir distillé sa passion du métier, jour après jour,

Hélène Joly, pour avoir défini et dynamisé la partie « diversité génétique », et ceci malgré ma « dérive générique ».

Aux scientifiques des laboratoires pour leur disponibilité, et leurs judicieux conseils :

Jean-Marc Guehl, qui a insufflé un vent isotopique au laboratoire; son expérience dans le domaine des isotopes naturels du carbone et de leur application à l'estimation de l'efficacité de l'eau a été déterminante pour mon travail;

Bernard Mallet, pour m'avoir accueilli et soutenu dans son équipe d'agroforestiers, m'avoir offert une écoute attentive, des moyens de travailler, et aussi une tribune;

André Ferhi, qui m'a initié dans son laboratoire de Thonon-les-Bains aux techniques du $\delta^{18}\text{O}$, et réalisé avec Agnès Noir toutes les mesures;

Denis Depommier, dont l'expérience du terrain fut déterminante, et dont j'ai lu et soupesé la thèse avec admiration. Merci également pour son chaleureux accueil au Burkina Faso;

André Granier, qui m'a prodigué des conseils en or dans des moments critiques, et m'a fourni en outils de mesure des flux de sève;

Patrick Gross, qui m'a approvisionné et dépanné en direct sur une infinité de dispositifs techniques;

Étienne Dambrine, pour s'être investi dans ce sujet, et bien sûr pour son humour;

François Pallo, pour m'avoir soutenu dans sa discipline, la Pédologie;

Anne-Marie Domenach, qui m'a invité dans son laboratoire pour établir un protocole expérimental de $\delta^{15}\text{N}$;

Catherine Picon-Cochard, pour ses conseils inspirés sur l'efficacité de l'eau et $\delta^{13}\text{C}$;

Mahamadi Dianda, pour ses lumières sur la fixation de l'azote et les stats;

Ousmane Boukary Diallo, pour m'avoir fait visiter ses essais de terrain;

Didier Lesueur, pour avoir alimenté bibliographie et discussions sur la fixation de l'azote;

Amadou Bâ et Salawu Assimi pour m'avoir ouvert les portes du laboratoire de microbiologie de l'IRBET;

Jack Dainty, pour s'être penché pour le moins sur la rhétorique anglaise de mes manuscrits.

Je remercie aussi chaleureusement **Nathalie Bréda, Hervé Cochard, Pierre Monpied, Jean-Luc Dupouey, Yves Nouvellet, Neya Beli, Wétian Bognounou, Pierre Détéienne, François Besse, Louis Houde.**

A ceux qui ont donné courageusement de leur personne, dans des expérimentations ingrates, pour égrener des résultats au compte-goutte :

Laurent Zongo, qui a été responsable des mesures en pépinière à l'IRBET et a enduré deux années de pesées en plein soleil. Il s'est véritablement surpassé. Merci aussi à ses nombreux collègues, notamment **Jean Yaméogo**;

Jean-Marie Desjeunes et Jean-Marie Gioria, qui étaient responsables des essais en serre à l'INRA, qui ont fourni un travail extrêmement soigné, dont je n'ai même pas eu le courage d'exploiter la totalité. Je dois aussi les remercier à titre personnel de m'avoir hébergé dans leur bureau, rendu mille menus services, et supporté mes états d'âme;

Aboudramane Dao, qui a réalisé la plupart des suivis de terrain à Dossi, très souvent seul, et qui a travaillé très consciencieusement;

Agnès Noir, qui a réalisé toutes les mesures de $\delta^{18}\text{O}$ à Thonon;

Laurent Gall, qui a fait respirer *Faidherbia albida*;

Zunoué et Paul Kobié, qui ont assuré d'interminables veilles, au cours de nuits parfois très humides auprès du matériel de flux de sève à Dossi;

Pierre Kobié, qui a suivi la phénologie des arbres et a souvent démarché pour moi auprès des gens du village de Dossi;

Les frères N'kambi et Kobié, qui ont creusé des puits vertigineux à Dossi pour collecter des racines, au péril de leur vie quelquefois;

Georges Monne, qui a fait des journées de saisie d'une qualité irréprochable à l'IRBET;

Les chauffeurs de l'IRBET, **Gnanou Yaya, Ouedraogo Rasmane, Tiendrebeogo Karim, Ali, Boukary**, qui m'ont trimbalé avec tout mon barda;

Édouard Bohin, pour les capteurs de flux de sève et les mesures foliaires;

José Berthier, Sébastien Remy, pour leur précieux coup de main.

A celles et ceux qui m'ont prodigué leur infinie gentillesse :

Amparo Sanchez, *dea ex machina*,

Laure Ouedraogo, Annick Kabore, Brigitte Bastide, Vi Cao, les souriantes dames de l'IRBET,

Rosine Gross, Jacqueline Bohin, Jean-Frédéric Muller, Danièle Perrin, Franck Radnai, François Geremia, Roger Schipffer, Béatrice Richard, Bernard Clerc, François Willm, Chantal Diaz, les sympathiques collègues de l'INRA et du CIRAD,

Sabine Girard, Catherine Picon-Cochard, Christine Fort, Stéphanie Lebaube, François Lebourgeois, Berndt Zeller, Damien Lemoine, Damien Bonal, Nicolas Barrière, Sandrine Durieux, Christelle Bernard, Marianne Peiffer, Tiby Guissou, les « petits mousses » des laboratoires, dont j'ai partagé les embruns.

A ceux qui m'ont poussé et soutenu depuis longtemps dans cette voie improbable :

René Delépine, Clotilde Boisvert, Jean-Pierre Chaumont, et tous mes professeurs d'autrefois.

Aux amis rencontrés au cours de ces épisodes :

Luc Croise, Mahamadi Dianda, Joseph Manauté, Amparo Sanchez, Kadidia Sanon, Anne Duquesnay.

A mes parents, délaissés au cours des mêmes épisodes.

Avant Propos

Cette thèse de l'Université Henri Poincaré de Nancy I est rédigée sous la forme d'une synthèse générale en français, suivie de quatre publications en anglais. La synthèse est conçue pour être lue indépendamment des articles. Toutes les figures et tableaux utilisés dans la synthèse sont donc reproduits en face du texte, sauf exception. Les variables utilisées dans le texte français de la synthèse ont été abrégées selon les conventions anglaises, pour faciliter les recoupements avec les articles.

Articles scientifiques présentés en anglais :

Article 1-Roupsard O, Ferhi A, Pallo F, Granier A, Depommier D, Mallet B, Joly HI, Dreyer E. Water relations of the multi-purpose tree *Faidherbia albida* (Del.) in a Parkland of semi-Arid Western Africa: seasonal time-course of water potential, sapflow, and depth of soil water uptake. En préparation.

Article 2-Roupsard O, Ferhi A, Pallo F, Depommier D, Joly HI, Dreyer E. Spatial variability of water relations, $\delta^{13}\text{C}$ and N-fixation ($\delta^{15}\text{N}$) of adult *Faidherbia albida* (Del.), in a parkland of semi-arid western Africa. En préparation.

Article 3-Roupsard O, Joly HI, Dreyer E. Initial growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in seedlings of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida*, Del.), a multipurpose-tree of semi-arid Africa. Provenance and drought effects. *Annales des Sciences Forestières*, sous presse.

Article 4-Roupsard O, Joly HI, Dreyer E. Rock phosphate and drought effects on transpiration efficiency, $\Delta^{13}\text{C}$ and N-fixation ($\delta^{15}\text{N}$) in provenances of *Faidherbia albida* (Del), a leguminous tree of semi-arid Africa. En préparation.

Liste des Abréviations

- A : assimilation nette de CO₂ ($\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- a, b : coefficients de discrimination du ¹³CO₂, lors de la diffusion stomatique du CO₂ (a = 4,4 ‰), et lors de la carboxylation (b = 27 ‰) chez les plantes C₃ (Farquhar et al, 1982)
- A/g : efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau ($\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{ mol}^{-1}$)
- b_{fix} : discrimination isotopique, tenant compte de la légère diminution de δ¹⁵N (-0,2 à -2 ‰ pour mille) entraînée par le processus de fixation. Pour *Faidherbia albida*, nous l'avons fixé à -2 ‰, c'est-à-dire la moyenne de deux valeurs obtenues par Shearer et Kohl (1983, et 1988) sur *Prosopis glandulosa*, une autre Mimosoideae, en milieu sans N
- C_a : fraction molaire de CO₂ dans l'atmosphère ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- C_i : fraction molaire de CO₂ dans les espaces intercellulaires ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- Δ : discrimination isotopique du carbone (‰)
- δ¹³C : composition isotopique en carbone (‰)
- δ¹⁵N : composition isotopique en azote (méthode de l'abondance naturelle du ¹⁵N) (‰)
- δ¹⁸O : composition isotopique en oxygène (‰)
- dF : densité de flux de sève ($\text{l dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$)
- DIA : diamètre au collet (mm)
- ΔT_M, ΔT_U : différence de température entre les deux sondes (°C) d'un fluxmètre (Granier, 1985), maximale et courante respectivement
- ΔΨ : différence de potentiel hydrique entre les deux extrémités de la plante, sol et feuille (MPa)
- E : transpiration foliaire ($\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- F : flux de sève (l h^{-1})
- Φ_c : proportion de carbone assimilé perdu par respiration, allocation aux symbiontes, exsudation, turnover des racines, etc.
- Φ_w : proportion de vapeur d'eau perdue indépendamment de la photosynthèse
- FWU : consommation en eau finale, calculée sur trois jours en fin d'expérience ($\text{g H}_2\text{O}$)
- g : conductance stomatique à la vapeur d'eau ($\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- g_{CO2} : conductance foliaire au CO₂ ($\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- g_L : conductance hydraulique totale spécifique sol-feuilles ($\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)
- H : hauteur (cm)
- Indices _H et _L : mesures sous fort et faible éclaircissement, respectivement
- k : concentration de la plante en carbone (%)
- LAR : rapport surface foliaire totale:biomasse totale ($\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$)
- LDM : biomasse foliaire (g)
- LMR : rapport biomasse foliaire:biomasse totale
- v = ω_i-ω_a (mmol mol^{-1}) : v est la différence de fraction molaire de vapeur d'eau entre les sites d'évaporation sous-stomatiques supposés être à saturation (ω_i) et l'air mesuré hors de la couche limite (ω_a). v peut être aussi exprimé en mbar bar^{-1} , et le produit (v x P), P étant la pression atmosphérique, correspond au "déficit de saturation de vapeur d'eau" (VPD).
- PFD : densité de flux de photons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$);
- R : réserve hydrique totale du profil (mm)
- R:S : rapport racinaire:caulinaire
- RDM : biomasse racinaire (g)
- REW : fraction de réserve utile hydrique disponible
- RLA : rapport biomasse racinaire:surface foliaire totale (g m^{-2})

RMR : rapport biomasse racinaire:biomasse totale

R : rapport isotopique

R_u : réserve hydrique utile (mm), calculée entre la capacité au champ (estimée à pF3 = 1 bar), et le point de flétrissement permanent (estimé à pF4,2 = 16 bar)

SA : surface d'aubier conducteur (dm^2)

SDM : biomasse de la tige (g)

SF : surface foliaire (m^2)

SLA : surface foliaire spécifique ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)

SMR : rapport tiges: biomasse totale

T : transpiration d'un couvert (mm)

TDM : biomasse totale (g)

TLA : surface foliaire totale (m^2)

Tt : transpiration totale (kg)

TWU : consommation en eau totale (kg)

VPD : déficit de saturation de vapeur d'eau (hPa)

W : efficacité de l'utilisation de l'eau ($\text{g}_{\text{MS}} \text{kg}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$)

W_t : efficacité de transpiration ($\text{g}_{\text{MS}} \text{kg}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$)

Ψ : potentiel hydrique (MPa)

Ψ_b : potentiel hydrique de base (MPa)

Ψ_m : potentiel hydrique minimum (MPa)

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION GENERALE	1
1.1 PRESENTATION DE L'ESPECE.....	1
1.2 FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DES ADULTES EN PARC AGROFORESTIER	2
1.3 DIVERSITE GENETIQUE DE LA CROISSANCE INITIALE ET DE L'EFFICIENCE DE L'EAU	4
1.4 ECOPHYSIOLOGIE ET FIXATION SYMBIOTIQUE DE L'AZOTE	6
2. CADRE THEORIQUE.....	8
2.1 FONCTIONNEMENT HYDRIQUE.....	8
2.1.1 Transfert de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère (SPAC).....	8
2.1.2 Effets de la sécheresse édaphique.....	11
2.2 EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU ET DISCRIMINATION ISOTOPIQUE DU CARBONE	12
2.2.1 Expressions de l'efficacité d'utilisation de l'eau.....	12
2.2.2 Composition isotopique (δ).....	12
2.2.3 Discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$ ou Δ).....	13
2.2.4 Modèles reliant l'efficacité de l'eau à $\Delta^{13}\text{C}$	13
2.3 FIXATION SYMBIOTIQUE DE L'AZOTE.....	16
2.3.1 Principes.....	16
2.3.2 Pouvoir fixateur d'azote.....	16
2.3.3 Estimation de l'intensité de la fixation.....	16
3. PARTIE I : FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET NUTRITION AZOTEE DES ADULTES EN CONDITIONS NATURELLES. VARIABILITE SAISONNIERE ET STATIONNELLE.....	18
3.1 APPROCHES METHODOLOGIQUES.....	18
3.1.1 Site et Climat.....	18
3.1.2 Evapotranspiration potentielle	19
3.1.3 Transpiration réelle des arbres.....	19
3.1.4 Profondeur de prélèvement de l'eau par les racines.....	23
3.1.5 $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$	25
3.2 RESULTATS ET DISCUSSION	26
3.2.1 Pluviométrie et phénologie.....	26
3.2.2 Intensité de la sécheresse.....	27
3.2.3 Profondeur de prélèvement de l'eau.....	28
3.2.4 Consommation en eau	29
3.2.5 Sensibilité des faidherbias adultes à la sécheresse.....	30
3.2.6 Total annuel de consommation en eau.....	31
3.2.7 Croissance radiale.....	31
3.2.8 Efficacité d'utilisation de l'eau.....	31
3.2.9 Fixation symbiotique de l'azote.....	35
3.2.10 Fixation d'azote et efficacité d'utilisation de l'eau.....	36
3.3 CONCLUSIONS PARTIELLES SUR LA PARTIE I.....	38
4. PARTIE II : DIVERSITE GENETIQUE DE LA CROISSANCE INITIALE, DE L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU ET DE LA NUTRITION AZOTEE AU STADE JUVENILE	39
4.1 APPROCHES METHODOLOGIQUES.....	39
4.2 RESULTATS ET DISCUSSION	40
4.2.1 Effet Provenance.....	41
4.2.2 Effet Environnement.....	44
4.2.3 Interactions Géotype x Environnement	45
4.2.4 Effet Disponibilité en eau du sol.....	45
4.2.5 Effet Fertilisation par phosphates naturels.....	46
4.2.6 Variabilité des relations entre efficacité d'utilisation de l'eau et Δ	47
4.2.7 Fixation d'azote et efficacité d'utilisation de l'eau	49
4.3 CONCLUSIONS PARTIELLES SUR LA PARTIE II.....	50

5. CONCLUSION GENERALE	51
5.1 FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET CROISSANCE.....	51
5.1.1 Adultes.....	51
5.1.2 Juvéniles.....	52
5.2 TOLERANCE A LA SECHERESSE DES ADULTES ET DES JUVENILES.....	53
5.3 EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU	53
5.4 NUTRITION AZOTEE.....	54
5.5 CONSEQUENCES DE LA FEUILLAISSON TARDIVE.....	54
6. PERSPECTIVES ET APPLICATIONS.....	55
6.1 EN ECOPHYSIOLOGIE	55
6.1.1 <i>Domaine de validité des résultats sur arbres adultes</i>	55
6.1.2 <i>Fonctionnement des semis</i>	55
6.1.3 <i>Fonctionnement des drageons</i>	55
6.1.4 <i>Contrôle de la phénologie</i>	56
6.1.5 <i>Variabilité génétique de W et Δ, et effets environnementaux</i>	57
6.2 POUR INTEGRER LES APPROCHES DE L'ECOPHYSIOLOGIE ET DE LA FIXATION D'AZOTE	57
6.3 POUR LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES AGROFORESTIERS	58
6.3.1 <i>Utilisations possibles des isotopes</i>	58
6.3.2 <i>Consommation de la composante arbre des parcelles</i>	59
6.3.3 <i>Interactions arbres-cultures</i>	59
7. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	60

→ **Photo 1 :**

Faidherbia albida
adulte en fleurs en
cours de saison sèche.
Parc agroforestier de
Dossi, Burkina Faso.
Décembre 1995.



→ **Photo 2 :** Parc

agroforestier en début
de saison sèche. Au
premier plan, un
fromager (*Ceiba
pentandra*) est
défeuillé. Tous les
faidherbias sont feuillés
au dernier plan. Dossi,
Burkina Faso. Octobre
1995.



→ **Photo 3 :** Parc

agroforestier en début
de saison humide. Au
second plan à gauche,
un fromager (*Ceiba
pentandra*) est feuillé.
Tous les faidherbias
sont défeuillés au
dernier plan. Dossi,
Burkina Faso. Juin
1996.



1. INTRODUCTION GENERALE

1.1 Présentation de l'espèce

Faidherbia albida (Del). A. Chev. (syn. *Acacia albida*, Del) est un arbre Africain de la famille des Legumineae, sous-famille des Mimosoideae. Il est très proche de la tribu des Acacieae, avec néanmoins quelques différences, qui en font un genre à part des acacias (Chevalier 1934 ; CTFT, 1988 ; Joly 1991). L'arbre est vigoureux, atteignant couramment une hauteur de 15 à 20 m (Photo 1) avec une circonférence de tronc de l'ordre du mètre. C'est un arbre à usages multiples (feuilles et fruits fourragers, bois, propriétés médicinales), potentiellement fixateur d'azote et présentant un très grand intérêt dans les parcs agroforestiers aménagés traditionnellement par l'homme. Il a fait l'objet de nombreuses études scientifiques, de projets de développement, de campagnes pour la conservation et l'utilisation rationnelle de ses ressources génétiques.

Son aire de répartition est remarquablement vaste (figure 1) : au Nord, elle forme un bandeau des côtes occidentales aux côtes orientales de la zone subsaharienne, remonte également dans le Sahara, mais uniquement à la faveur des cours d'eau. Elle contourne la zone centrale guinéenne (humide), trouve sa limite australe au Lesotho, remonte le long de la côte atlantique Sud en Namibie et en Angola. Cette distribution s'accompagne d'une très importante amplitude écologique, en termes de pluviométrie (de 50 à 1500 mm ; Fagg et Barnes, 1990), de distribution des pluies (une ou deux saisons humides), d'hygrométrie, d'altitude, de sols, etc. L'espèce est représentée le plus fréquemment dans des formations ouvertes, depuis des peuplements ripicoles (en Afrique australe, en Afrique sahélienne), jusqu'à des systèmes agricoles (parcs agroforestiers, principalement en Afrique de l'Ouest). Il semble que les *faidherbias* affectionnent les sols profonds, légers, et pourvus d'une nappe phréatique, même profonde (CTFT, 1988).

Outre son amplitude écologique, la caractéristique la plus remarquable de *Faidherbia albida* est sa "phénologie inversée". Sa phase de végétation est centrée sur la saison sèche : les *faidherbias* débourrent en fin de saison des pluies, fleurissent et fructifient en cours de saison sèche, et la chute des feuilles suit généralement l'arrivée des nouvelles pluies (Photos 2 et 3). L'espèce est donc caducifoliée, et sa croissance est indéfinie durant la phase feuillée.

Cette productivité de contre-saison présente des avantages évidents pour l'économie des populations des zones sèches. En Afrique de l'Ouest principalement, *Faidherbia albida* a été intégré à l'économie rurale de longue date, et constitue la composante arborée principale de systèmes agro-sylvo-pastoraux appelés "parcs à *faidherbia*" (Pélissier, 1980 ; Ouedraogo 1994 ; Depommier, 1996 ; CIRAD-Forêt, 1996). Dans ces systèmes agroforestiers, les arbres sont disséminés dans les champs, avec une faible densité, de l'ordre d'une dizaine d'arbres à l'hectare. Émondé par les pasteurs, *Faidherbia albida* fournit du fourrage de grande qualité nutritionnelle aux troupeaux en période de soudure. En outre, les cultivateurs lui reconnaissent communément un effet améliorant du rendement de certaines cultures, en particulier céréalières. On parle des "effets *faidherbia*", dont l'origine est certainement complexe : comme la plupart des arbres, *Faidherbia albida* pourrait freiner l'érosion et la perte des éléments nutritifs, améliorer les propriétés physiques du sol, la fraction organique et la fertilité au sens large (Charreau et Vidal, 1965). Plus spécifiquement, il faut envisager un effet de concentration des déjections des troupeaux et de l'avifaune en saison sèche (faune attirée par l'ombrage, les insectes, etc.), et la

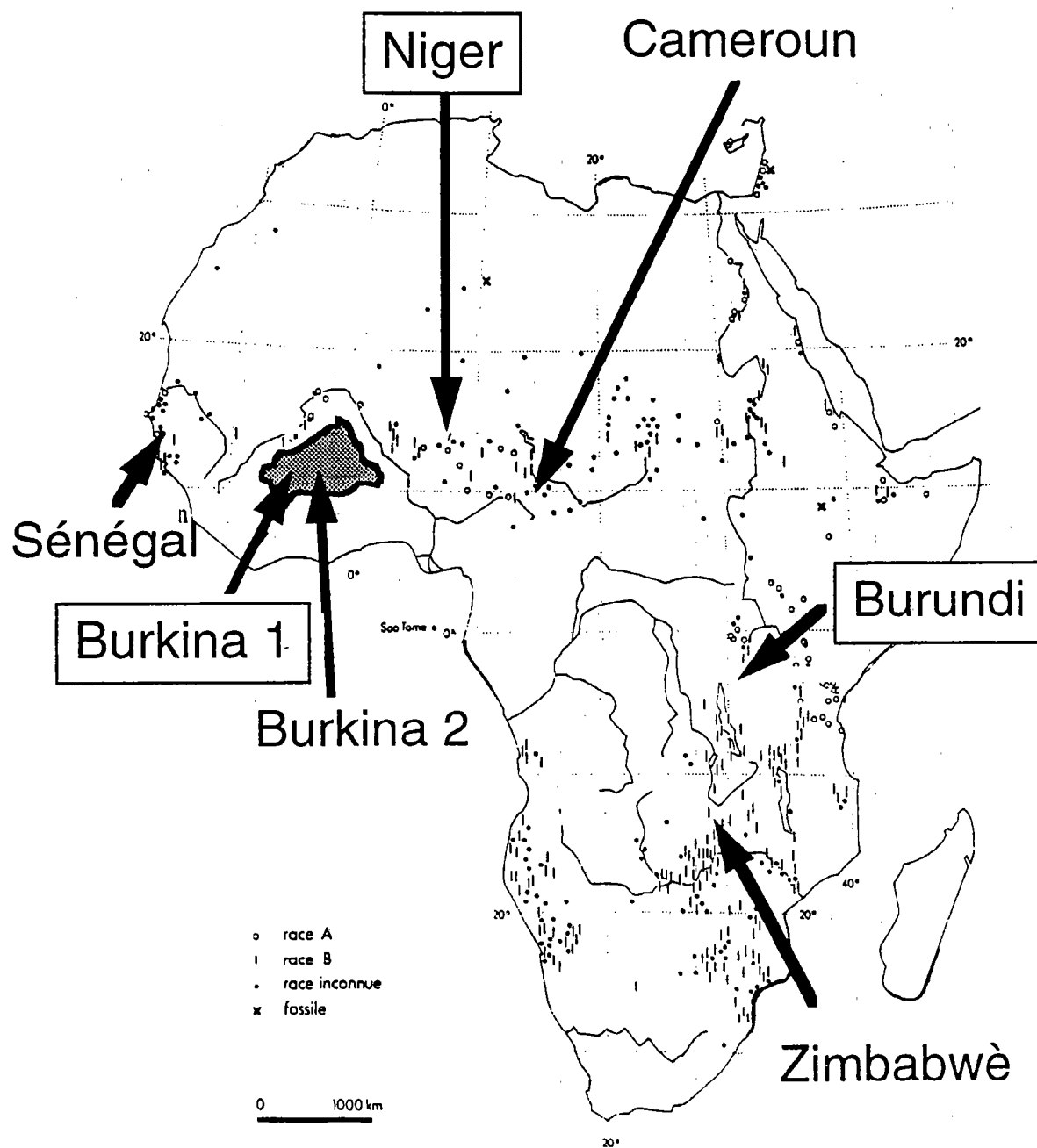


Figure 1 : Carte de r partition de *Faidherbia albida* (d'apr s Vassal et al, 1977). Les races A et B ont  t  d finies par Brenan (1959). L'origine g ographique des provenances utilis es dans notre propre  tude est indiqu e.

fixation symbiotique de l'azote. En saison humide, *Faidherbia albida* est défeuillé complètement ou presque, et la compétition avec les cultures pour la lumière, l'eau, les éléments nutritifs devient minimale. Aux intersaisons (levée des cultures, récolte), cette compétition reste possible, mais elle est peu étudiée. En définitive, on a coutume de classer *Faidherbia albida* parmi les essences à usages multiples, à fort potentiel, et donc à caractère prioritaire dans les programmes de développement agroforestier de nombreux pays semi-arides d'Afrique.

L'adoption d'une phénologie inversée est inattendue pour une essence de région sèche. Les faidherbias adultes transpirent probablement beaucoup, à en juger par leur vigueur. Il se peut donc qu'ils subissent des contraintes hydriques majeures au cours de la saison sèche, et/ou au cours de leur vie. S'agit-il d'une espèce très tolérante à la sécheresse, capable de continuer à croître en situation de contrainte hydrique sévère, ou au contraire d'une espèce évitant les contraintes, et mettant à profit sa profondeur d'enracinement ?

La chute des feuilles qui intervient à l'arrivée des pluies est très surprenante. Les arbres sont-ils stressés au cours de la saison sèche ? Pourquoi alors refeuillent-ils aussi tardivement, en fin de saison humide ? Cette phénologie inversée a suscité de très nombreuses hypothèses, s'appuyant par exemple sur l'origine géographique, sur la faible tolérance à l'ennoyage saisonnier des sols, ou sur un déterminisme endogène soumis à un contrôle externe (revue dans CTFT, 1988).

En raison de son enracinement profond et de sa prédilection pour les formations ripicoles à l'état naturel, de nombreux auteurs ont supposé que *Faidherbia albida* était phréatophyte. Sa stratégie face à la sécheresse est en réalité très peu connue. Que devient-elle dans les parcs agroforestiers, c'est-à-dire dans des écosystèmes transformés où elle a été introduite ? Pour mieux comprendre le fonctionnement écophysologique de *Faidherbia albida*, et ses conséquences pour la gestion des parcs agroforestiers, nous avons entrepris des suivis d'arbres adultes en parc, complétées par des mesures sur des juvéniles en conditions semi-contrôlées.

1.2 Fonctionnement hydrique des adultes en parc agroforestier

Nous avons choisi le parc sud-soudanien de Dossi, Burkina Faso, pour réaliser des suivis saisonniers du fonctionnement hydrique et de la nutrition (carbonée et azotée) de faidherbias adultes. Un transect a également été opéré pour en estimer la variabilité spatiale.

Les variations de pluviométrie et de taux feuillaison ont été enregistrées pour caler la période végétative par rapport aux saisons.

L'intensité de la contrainte hydrique édaphique ressentie par les arbres a été estimée par des suivis de potentiels hydriques foliaires, et comparée aux teneurs en eau du sol sur l'ensemble du profil vertical colonisé par les racines. Parallèlement, on a mesuré les variables climatiques pour préciser l'intensité de la contrainte hydrique atmosphérique.

Les évolutions saisonnières de croissance radiale, de transpiration totale par arbre (fluxmètre Granier, 1987) et de conductance hydraulique totale sol-feuilles ont été comparées à celles des contraintes hydriques édaphique et atmosphérique. On a déduit les variations de la conductance stomatique à la vapeur d'eau, g , de celles du rapport transpiration/évapotranspiration potentielle, et de surface foliaire. La consommation annuelle des faidherbias d'une parcelle a été estimée, et mise en rapport avec les précipitations.

Les niveaux de prélèvement de l'eau dans le sol ont été étudiés par la distribution verticale des racines, par la teneur en eau du sol, et par traçage isotopique (méthode de l'oxygène 18, $\delta^{18}\text{O}$). Le système racinaire de *Faidherbia albida* est essentiellement pivotant (Cazet, 1989), voir aussi Photo 4. Mais une grande variabilité architecturale du système racinaire a été décrite, et mise en relation avec la profondeur des sols notamment (Alexandre et Ouedraogo, 1992 ; Depommier, 1996). Des racines de *Faidherbia albida* ont été observées à des profondeurs supérieures à 30 m (Lemaître, 1954 ; Dupuy et Dreyfus, 1992), atteignant le voisinage de la nappe phréatique. On considère généralement que *Faidherbia albida* utilise des réservoirs hydriques profonds, et/ou qu'il est phréatophyte. Le comportement phréatophyte, bien que souvent admis n'a pas été démontré de manière expérimentale. En particulier, la contribution relative de la nappe et des horizons intermédiaires à l'alimentation en eau des arbres, ainsi que les variations saisonnières des niveaux de prélèvement étaient inconnus. Dans le présent travail, des gradients verticaux de $\delta^{18}\text{O}$ ont d'abord été recherchés dans l'eau du sol. On a ensuite comparé $\delta^{18}\text{O}$ de la sève brute avec ces gradients du sol et avec la composition de la nappe pour estimer les niveaux de prélèvement de l'eau par les faidherbias, ainsi que leurs variations saisonnières (Ehleringer et Dawson, 1992).

L'installation d'un stress hydrique édaphique et/ou atmosphérique est susceptible de provoquer rapidement la fermeture des stomates. En contrepartie, la fermeture des stomates affecte la disponibilité du CO_2 à l'intérieur des feuilles, on parle de limitation diffusionnelle de l'assimilation nette, A . Dans la plupart des cas, la fermeture des stomates s'accompagne d'une augmentation du rapport A/g , appelé efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (Ehleringer, 1993), g désignant la conductance stomatique. A/g est relié étroitement à la concentration de CO_2 dans les espaces intercellulaires des feuilles, C_i . Les variations de C_i influencent la composition isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des assimilats, et peuvent également dans de nombreux cas être intégrées par $\delta^{13}\text{C}$ de la matière sèche. La théorie présentée par Farquhar et al (1982) a été appuyée par de nombreuses preuves expérimentales. Nous mesuré $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles, et discuté de sa pertinence comme estimateur des variations de C_i et de A/g chez *Faidherbia albida*.

Nous avons également envisagé que la sécheresse puisse réduire la photosynthèse en affectant la nutrition, azotée notamment. L'assimilation de l'azote (absorption + fixation) peut devenir critique en cours de sécheresse, et induire une limitation biochimique de l'activité photosynthétique des feuilles. Celle-ci s'ajoute à la limitation diffusionnelle décrite plus haut. On a donc suivi la teneur en azote foliaire, comme variable explicative complémentaire du fonctionnement hydrique et de l'efficacité d'utilisation de l'eau.

En résumé, pour les arbres adultes en parc, nous avons tenté de répondre aux questions suivantes, déclinées dans le temps d'une saison de végétation et dans l'espace d'un transect dans un parc agroforestier : (i) comment se cale le cycle végétatif par rapport aux saisons ; (ii) quelle est l'évolution saisonnière de la contrainte hydrique ressentie par les arbres ; (iii) quelles sont les variations de transpiration et de croissance radiale, dépendantes de la contrainte hydrique, comment la transpiration est-elle régulée ; (iv) combien consomme annuellement un hectare de faidherbia ; (v) quels sont les réservoirs hydriques exploités ; (vi) quels sont les déterminants des variations de l'efficacité d'utilisation de l'eau ?

Les expérimentations mises en place pour répondre à ces questions sont décrites dans la Partie I de la présente synthèse, ainsi que dans les articles 1 et 2.

1.3 Diversité génétique de la croissance initiale et de l'efficience de l'eau

S'il se vérifie que les adultes de *Faidherbia albida* absorbent l'eau majoritairement dans les nappes, ce qui leur confère une certaine autonomie à l'égard des pluies, et autorise en particulier l'adoption d'une phénologie inversée, qu'en est-il des juvéniles ? Les semis adopteraient au départ une phénologie normale. Cela semble incontournable, mais peu d'études l'ont réellement montré (Nongonierma, 1979). Le succès de l'installation, la survie et l'acquisition de la phénologie inversée devraient dépendre de l'accès effectif à ces réserves hydriques profondes. Cette phase d'installation apparaît cruciale pour la survie, et pourrait être soumise à une forte pression de sélection naturelle.

La large distribution de *Faidherbia albida* (figure 1) et la diversité de ses habitats auraient favorisé l'émergence d'une diversité génétique importante. Compte-tenu de l'intérêt économique de l'espèce, de nombreux programmes de sélection lui ont été consacrés. Des essais multi-locaux de comparaison de provenances panafricaines ont distingué des génotypes à croissance initiale plus rapide (Sneizko et Stewart 1989, Vandenbeldt 1992, Torrekens et al 1992, Harmand et Njiti 1992, Billand et De Framond 1991). A titre d'exemple, les essais de comparaison de provenances menés au Burkina Faso ont montré que les provenances d'Afrique australe et orientale, principalement, présentaient une croissance aérienne plus rapide que les provenances occidentales (Billand et Diallo, 1991). Mais leur taux de mortalité était plus élevé, surtout dans les sites les plus arides (Billand et De Framond 1991). En outre, leur avantage de croissance s'estompait au bout de quelques années dans les sites où elles avaient pu se maintenir (Billand et De Framond 1991 ; Bastide et Diallo 1996). Enfin, les résultats différaient selon le site d'implantation choisi (notamment selon son indice d'aridité). Des interactions *génotype x environnement* affectaient les classements pour la croissance initiale et pour la survie. Les figures 2 et 3 résument ces résultats de terrain.

Nous avons cherché à aborder ces résultats complexes de terrain sous un angle écophysiologique. Lambers et Poorter (1992) ont suggéré qu'il existait un antagonisme entre la vigueur et la l'aptitude à résister aux conditions environnementales difficiles. Nous sommes partis de l'hypothèse que la disponibilité en eau du sol pouvait être un facteur environnemental majeur susceptible d'expliquer ces interactions *génotype x environnement*. Tester cette hypothèse nécessitait d'expérimenter l'effet de la sécheresse sur la croissance et le fonctionnement hydrique. Nous avons testé sept provenances panafricaines, qui avaient déjà démontré une croissance initiale contrastée dans les essais de terrain du Burkina Faso. De nombreuses variables écophysiologiques (croissance, allocation vers les différents compartiments, surface foliaire, transpiration, échanges gazeux, etc.) ont été mesurées en serre ou en pépinière.

En outre, nous avons recherché si les provenances exprimaient une certaine variabilité pour l'efficience de l'utilisation de l'eau, W (le rapport entre la quantité de biomasse accumulée et l'(évapo)-transpiration). Ce caractère est depuis très longtemps surveillé dans le cadre des programmes de sélection, en particulier pour les cultures destinées aux zones soumises à sécheresse (Briggs et Shantz, 1914 ; Farquhar et Richards, 1984). Selon Passioura (1977) l'intérêt d'améliorer W est d'augmenter le rendement des cultures, Y , quand on ne peut pas jouer sur l'apport hydrique, ou la transpiration, T :

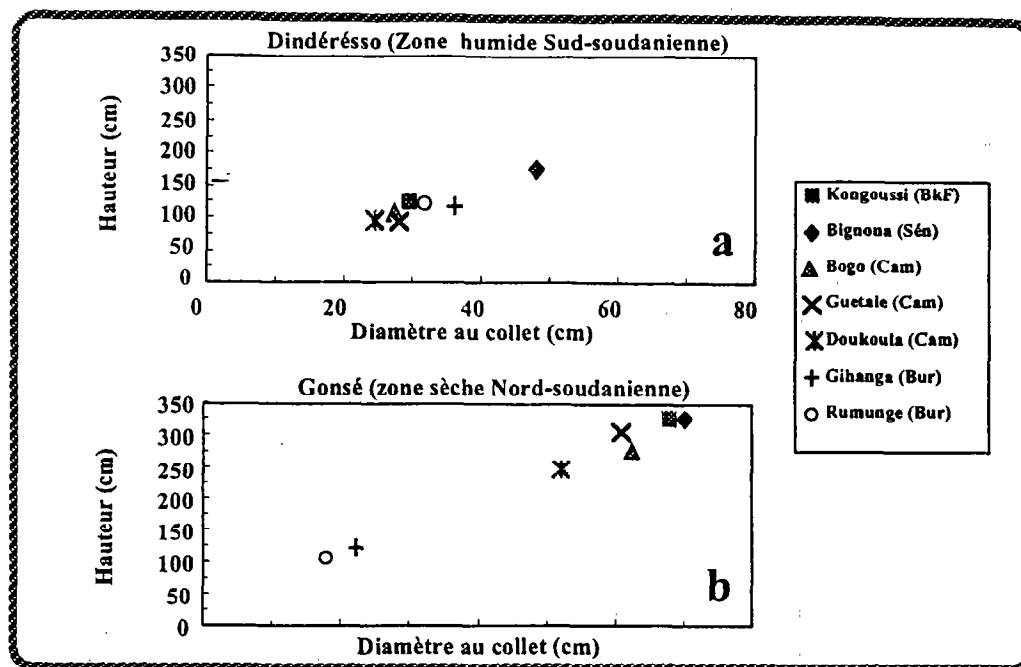


Figure 2 : Croissance initiale de provenances panafricaines de *Faidherbia albida* en essai au champ, installées au Burkina Faso en 1986, et mesurées en 1990.

a/ dans une zone plus humide (Dindéréso), les provenances exotiques du Burundi se comportent aussi bien, voire mieux que les provenances locales du Burkina.

b/ dans une zone plus sèche (Gonsé) : les provenances exotiques du Burundi se comportent moins bien que celles d'Afrique de l'Ouest. Il apparaît donc une interaction *génotype x environnement* pour la vigueur initiale.

On remarque que la vigueur est plus grande dans la zone sèche, à Gonsé, peut-être à cause de la saison sèche plus longue, profitant à cet arbre à phénologie inversée.

Nota : dans la figure a/, la provenance du Burkina Faso était en fait "Banfora", que nous assimilons ici par simplification à "Kongoussi", testée dans le site suivant.

Abréviations : BkF (Burkina Faso) ; Bur (Burundi) ; Cam (Cameroun) ; Sén (Sénégal).

D'après Billand et Diallo, 1991.

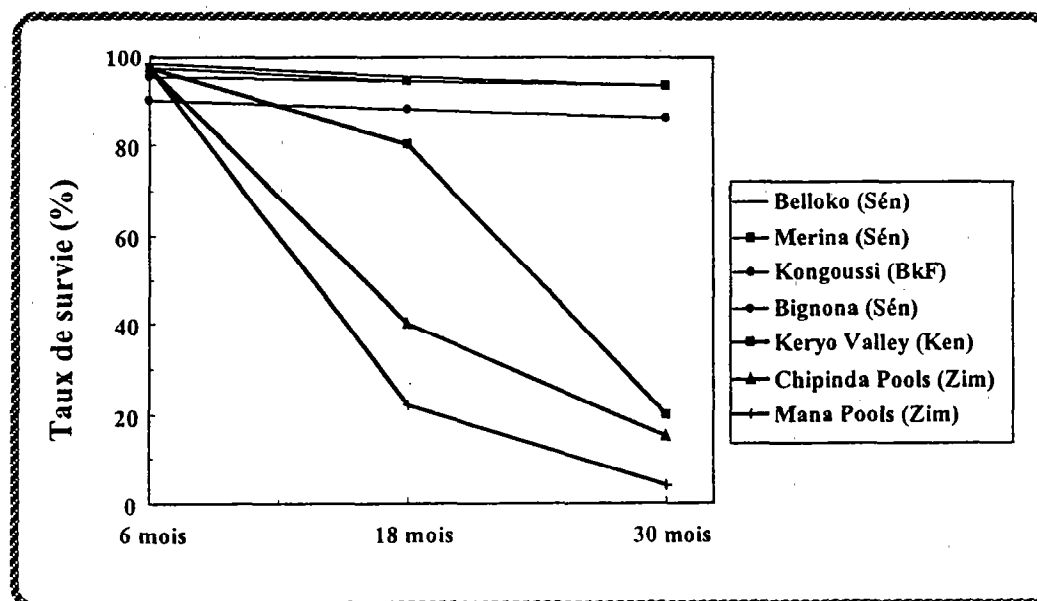


Figure 3 : Taux de survie de provenances panafricaines de *Faidherbia albida* en essai au champ, en zone Nord-soudanienne (Gonsé, Burkina Faso). Les provenances exotiques (Kenya et Zimbabwe) survivent mal.

Abréviations : BkF (Burkina Faso) ; Ken (Kenya) ; Sen (Sénégal) ; Zim (Zimbabwe).

D'après Billand et Diallo, 1991.

$$Y = W \cdot T$$

(1)

Y : productivité, ou rendement, ou Harvest Index

W : efficience de l'utilisation de l'eau

T : transpiration $-$

Dans le cas de *Faidherbia albida*, l'amélioration de la productivité n'est pas une fin en soi, surtout qu'elle semble s'accompagner d'une survie médiocre dans les zones les plus arides. Il convient donc de préciser d'entrée l'intérêt que nous accordons à W : il vient compléter notre compréhension globale du fonctionnement écophysologique de l'espèce. Par définition, W intègre à l'échelle de la plante et dans le temps la croissance et la transpiration, et donc implicitement les conditions climatiques, le fonctionnement stomatique, la photosynthèse, l'allocation des assimilats, le statut nutritionnel, la respiration, la fixation de l'azote, etc. W intègre donc un grand nombre de variables, et c'est à notre sens son principal intérêt. Nous nous adressons à des juvéniles dont la probabilité de survie va probablement dépendre de la faculté à atteindre une nappe, en s'installant dans un sol dont la surface peut être soumise à des sécheresses drastiques. On conçoit que la vitesse de croissance racinaire initiale, le rapport de croissance racinaire sur caulinaire et la surface foliaire soient des caractères de première importance. Notre démarche consiste d'abord à décrire ces variables cruciales, puis (i) chercher s'il existe une variabilité intraspécifique importante pour W ; (ii) préciser les relations unissant W à ces variables (iii) vérifier si ces relations sont stables, par l'étude des interactions *génotype x environnement*.

W, dont l'un des déterminants principaux est A/g (l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau), peut être corrélé à la composition isotopique en carbone, $\delta^{13}\text{C}$ (Farquhar et Richards, 1984). La discrimination isotopique du carbone, $\Delta^{13}\text{C}$, ou Δ , exprime $\delta^{13}\text{C}$ corrigé par les variations de la composition de l'air. Estimer W par l'intermédiaire de Δ présente un très grand intérêt car cela permet d'éviter de très lourds dispositifs de mesure de la transpiration des plants. Des différences génotypiques importantes, à la fois pour Δ et pour W ont été mises en évidence pour de nombreuses espèces cultivées, ou pour des espèces ligneuses. Les interactions *génotype x environnement* pour Δ sont généralement faibles ou inexistantes, sauf exception (Ehdaie et al, 1993). L'héritabilité au sens large pour Δ est relativement grande (Ehleringer et al, 1988 ; Hubick et al, 1988 ; Hall et al, 1990 ; Ehdaie et al, 1991). Tous ces résultats suggèrent que la sélection pour Δ pourrait permettre d'améliorer W, à condition qu'il existe une certaine variabilité génétique pour ces deux caractères.

Nous avons décrit plus haut l'application de $\delta^{13}\text{C}$ à l'estimation des variations saisonnières de A/g sur des arbres adultes. L'étude sur jeunes plants doit nous permettre de vérifier que W, A/g et Δ sont effectivement corrélés chez *Faidherbia albida*, et d'apprécier la stabilité des relations avec les conditions environnementales. Nous avons donc tenté d'obtenir ces relations dans des conditions expérimentales diverses.

Nos objectifs étaient : (i) obtenir en pots une gamme de provenances à croissance initiale contrastée, et mesurer les effets Provenance, Environnement et Interaction ; (ii) tester la variabilité inter et intra-provenances d'un large éventail de variables écophysologiques, dont l'allocation de matière par compartiment, la consommation d'eau, les échanges gazeux, W, Δ , et la fixation de l'azote ; (iii) décrire les relations unissant W à ces variables, et tester leur stabilité dans les différentes conditions expérimentales.

La variabilité de la croissance et du fonctionnement hydrique de juvéniles de *Faidherbia albida* a été appréhendée en conditions semi-contrôlées, sur des plantes en pot. Deux expériences ont été menées durant six mois sous des conditions climatiques et édaphiques très différentes : en serre à Nancy (France) et en pépinière à

Ouagadougou (Burkina Faso), ce qui par regroupement d'expériences nous a permis de tester certaines interactions *génotype x environnement*.

Les travaux correspondants sont présentés dans la Partie II de la présente synthèse, ainsi que dans les articles 3 et 4.

1.4 Ecophysiologie et fixation symbiotique de l'azote

En conditions contrôlées, le pouvoir fixateur d'azote de juvéniles de *Faidherbia albida* serait inférieur ou égal à 40 % (Sanginga et al, 1990a,b ; Ndoye et al, 1995, Gueye et al, 1997). La fixation d'azote par des adultes en conditions naturelles et en zone semi-aride semble encore plus faible : Schulze et al (1991) obtiennent 2 % d'azote fixé en Namibie, estimés par la méthode de l'abondance naturelle du ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$). On admet généralement que "l'effet faidherbia" sur les cultures serait plutôt lié à d'autres facteurs que la fixation de l'azote : effet général de tous les arbres sur la réserve en eau du sol (Joffre et Rambal, 1988), sur la fertilité, effet concentration d'excréments des troupeaux sous les houppiers en saison sèche (troupeaux attirés par l'ombrage), etc.

Toutefois, il faut relativiser ces premiers constats : dans des sites plus humides (Casamance, Sud-Sénégal, 1000-1500 mm de pluies), la nodulation de *Faidherbia albida* est apparue plus abondante, et pourrait donc s'accompagner d'une fixation plus importante (Dupuy et Dreyfus, 1992) ; de plus, il existe encore très peu d'informations sur la présence ou l'absence de nodules en profondeur, au voisinage des nappes en particulier. Des cas de nodulation profonde ont été rapportés pour une autre Mimosoideae phréatophyte, *Prosopis*, indiquant que la fixation pouvait continuer même lorsque le sol desséchait en surface (Felker et Clark, 1982 ; Shearer et Kohl, 1988 ; Jenkins et al, 1988). De telles nodulations profondes n'ont pas été rapportées pour *Faidherbia albida*, bien que Dupuy et Dreyfus (1992) aient mis en évidence de fortes densités de *Bradyrhizobiae* en profondeur (-34 m en zone sahélienne), surtout au voisinage de la nappe. Enfin, la variabilité inter-Provenances de la fixation pourrait être assez importante, et elle est pour le moment peu étudiée.

La fixation symbiotique de l'azote peut affecter la croissance, et l'efficacité d'utilisation de l'eau. En effet la fixation nécessite l'allocation d'une partie des assimilats carbonés vers les nodules. En retour, elle peut augmenter la teneur foliaire en azote, et donc accélérer la croissance. Bien que le rapport entre le carbone investi et récupéré soit inconnu, on peut supposer que la fixation de l'azote affecte positivement ou négativement la croissance, et l'efficacité de l'eau. Elle méritait donc d'être prise en compte dans nos mesures écophysiologiques :

- En parc agroforestier, sur arbres adultes, nous avons décrit le profil vertical de distribution des nodules. La démographie des nodules a été suivie pendant une saison de végétation, pour préciser l'extension de la « fenêtre de nodulation ». La composition en ^{15}N des feuilles ($\delta^{15}\text{N}$) a été suivie simultanément, pour savoir si elle variait dans le temps, et si les nodules pouvaient être présumés actifs. $\delta^{15}\text{N}$ a également été mesuré sur des arbres voisins non-fixateurs, procédure nécessaire à l'estimation du taux de fixation de *Faidherbia albida*. Trois sites du parc ont été suivis et comparés.

(i) Où et quand les nodules sont-ils présents ; (ii) quelle est la variation saisonnière et stationnelle de $\delta^{15}\text{N}$; (iii) existe-t-il une relation entre présence des nodules et $\delta^{15}\text{N}$; (iv) la méthode de l'abondance naturelle du ^{15}N permet-elle d'estimer le pourcentage d'azote fixé dans ce contexte ?

2. CADRE THEORIQUE

Cette partie a pour objet de présenter le cadre théorique de l'ensemble des expérimentations. L'échelle de travail est celle de la plante ou de l'organe. Une présentation théorique du fonctionnement hydrique, de la photosynthèse, de l'efficacité d'utilisation de l'eau et de la fixation symbiotique de l'azote est proposée. Les techniques proprement dites, ainsi que les mises au point méthodologiques seront présentées au début des Parties I et II.

2.1 Fonctionnement hydrique

2.1.1 Transfert de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère (SPAC)

Le transfert de l'eau dans la plante est un phénomène initié par la demande évaporative de l'air : suivent en cascade la transpiration foliaire, le déficit hydrique foliaire (potentiel hydrique foliaire), les tensions dans la sève brute du xylème, le flux de sève brute, l'absorption racinaire (figure 4). Le flux d'eau en phase vapeur, appelé transpiration est compensé par un flux d'eau liquide en provenance du sol, si l'on admet qu'il n'y a pas stockage ou déstockage dans l'arbre (régime conservatif). L'eau se déplace le long d'un gradient de potentiels hydriques, depuis de faibles potentiels (dans le sol), jusqu'à de forts potentiels (dans la feuille), et enfin très forts (dans l'air).

2.1.1.1 Transpiration

Seuls les stomates sont capables d'assurer une régulation de la transpiration. Le degré d'ouverture des stomates varie à l'échelle instantanée, et détermine la conductance stomatique.

La transpiration foliaire (E) est généralement décrite en utilisant un formalisme simplifié de la loi de Fick relative aux échanges par diffusion :

$$E = 10^{-3} \cdot g \cdot v \quad (2)$$

E : transpiration foliaire ($\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}_{\text{SF}}^{-2} \text{ s}^{-1}$) avec SF = surface foliaire ; E a la dimension d'une densité de flux
 g : conductance foliaire à la vapeur d'eau ($\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}_{\text{SF}}^{-2} \text{ s}^{-1}$),

$v = \omega_i - \omega_a$ (mmol mol^{-1}) : v est la différence de fraction molaire de vapeur d'eau entre les sites d'évaporation sous-stomatiques supposés être à saturation (ω_i) et l'air mesuré hors de la couche limite (ω_a). v peut être aussi exprimé en mbar bar^{-1} , et le produit $v \cdot P$, P étant la pression atmosphérique, correspond au "déficit de saturation de vapeur d'eau" (VPD).

Les mécanismes provoquant la fermeture des stomates sont complexes, incomplètement connus, et ne seront pas détaillés ici (voir synthèse dans Zeiger et al, 1987). L'approche suivie par de nombreux auteurs pour modéliser la conductance stomatique consiste à construire des relations empiriques avec différents paramètres internes ou externes à la feuille (Jarvis, 1976 ; Farquhar et Wong, 1984) en prenant en compte ou non leurs effets cumulatifs et leurs interactions : parmi ceux-ci, nous noterons le déficit de saturation de l'air, l'éclairement, la température foliaire, le potentiel hydrique foliaire et la pression partielle de CO_2 dans les espaces inter-mésophylliens.

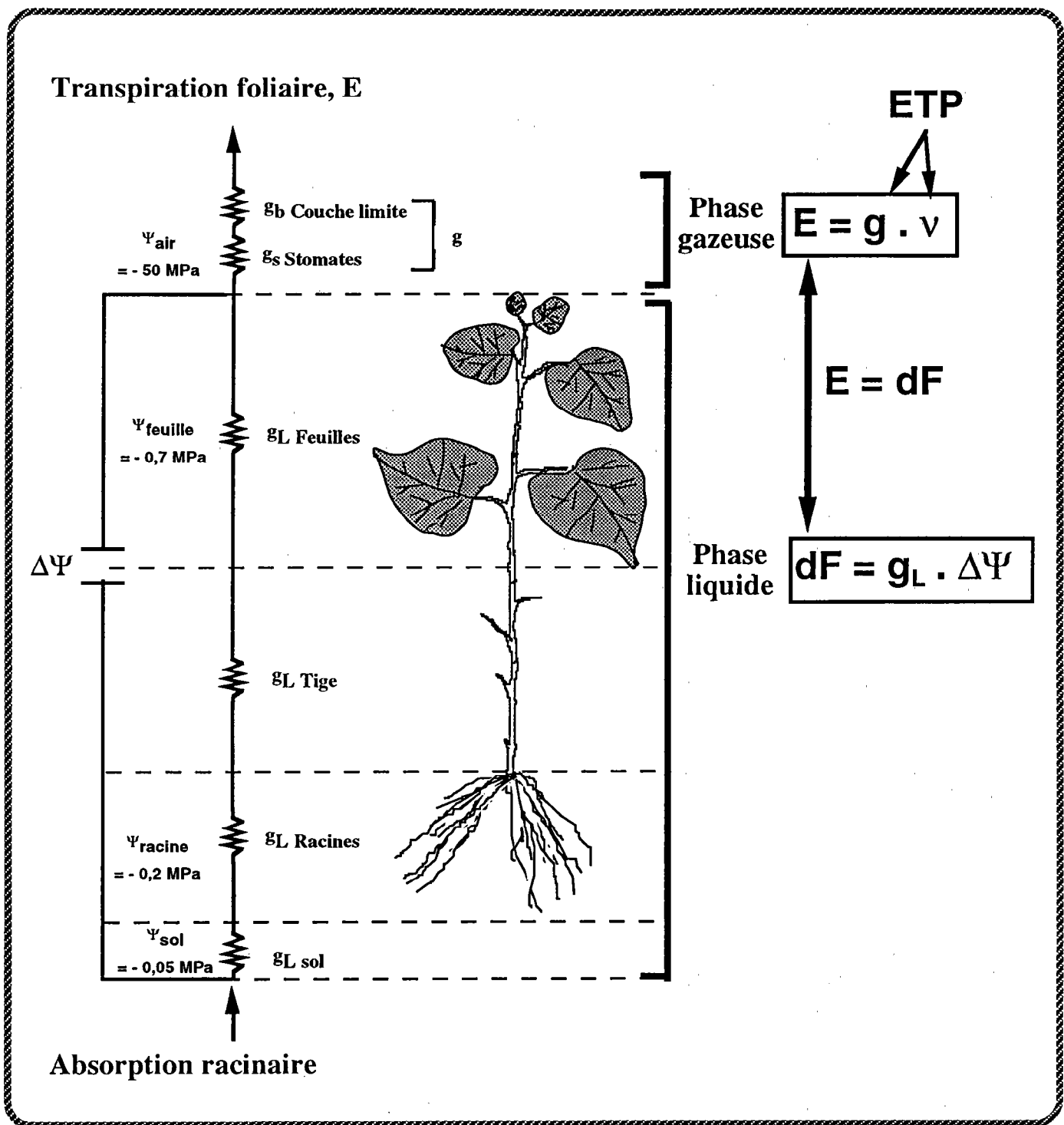


Figure 4 : Schématisation du fonctionnement hydrique dans le continuum sol-plante-atmosphère (SPAC).

Valeurs du potentiel hydrique dans les différents compartiments du continuum et schématisation des mouvements de l'eau dans la plante d'après l'analogie électrique (en régime conservatif, flux de sève, $dF = \text{transpiration}, E$).

Abréviations : dF : densité de flux par unité de surface foliaire ; $\Delta\Psi$: différence de potentiels hydriques ; E : transpiration ; ETP : évapotranspiration potentielle ; g : conductance foliaire ; g_b : conductance de couche limite ; g_L : conductance hydraulique par unité de surface foliaire ; g_s : conductance stomatique ; v : différence de fraction molaire de vapeur d'eau ; Ψ : potentiel hydrique.

D'après Ewers et Cruiziat (1990).

2.1.1.2 Appareil conducteur

Chez les angiospermes, les vaisseaux assurent le transport de la sève brute. Ils sont disposés bout à bout, sans parois transversales en général, mais avec une ou plusieurs perforations. Les communications sont verticales et latérales (Zimmermann, 1983).

2.1.1.3 Potentiel hydrique

Il existe une continuité hydraulique depuis les particules de sol entourant les racines jusqu'aux parois des cellules foliaires où a lieu l'évaporation. La sève brute est conduite sous tension par les éléments conducteurs du bois, selon la théorie de la tension-cohésion (Dixon et Joly, 1895).

On définit le potentiel hydrique Ψ de la manière suivante :

$$\Psi = \frac{(\mu - \mu^*)}{V_w} \quad (3)$$

Ψ : potentiel hydrique (MPa),

μ : potentiel thermodynamique de l'eau, ou quantité d'énergie disponible par mole pour effectuer un travail,

μ^* : potentiel thermodynamique de l'eau pure à la pression atmosphérique et à la température ambiante,

V_w : volume molaire de l'eau ($18 \text{ cm}^3 \text{ mol}^{-1}$).

La circulation de l'eau liquide dans la plante est régie par les composantes de Ψ , que sont le potentiel de tension, le potentiel de gravité, le potentiel osmotique. En ce qui concerne la sève brute, les potentiels osmotique et gravitaire sont le plus souvent négligés (pas de membranes semi-perméables, hauteurs faibles), au profit de la composante de tension.

2.1.1.4 Conductance hydraulique

On distingue les conductances à l'interface sol-racines, qui varient beaucoup avec l'état hydrique du sol et les surfaces de contact sol-racines, les conductances racinaires, caulinaires, foliaires. La conductance hydraulique (inverse de la résistance au passage de l'eau) des éléments conducteurs est théoriquement une fonction d'ordre 4 de leur rayon (loi de Hagen-Poiseuille), mais elle est moindre dans la réalité (Tyree et Zimmermann, 1971).

Les conductances hydrauliques sont représentées en série. La résultante est appelée conductance hydraulique sol-feuille totale.

On parle de conductance hydraulique totale spécifique, notée g_L quand la conductance est rapportée à la surface foliaire (indice SF), ou d'aubier (indice SA), en considérant qu'il existe une proportionnalité entre les deux surfaces.

2.1.1.5 Flux de sève

La transpiration est égale à la somme du flux absorbé par les racines (F_r) et du flux cédé par les organes "réservoirs" de la plante (F_c) (Weatherly, 1970). F_c est généralement positif aux premières heures du jour, négatif le soir. A l'échelle journalière, on considère qu'on est en régime conservatif ($\Sigma F_c = 0$) Cruiziat (1978). C'est également le cas à pleine transpiration (Schulze et al, 1985). La participation des réserves de l'arbre est généralement négligeable par rapport à la transpiration.

L'expression de Van den Honert (1948) décrit le flux en phase liquide et en régime conservatif :

$$dF = g_L \cdot (\Psi_{sol} - \Psi) = g_L \cdot \Delta\Psi \quad (4)$$

dF : densité de flux ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), soit le flux F rapporté à la surface : la surface, exprimée en m^2 est le plus souvent la surface foliaire. A défaut, on utilise la surface d'aubier, qui est supposée corrélée à la surface foliaire.

g_L : conductance hydraulique totale spécifique ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$).

$\Delta\Psi$: différence de potentiel hydrique (MPa) entre les deux extrémités de la plante, sol et feuille.

On en déduit que si F_c et F_r sont nuls (donc $F = 0$), le potentiel hydrique de la plante s'équilibre avec celui du sol ($\Delta\Psi = 0$). Cette valeur de potentiel est appelée potentiel de base, et notée Ψ_p . En pratique on considère que la condition $F = 0$ peut être vérifiée en fin de nuit, et on mesure Ψ_p sur une feuille avant l'aube, ce qui permet d'estimer le potentiel du sol là où l'arbre s'équilibre (Aussenac et al, 1984). Ψ_p renseigne sur la composante édaphique de la contrainte hydrique subie par les plantes. Une diminution de la disponibilité en eau dans les horizons où la plante s'équilibre se traduit généralement par une chute de Ψ_p vers des valeurs plus négatives. Ψ_p peut bien refléter le potentiel du sol dans les horizons les plus profonds et les plus humides accessibles aux racines (figure 5a). Mais la réponse de Ψ_p n'est pas linéaire avec la fraction de réserve utile disponible, REW (figure 5b). En d'autres termes, Ψ_p est un indicateur peu précis des variations de stock d'eau du sol au début du dessèchement.

On définit REW de la façon suivante :

$$REW = \frac{R - R_{pF4.2}}{R_u} \quad (5)$$

$$R_u = R_{pF3} - R_{pF4.2} \quad (6)$$

REW : fraction de réserve utile disponible,

R : réserve totale du profil (mm),

R_u : réserve utile (mm), calculée entre la capacité au champ (estimée à $pF3 = 1$ bar), et le point de flétrissement permanent (estimé à $pF4.2 = 16$ bar).

En régime conservatif, on obtient une relation linéaire entre F et Ψ passant par Ψ_p et dont la pente permet d'estimer g_L (Granier et Claustres, 1989 ; Lu, 1992 ; Bréda et al, 1993, Aussenac et al, 1993).

Ψ est le potentiel foliaire courant, variant au cours de la journée, et Ψ_m le potentiel minimum journalier, mesuré à pleine transpiration. Ψ dépend de la tension de l'eau dans le sol, de l'intensité de la transpiration (v , g), de la conductance hydraulique totale du système sol-plante.

En combinant les équations 2 et 4, avec la même unité de surface on obtient :

$$\Psi = \Psi_p - \frac{g v}{g_L} \quad (7)$$

Le fonctionnement des stomates permet à la plante de réguler Ψ autour d'une valeur de consigne à ne pas dépasser, appelée potentiel de cavitation, sous peine d'induire la cavitation des vaisseaux (Jones et Sutherland, 1991 ; Tyree et Ewers, 1991). dF serait limité à tout moment par cette valeur de potentiel de cavitation, soit à

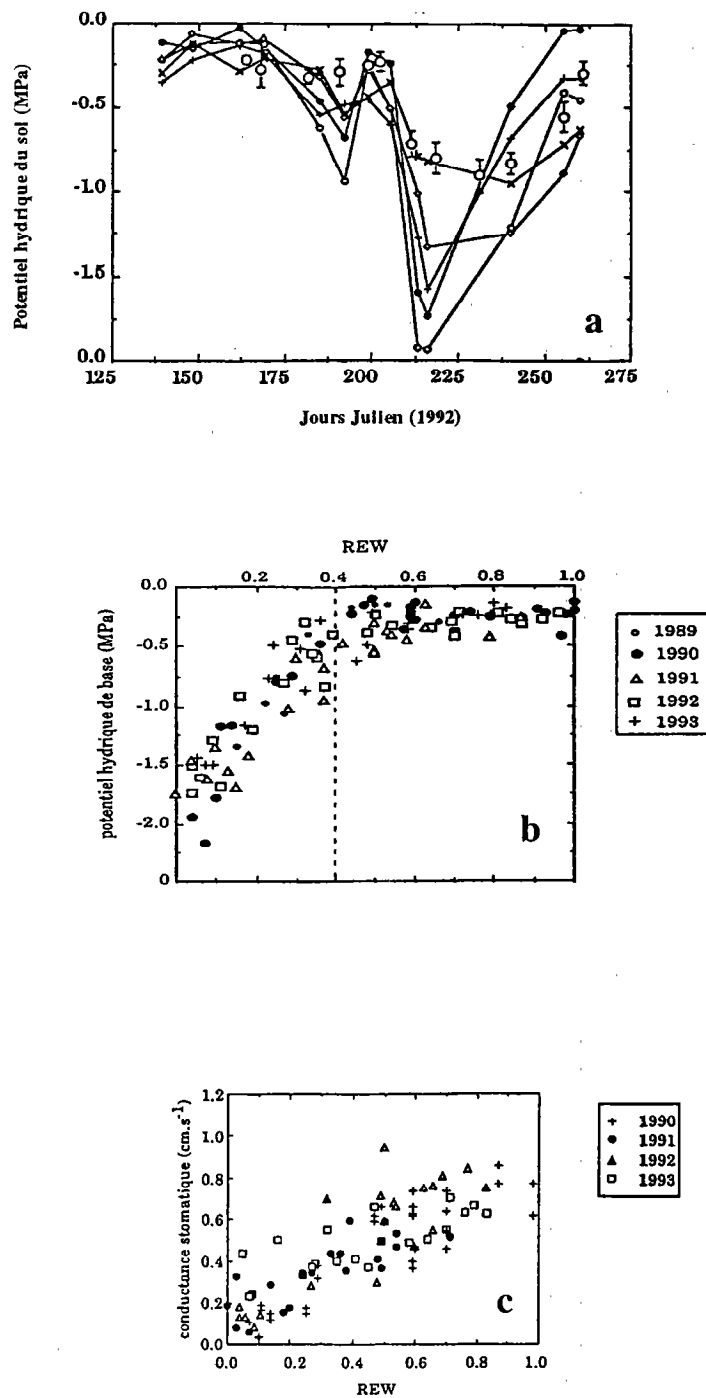


Figure 5 : Comparaison de méthodes d'estimation de la contrainte hydrique ressentie par les arbres.

Relations entre le potentiel hydrique de base, Ψ_p , la fraction disponible de la réserve utile du sol (REW), et la conductance stomatique, g. Mesures réalisées dans une parcelle de chênes sessile et pédonculé à Champenoux, France.

a/ Relation entre le potentiel hydrique de base et le potentiel du sol à différentes profondeurs. Le potentiel hydrique de base reflète bien le potentiel du sol dans les horizons les plus profonds.

b/ Relation entre le potentiel hydrique de base et la fraction disponible de la réserve utile du sol (REW). Tous les traitements (humide, témoin, éclairci, sec) ont été reportés. Le potentiel hydrique de l'arbre (ou ce qui revient au même celui du sol dans les horizons profonds) varie peu tant que la réserve facilement utilisable ($REW > 0,4$) n'est pas épuisée (macroporosité non vidangée). Ψ_p est donc un estimateur imprécis de REW pour les faibles intensités de sécheresse.

c/ Relation entre la conductance stomatique et la fraction disponible de la réserve utile du sol (REW).

Extraits de Bréda, 1994 et Bréda et al, 1995.

une valeur imposée par v quand le sol est bien alimenté en eau, soit à une valeur imposée par g_L quand le sol est desséché.

2.1.2 Effets de la sécheresse édaphique

2.1.2.1 Sur la conductance hydraulique

La sécheresse édaphique est susceptible d'augmenter considérablement les résistances de l'interface sol-racine (Passioura, 1982 ; Barataud et al, 1995), et de provoquer la réduction de g_L (Cohen et al, 1987 ; Granier et al, 1989 ; Aussenac et al, 1993). Les phénomènes de cavitation, c'est-à-dire de **rupture de la cohésion de la colonne** d'eau dans un élément conducteur ne seraient impliqués qu'aux très forts niveaux de dessèchement, par exemple chez le chêne (Bréda et al, 1993), puisqu'ils seraient prévenus par la fermeture des stomates (Tyree et Ewers, 1991).

2.1.2.2 Sur la conductance stomatique

Les stomates régulent le flux transpiratoire, leur fermeture diminue la conductance foliaire à la vapeur d'eau (g) et augmente le potentiel hydrique foliaire (Ψ). La réponse des stomates ne varie pas de façon linéaire avec le potentiel de base, mais elle peut être bien corrélée à la chute de la fraction disponible de la réserve utile du sol, REW (figure 5c). Des travaux récents ont également montré l'importance des signaux métaboliques dans la régulation de g : ces signaux sont notamment hormonaux, et d'origine racinaire tels que l'acide abscissique, ABA (Davies et al, 1994). Pour certaines espèces, g montre une corrélation positive avec g_L (Küppers, 1984 ; Meinzer et Grantz, 1991 ; Fort, 1997).

En outre, la sécheresse édaphique est bien sûr susceptible d'affecter la photosynthèse (Dreyer et al, 1995 ; Dreyer, 1997).

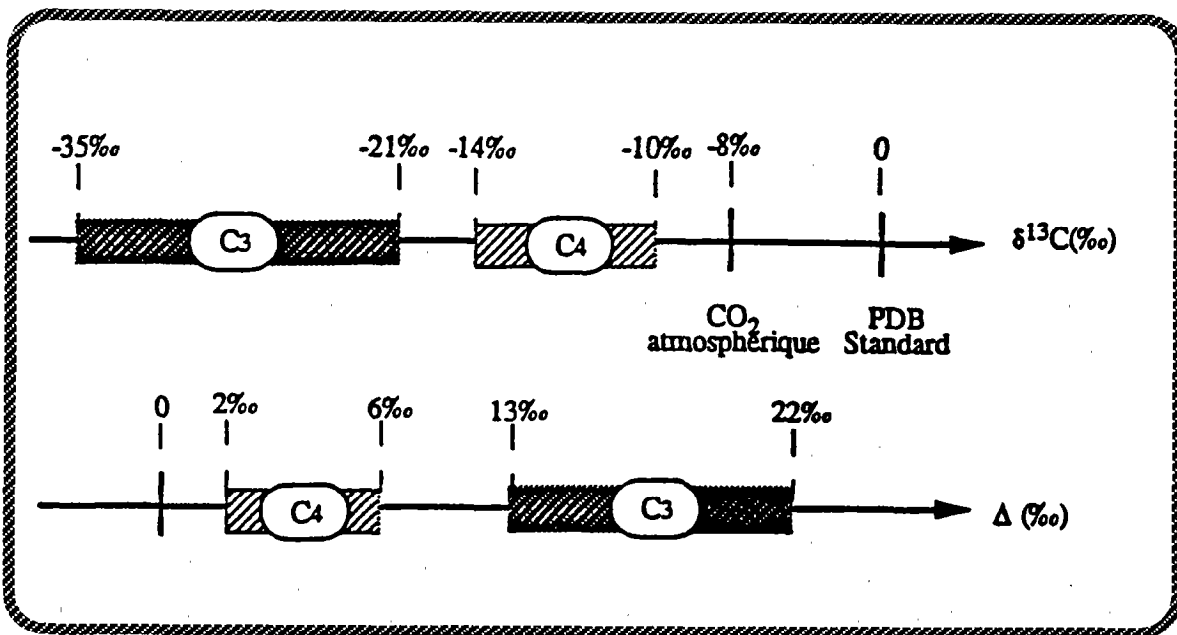


Figure 6 : Echelles de composition et de discrimination isotopique du carbone.

En haut : échelle de composition isotopique, $\delta^{13}\text{C}$, qui est exprimée par rapport au standard, la Pee Dee Belemnite, PDB .

En bas : échelle de discrimination isotopique, $\Delta^{13}\text{C}$, ou Δ , qui est exprimée par rapport à la source des plantes, le CO_2 atmosphérique.

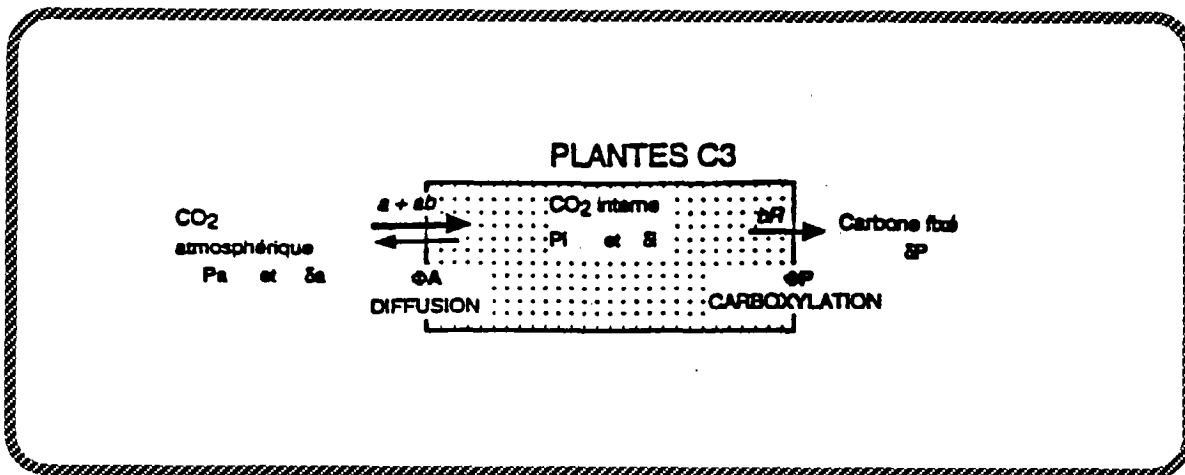


Figure 7 : Modèle de discrimination isotopique du carbone chez les plantes en C_3 .

a et ab représentent les facteurs de discrimination liés au passage du CO_2 à travers la couche limite et les stomates, respectivement. bR correspond au fractionnement lié à la carboxylation par la RUBISCO et la PEPc. P_a et P_i (C_a et C_i dans le texte) sont les concentrations en CO_2 dans l'atmosphère et dans les espaces intercellulaires des feuilles, respectivement. δ_a et δ_i sont les compositions isotopiques en ^{13}C correspondantes. δ_p représente la composition isotopique de la matière végétale. Φ_A et Φ_P correspondent aux flux de diffusion à travers les stomates et lors de la carboxylation par les plantes.

D'après Deléens et al (1995).

2.2 Efficience d'utilisation de l'eau et discrimination isotopique du carbone

2.2.1 Expressions de l'efficience d'utilisation de l'eau

L'efficience intégrée d'utilisation de l'eau, W , est le rapport entre la quantité de biomasse accumulée par la plante et la consommation totale d'eau. Quand elle est calculée à l'échelle foliaire et instantanée elle correspond au rapport entre l'assimilation nette, A , et la transpiration, E . On utilise aussi le rapport A sur conductance stomatique, g , quand on ne s'intéresse qu'aux différences biologiques, à l'exclusion des différences de v (équation 5) : il s'agit alors l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau, A/g .

2.2.2 Composition isotopique (δ)

On appelle isotopes d'un même élément chimique, deux formes de cet élément, présentant une masse atomique différente. On oppose les isotopes stables aux isotopes radioactifs. Les isotopes stables a et b d'un même élément sont répartis naturellement en proportions variable dans les corps physiques, leurs proportions respectives sont définies par le rapport isotopique ($R = \text{moles de } a / \text{moles de } b$).

Les compositions isotopiques sont calculées par rapport à des standards prédéfinis, selon l'expression générale du δ . Ces nombres comprennent beaucoup de décimales, on les simplifie grâce à une notation en ‰. On notera que nous n'avons pas fait apparaître de facteurs 10^3 correctifs, ainsi que recommandé par Farquhar et al (1989). Notre notation (‰) équivaut donc à 10^{-3} :

$$\delta\text{‰} = \frac{R_e - R_{std}}{R_{std}} \quad (8)$$

- pour les isotopes stables du carbone : $R_{e, std} =$ rapport isotopique ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) de l'échantillon, et de son standard, la Pee Dee Belemnite (PDB), respectivement,
- pour les isotopes stables de l'azote : $R_{e, std} =$ rapport isotopique ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de l'échantillon, et de son standard, l'air, respectivement,
- pour les isotopes stables de l'oxygène : $R_{e, std} =$ rapport isotopique ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) de l'échantillon, et de son standard, le SMOW (Standard Mean Ocean Water), respectivement.

Les aspects historiques de l'utilisation des isotopes stables ont été synthétisés par Ehleringer et Vogel (1993). La connexion entre deux types de métabolisme (les plantes en C_3 , et les plantes en C_4) et deux distribution de $\delta^{13}\text{C}$ a été mise en évidence pour la première fois par Bender (1968). L'échelle des valeurs prises par $\delta^{13}\text{C}$ chez les plantes en C_3 (par exemple les arbres) et en C_4 (par exemple le maïs) est donnée dans la figure 6.

2.2.3 Discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$ ou Δ)

Les bases biochimiques de la discrimination isotopique du carbone sont explicitées par O'Leary (1993) et Farquhar et Lloyd (1993). Au cours d'une réaction, la répartition des isotopes entre la source et le produit est appelée fractionnement isotopique ($\alpha = R_{\text{source}} / R_{\text{produit}}$). α est proche de la valeur 1. On définit la discrimination isotopique, Δ , par $\Delta = \alpha - 1$.

La discrimination isotopique du carbone des plantes exprime leur écart de composition isotopique par rapport à celle de la source, l'air :

$$\Delta\text{‰} = \frac{\delta_{\text{air}} - \delta_{\text{plante}}}{1 + \delta_{\text{plante}}} \quad (9)$$

Δ permet donc de comparer des compositions de plantes issues de milieux différant par δ_{air} . δ_{air} est généralement voisin de -8 ‰, mais il peut présenter des variations, notamment à proximité des sources d'hydrocarbures (villes par exemple), plus appauvries en ^{13}C . Nous avons utilisé du maïs (une plante en C_4) pour estimer la variation de la composition isotopique de l'air en carbone sur la période de croissance de *Faidherbia albida*. En effet, selon Marino et Mac Elroy (1991), δ du maïs serait relativement stable avec les conditions environnementales (lumière, eau, azote), et varie linéairement avec la composition de l'air :

$$\delta_{\text{air}} = 3,3 + \delta_{\text{maïs}} \quad (10)$$

Une autre solution, plus rigoureuse mais beaucoup plus difficile à mettre en oeuvre aurait été de mesurer directement les variations de δ_{air} .

2.2.4 Modèles reliant l'efficacité de l'eau à $\Delta^{13}\text{C}$

A l'échelle foliaire, le flux net de CO_2 assimilé, A , est limité d'abord par la diffusion du CO_2 à l'intérieur de la feuille (synthèse dans Farquhar et al, 1989) :

$$A = 10^{-6} \cdot g_{\text{CO}_2} (C_a - C_i) \quad (11)$$

A : assimilation nette ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),

g_{CO_2} : conductance foliaire au CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),

C_a : fraction molaire de CO_2 dans l'atmosphère ($\mu\text{mol mol}^{-1}$),

C_i : fraction molaire de CO_2 dans les espaces intercellulaires ($\mu\text{mol mol}^{-1}$).

On a en première approximation $g_{\text{CO}_2} = g_{\text{H}_2\text{O}} / 1,6$. Comme les flux de H_2O et de CO_2 empruntent les mêmes voies, on peut associer les équations 2 et 11 :

$$\frac{A}{E} = \frac{C_a}{1,6v} \left(1 - \frac{C_i}{C_a} \right) \quad (12)$$

• C_i/C_a est donc une fonction linéaire négative de l'efficacité instantanée d'utilisation de l'eau, A/E . La relation entre A et g est curvilinéaire (figure 8). Quand les stomates se ferment, par exemple en réponse à la sécheresse, A/g augmente, et C_i diminue.

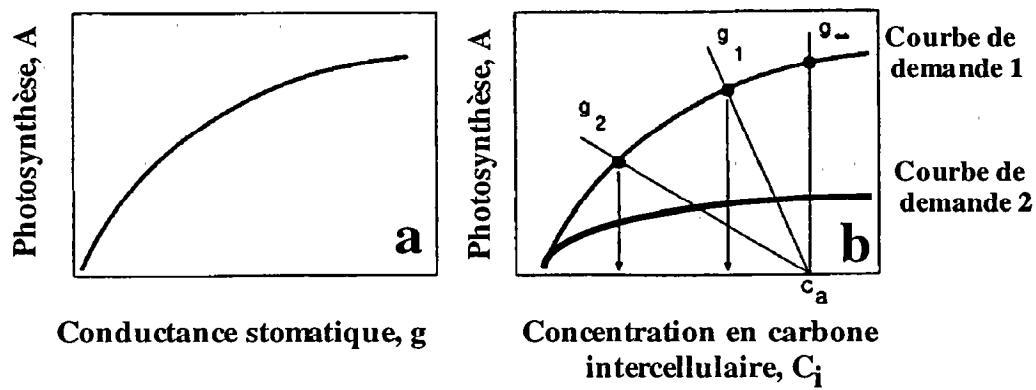


Figure 8 : Relations théoriques entre les termes d'échanges gazeux foliaires.

a/ Relation curvilinéaire entre l'assimilation nette, A , et la conductance stomatique, g , de feuilles de plantes en C_3 , lorsque les stomates s'ouvrent en réponse à la lumière. La pente en tout point correspond à A/g , l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau. Plus g diminue, plus A/g augmente.

b/ Relation entre A et C_i (fraction molaire de CO_2 intercellulaire), appelée aussi "courbe de demande de la photosynthèse". C_a représente la fraction molaire de CO_2 atmosphérique. La pente qui relie chaque point de la courbe à C_a correspond à g . La projection du point sur l'axe des abscisses donne la valeur de C_i . Au cours de la fermeture des stomates, un point descend sur la courbe de demande 1. Si la capacité photosynthétique est altérée, il peut aussi se déplacer sur une courbe de demande plus basse, 2.

D'après Ehleringer, 1993.

● C_i/C_a influence Δ des assimilats. Chez les plantes en C_3 , deux étapes principales discriminant le ^{13}C ont été identifiées : au cours de la diffusion stomatique et au cours de la carboxylation par la RUBISCO et la PEPc. Un modèle simple de discrimination isotopique relie positivement Δ et C_i/C_a (Farquhar et al, 1989).

$$\Delta = a + \left[(b - a) \cdot \frac{C_i}{C_a} \right] + d \quad (1 \ 3)$$

a, b : coefficients de discrimination de $^{13}\text{CO}_2$, lors de la diffusion stomatique du CO_2 ($a = 4,4 \text{ ‰}$), et lors de la fixation ($b = 27 \text{ ‰}$) chez les plantes C_3 (Farquhar et al, 1982).

d : autres discriminations du carbone, souvent négligeables.

● C_i/C_a « influence » Δ de la matière organique, et ses variations peuvent être intégrées par Δ à condition que d'autres pools de carbone (réserves préexistantes, translocations) ou que des discriminations post-photosynthétiques (métabolisme secondaire) n'interfèrent pas trop dans la mesure. La corrélation entre C_i et Δ est généralement bonne dans le cas de mesures sur la biomasse totale de semis. Par contre, la mesure sur des feuilles d'arbres adultes, des feuilles à forte composante structurale notamment, ou des feuilles à exportation rapide des assimilats peut être largement entachée de ces effets mémoire, traduits par facteur d (Terwilliger, 1997). La résistance mésophyllienne au CO_2 peut également induire une forte diminution de la concentration chloroplastique de carbone, C_c , et affecter Δ indépendamment de C_i .

La figure 7 montre le modèle de fractionnement isotopique du carbone chez les plantes en C_3 . Pour mémoire, un modèle plus complexe de discrimination du carbone a été proposé par Farquhar et al (1989), il différencie C_i et C_c (la fraction molaire de CO_2 intra-chloroplastique), et tient compte d'autres étapes discriminantes, comme la dissolution du CO_2 , la diffusion en phase dissoute, la respiration, la photorespiration.

En résumé, A/g est fortement corrélé à C_i/C_a , qui influence Δ . Δ intègre les variations de C_i/C_a dans la biomasse, c'est-à-dire de manière pondérée par l'assimilation de carbone, ce qui n'est pas le cas de A/g . Des variations de A/g peuvent donc échapper à Δ si elles ont lieu à un moment où la quantité de carbone assimilé est faible, par exemple en début de journée ou en fin de saison de croissance. La relation entre A/g et Δ chez les plantes C_3 a d'autant plus de chances d'être vérifiée que les mesures de A/g sont représentatives des périodes où l'assimilation a été importante, et que Δ est majoritairement influencé par C_i :

$$\frac{A}{g} = 10^{-3} \frac{C_a}{1.6} \times \frac{(b - \Delta)}{(b - a)} \quad (1 \ 4)$$

A/g représente le déterminant photosynthétique de W , associé à d'autres facteurs non-photosynthétiques : climatiques comme v , ou physiologiques, introduits par le changement d'échelle de temps et d'organe, c'est-à-dire principalement la proportion de carbone assimilé reperdu (par respiration, allocation aux symbiontes, exsudation, turnover des racines, etc.), la proportion de vapeur d'eau perdue indépendamment de la photosynthèse (transpiration des tiges, des cuticules, etc.) et la teneur en carbone, soit respectivement Φ_c , Φ_w et k .

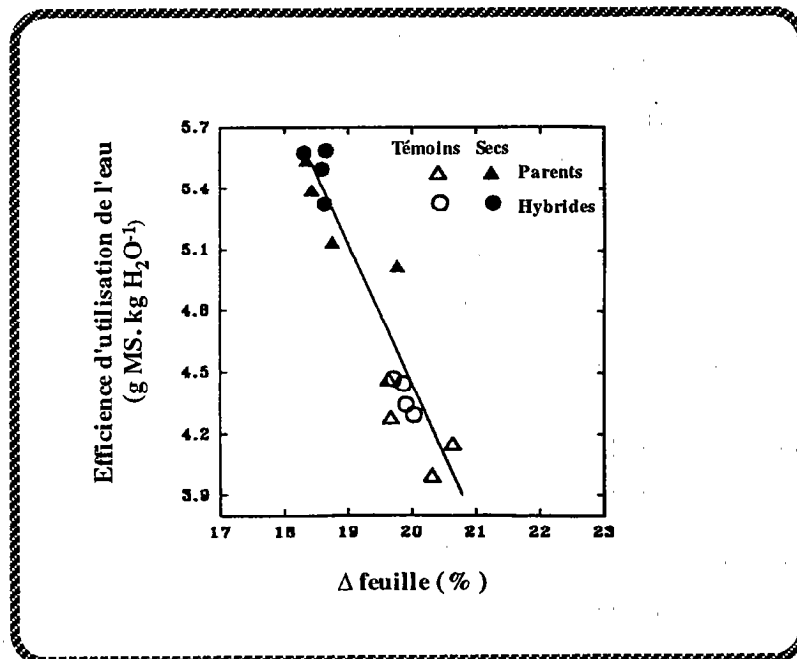


Figure 9 : Exemple de relation empirique entre W et Δ pour *Vigna sp.* Quatre parents de *Vigna* et quatre hybrides F1, élevés en conditions de bonne alimentation hydrique, ou soumis à sécheresse en pot et au champ. $W = 0,69 (26,6 - \Delta \cdot 10^3)$, $r^2 = 0,88$. La sécheresse édaphique augmente W et diminue Δ. On remarque que les hybrides sont restés sur la même relation que leurs parents. D'après Hall et al (1993) et Ismail et Hall (1993).

En définitive, Δ peut donc être corrélé négativement à W selon l'expression générale de Farquhar et Richards (1984), et Farquhar et al (1989) :

$$W_t = \frac{c_a}{1.6 \cdot v} \cdot \frac{b - \Delta}{b - a} \cdot \frac{(1 - \phi_c)}{(1 + \phi_w)} \cdot \frac{2}{3k} \quad (15)$$

W_t : efficacité de transpiration intégrée, exprimée en rapport de matière sèche produite sur eau consommée ($\text{g}_{\text{MS}} \text{kg}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$),

C_a : fraction molaire de CO_2 atmosphérique ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

v : différence de fraction molaire de vapeur d'eau entre les sites sous-stomatiques (à saturation) et l'atmosphère (mmol mol^{-1})

Φ_c : proportion de carbone assimilé perdu par respiration, allocation aux symbiontes, exsudation, turnover des racines, etc.,

Φ_w : proportion de vapeur d'eau perdue indépendamment de la photosynthèse,

k : teneur en carbone de la biomasse ($\text{g}_C \text{g}_{\text{MS}}^{-1}$),

$2/3$: rapport des masses moléculaires C (g_C) sur H_2O ($\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}$).

Dans la partie droite de l'équation 15, on voit apparaître clairement un premier terme environnemental, et trois termes physiologiques, dont le premier est lié aux échanges gazeux.

Un exemple de relation entre W et Δ est présenté dans la figure 9, pour *Vigna sp.*

La relation entre W et sa composante photosynthétique, A/g , intégrée dans Δ est théoriquement bonne si :

- v , Φ_c , Φ_w et k ne perturbent pas la relation,
- la respiration ne discrimine pas, ce qui est généralement supposé.

Dans notre étude, nous allons aborder la question des classements pour W entre provenances de *Faidherbia albida*. Il nous paraît important de rappeler ici les conditions de passage d'un classement pour Δ à un classement pour W : (i) v doit être connu et/ou équivalent entre les traitements (génotypes ou environnements), et cela est rarement vérifié, car les températures foliaires pour le moins peuvent largement différer entre les traitements ; (ii) Φ_c , Φ_w et k doivent être équivalents entre les traitements (Farquhar et Richards, 1984). Ces conditions sont rarement vérifiées, aussi, Δ ne permet-il pas une estimation quantitative de W , et ne peut être utilisé que comme indicateur de classement. Il est donc très important de mesurer effectivement W et Δ et de tenter de calibrer les relations, de préférence dans des environnements variés. Ceci justifie notre approche descriptive de la variabilité des relations entre W et Δ , selon les génotypes et les environnements.

2.3 Fixation symbiotique de l'azote

2.3.1 Principes

Deux groupes de plantes ont la propriété de fixer l'azote atmosphérique à l'aide de symbiontes, les légumineuses et les plantes actinorhiziennes. Les bactéries du genre *Rhizobia* sont symbiotiques des Papilionaceae et des Mimosaceae (auxquelles appartiennent les acacias), ou beaucoup plus rarement des Cesalpiniaceae. *Faidherbia albida* est le plus souvent associé à des bactéries à croissance lente, les *Bradyrhizobia*.

La fixation est catalysée par un complexe enzymatique (nitrogénase), présent dans les nodules des légumineuses. Les trois caractéristiques majeures de la réaction de fixation sont sa sensibilité à l'oxygène, son coût énergétique élevé (c'est-à-dire sa dépendance à l'égard des assimilats de la photosynthèse) et son inhibition par l'azote minéral du sol.

2.3.2 Pouvoir fixateur d'azote

Le rendement de la symbiose est en premier lieu déterminé par l'effectivité de la souche rhizobienne vis-à-vis de l'hôte, effectivité conditionnée par leur génotype respectif. On définit pour chaque association un potentiel fixateur d'azote (PFN), qui représente la valeur maximale possible de ce rendement. On oppose à la notion de potentiel fixateur d'azote (PFN), celle de fixation réelle d'azote (PFR), qui est soumise aux contraintes diverses affectant le phénotype. On citera la limitation de l'efficacité de fixation par la carence en P, l'acidité et l'alcalinité du sol, l'excès d'azote, l'âge de l'écosystème s'il est fermé (accumulation d'azote dans le sol). Les arbres ne nodulent pas toute l'année en général, et le cycle est à mettre en relation avec la phénologie et le climat. La nodulation de surface est très probablement annulée lors des forts dessèchements saisonniers de ces horizons.

2.3.3 Estimation de l'intensité de la fixation

2.3.3.1 Taux de nodulation

La quantité de nodules (nombre, masse sèche) est un premier et précieux indicateur de l'intensité de la fixation. Cependant, il est fréquent que des plantes nodulées ne fixent pas. L'utilisation de méthodes indirectes d'estimation de la fixation est donc indispensable.

2.3.3.2 Méthode de l'abondance naturelle du ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$)

Nous rappelons pour mémoire quelques méthodes d'estimation de la fixation, la méthode des bilans d'azote, de la différence sur milieu avec azote, de la différence sur milieu sans azote, de la réduction d'acétylène, du dosage des uréides et amides de la sève xylémienne (Danson et al, 1992). Deux méthodes utilisant les isotopes stables de l'azote sont couramment employées, la dilution isotopique et l'abondance naturelle de l'azote 15 ($\delta^{15}\text{N}$), détaillées ci-dessous.

L'azote atmosphérique est constitué essentiellement de $^{14}\text{N}_2$ (99,6336 % d'atomes), le reste (0,3662 %) étant sous la forme de $^{15}\text{N}_2$. En revanche, beaucoup de sols sont enrichis naturellement en ^{15}N . Les végétaux non-fixateurs montrent en principe une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ proche de la composition isotopique du sol, aux endroits où

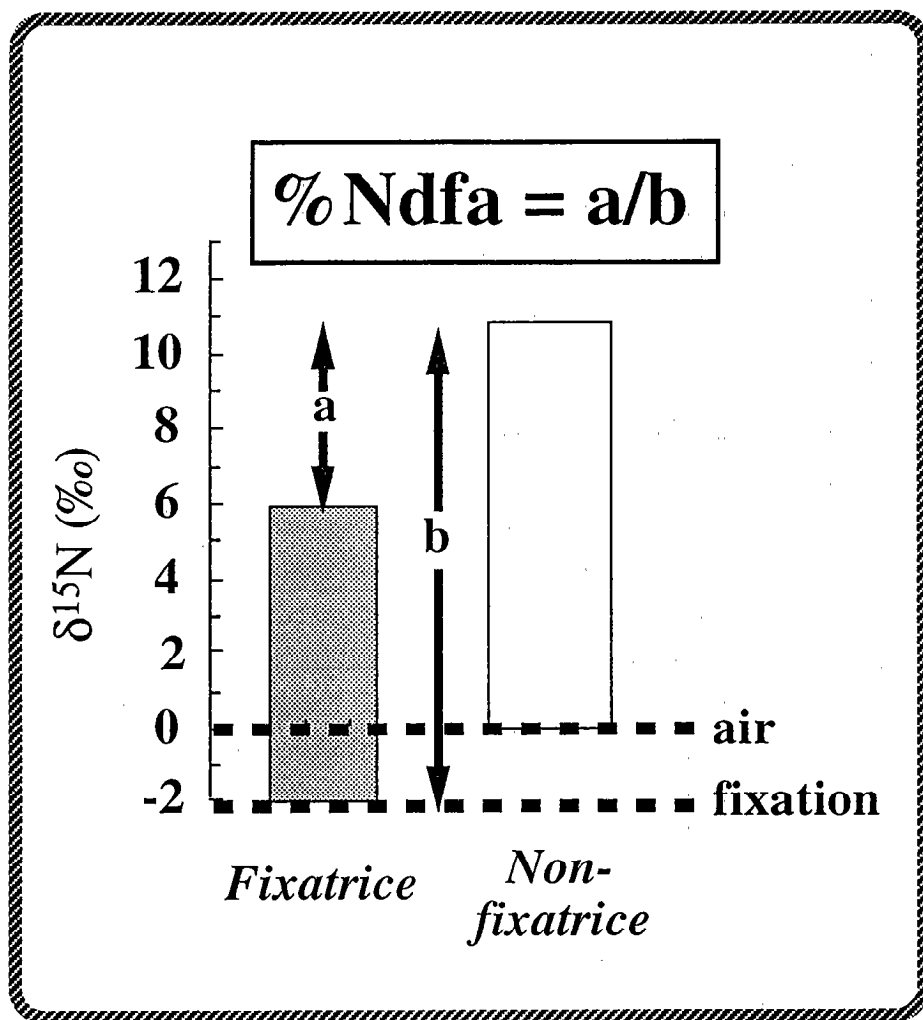


Figure 10 : Principe d'estimation du pourcentage d'azote fixé (%Ndfa) par la méthode de l'abondance naturelle du ^{15}N , $\delta^{15}N$.

ils prélèvent. Les plantes fixatrices présentent en revanche un taux plus faible car elles fixent pour partie dans l'air, dont le $\delta^{15}\text{N}$ est nul par définition.

Le pourcentage d'azote fixé (%Ndfa) est calculé comme suit :

$$\%Ndfa = \frac{(\delta^{15}N_{ref} - \delta^{15}N_f)}{(\delta^{15}N_{ref} - b)} \times 100 \quad (16)$$

$\delta^{15}N_r$: composition isotopique de la plante de référence non-fixatrice ;

$\delta^{15}N_f$: composition isotopique de la plante fixatrice ;

b_{fix} : discrimination isotopique tenant compte de la légère diminution de $\delta^{15}\text{N}$ (-0,2 à -2 pour mille) entraînée par le processus de fixation. Pour *Faidherbia albida*, nous l'avons fixé à -2 ‰, c'est-à-dire la moyenne de deux valeurs obtenues par Shearer et Kohl (1983, et 1988) sur *Prosopis glandulosa*, une autre Mimosoideae, en milieu sans N.

Le principe du calcul de %Ndfa est schématisé dans la figure 10.

Selon Shearer et Kohl (1988) et Handley et Raven (1992) la méthode de $\delta^{15}\text{N}$ présente des avantages par rapport à la méthode par dilution :

- elle ne nécessite pas l'apport d'engrais azoté, qui on le sait interagit négativement avec la fixation (Sprent, 1979),
- elle ne montre pas de chute de l'abondance en ^{15}N du sol au cours de la croissance des plantes (dilution par l'azote minéralisé dans le sol),
- elle ne fait pas l'hypothèse d'égalité des proportions d'azote provenant de l'engrais marqué et du sol dans le couple fixateur et non-fixateur.
- elle est moins chère.

En revanche, la méthode $\delta^{15}\text{N}$ a pour inconvénient majeur de se baser sur des gradients faibles de $\delta^{15}\text{N}$ entre les deux sources d'azote (inférieurs à 10 ‰). Ceci augmente l'erreur de mesure, l'incidence des variations locales de la composition de la source d'azote du sol (pour le couple fixateur et non-fixateur), et les conséquences des fractionnements liés à l'échantillonnage ou à la préparation des échantillons.

La sélection de la plante de référence reste extrêmement critique (moins toutefois que pour la méthode de la dilution, Shearer et Kohl, 1988). On ne dispose pas en général de lignées non-fixatrices pour les espèces d'arbres. Les plantes fixatrices non-inoculées subissent très souvent une contamination croisée par les souches microbiennes (Sanginga et al, 1989 et 1990 ; Gauthier et al, 1985) et se révèlent inappropriées. Les autres plantes de référence peuvent se révéler à maints égards inadéquates. En conditions naturelles, les systèmes racinaires des deux plantes peuvent être très dissemblables, occuper des volumes de sols non comparables, et assimiler l'azote dans des horizons distincts, présentant des gradients de $\delta^{15}\text{N}$. Ce facteur peut paraître rédhibitoire quand on recherche sur le terrain une plante de référence convenant à une espèce phréatophyte, et au système racinaire principalement pivotant comme *Faidherbia albida*. Cependant, l'azote du sol est d'ordinaire très rare en-dessous du premier mètre de sol. Aussi, il est peu vraisemblable que l'arbre phréatophyte en prélève significativement au-delà (sauf si la nappe est chargée en azote) et le problème s'en trouve simplifié (Virginia et al, 1988). En pots, on peut espérer que ce biais du prélèvement dans des pools d'azote différenciés soit minimisé. Il faut enfin que le fixateur et l'arbre de référence montrent une cinétique comparable d'absorption de l'azote, puisque la composition de l'azote du sol est susceptible de varier, et que le dessèchement du sol jouant, certains pools deviennent inaccessibles. C'est pourquoi, il faut tenter de comparer des espèces à phénologie similaire, ce qui est pratiquement irréalisable avec *Faidherbia albida*, ou collecter un grand nombre de plantes de référence à défaut.



← **Photo 4** : Excavation d'un *Faidherbia albida* adulte (diamètre à hauteur de poitrine, 70 cm). Mise en évidence des racines plongeantes. Site de "fond de vallon". Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.

↓ **Photo 5** : Résultat de la coloration d'une branche feuillée transpirante de *Faidherbia albida* par la safranine. Le bois est coloré jusqu'au centre, indiquant que l'aubier est conducteur en profondeur. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.



← **Photo 6** : Dispositif de mesure des densités de flux de sève en profondeur dans l'aubier de *Faidherbia albida* (diamètre à hauteur de poitrine, 55 cm) par la méthode dite "des encoches". Toutes les protections thermiques ont été retirées. Les fils des capteurs sont protégés par du ruban adhésif contre les attaques de lézards. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.



3. PARTIE I : FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET NUTRITION AZOTEE DES ADULTES EN CONDITIONS NATURELLES. VARIABILITE SAISONNIERE ET STATIONNELLE

Nous avons choisi de travailler dans un parc agroforestier, dans l'espoir de dégager quelques applications pratiques de nos résultats, pour la gestion des parcs notamment. *Faidherbia albida* vit à l'état naturel dans des écosystèmes ripicoles, il développe des pivots profonds et de nombreux auteurs ont suggéré que cette espèce était phréatophyte. Cette partie est consacrée à l'étude du fonctionnement écophysiological des faidherbias adultes en parc. Nous avons choisi le parc de Dossi car la pression des villageois sur ces arbres à usages multiples y était modérée. Le milieu et les conditions humaines étaient très favorables et nous avons pu poursuivre des études sur deux saisons de végétation. Un certain nombre d'essais et de choix méthodologiques (fiabilité des méthodes, sites d'étude) ont été pratiqués durant la première année, et la seconde a permis de faire des suivis de phénologie, de transpiration des arbres, de profondeur de prélèvement de l'eau, d'efficacité d'utilisation de l'eau, de nodulation, et de fixation symbiotique de l'azote.

Le fonctionnement hydrique des faidherbias adultes dans le parc est présenté dans les articles 1 et 2. Le premier article est consacré la variabilité saisonnière du fonctionnement hydrique (phénologie, croissance, potentiels hydriques, flux de sève, $\delta^{18}\text{O}$), dans le site de "fond de vallon", un site présumé très favorable du point de vue de la ressource en eau (nappe peu profonde, pas d'engorgement). Les mesures ont été réalisées en priorité sur ce site.

Le second article tente de rendre compte de la variabilité intra-parc, telle qu'elle a été appréhendée sur trois sites situés le long de la toposéquence du parc, le site de "fond de vallon" (nappe battant entre -7 et -11 m), le site de "pente" (nappe à -18,5 m) et le site de "cuirasse" (nappe probablement encore plus profonde). Les sites étaient distants de moins de 2 km, et la différence d'altitude n'excédait pas 50 m.

3.1 Approches méthodologiques

3.1.1 Site et Climat

L'oscillation latitudinale annuelle du Front Inter-Tropical (FIT) explique l'alternance des saisons des pluies et sèches au Burkina Faso, et la zonation Nord-Sud du climat et de la végétation (figure 11). Le régime des pluies est unimodal (une saison sèche et une saison humide par an). La saison des pluies démarre en Avril, avec l'arrivée du FIT par le Sud. Juillet et Août sont les mois les plus pluvieux. Les dernières pluies finissent en Octobre, quand le FIT redescend.

Au Burkina Faso, on rencontre *Faidherbia albida* entre les isohyètes 300 et 1100 mm. Le parc agroforestier de Dossi (Lat. : 11° 26'N ; Long. : 3° 24'O ; Alt. : 350-450 m) a été choisi initialement car il a fait l'objet d'études très détaillées (Depommier, 1996), et que la pression exercée sur les arbres par les habitants (écorçage et émondage) y est modérée, permettant donc de poursuivre des mesures écophysiologicals. Il se situe dans une zone relativement humide du pays.

L'évolution moyenne des variables climatiques entre 1984 et 1993 est indiquée dans la figure 12, mesurée à la station météorologique la plus proche (Boromo, à 50 km de Dossi). Dossi a présenté une pluviométrie moyenne, P, de 924 mm, avec 7 mois de sécheresse (c'est-à-dire des mois dont $P < 50$ mm et $P < 2T$, avec $T =$

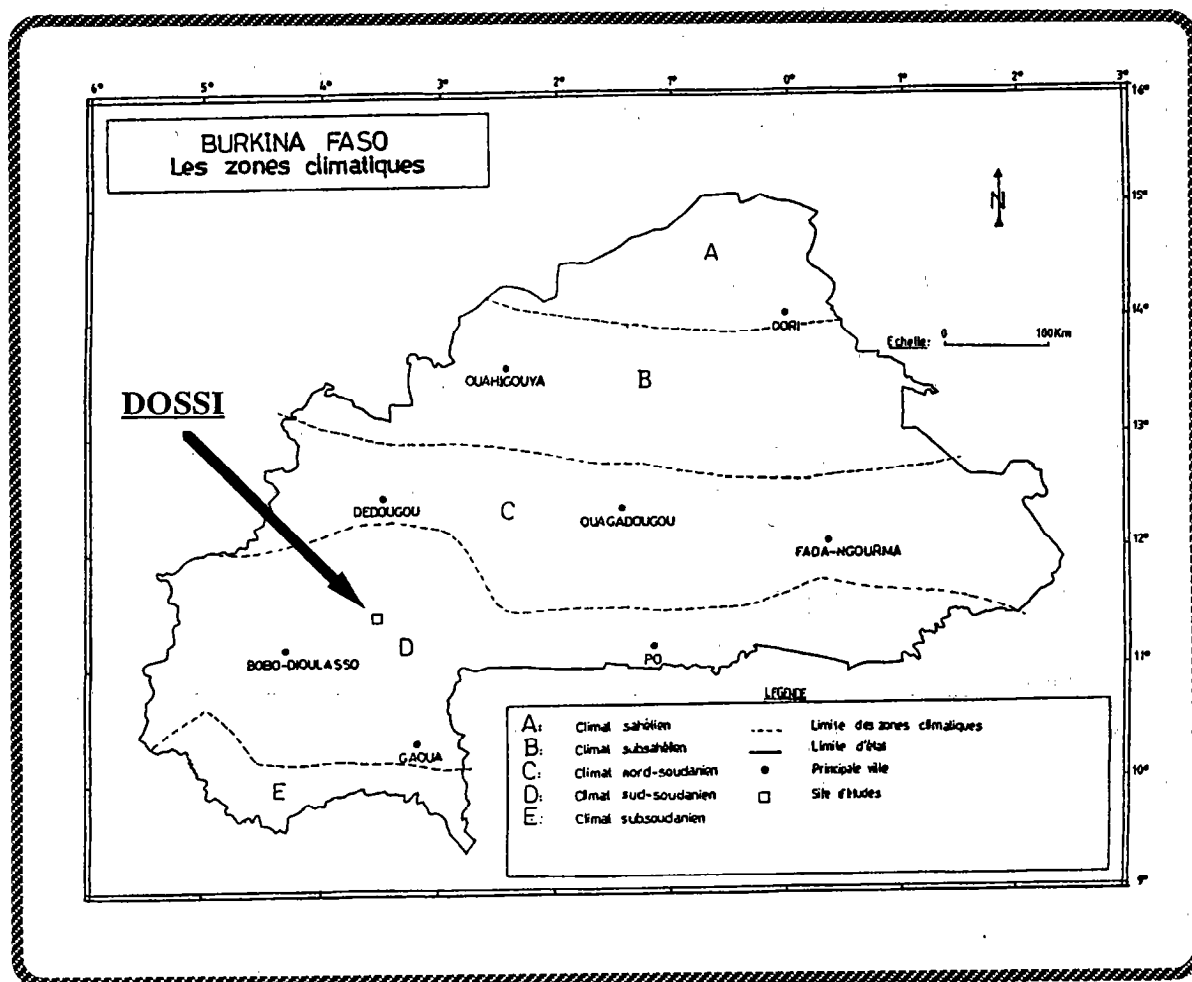


Figure 11 : Zones climatiques du Burkina Faso.

Notre site expérimental de Dossi est situé dans la zone climatique sud-soudanienne.
D'après Guinko (1984), repris dans Depommier (1996).

température moyenne, °C). Le climat correspond à la zone sud-soudanienne (Guinko, 1984). L'évapotranspiration potentielle (ETP_{Piche}) annuelle moyenne atteignait environ 2900 ± 230 mm, soit 3 fois la pluviométrie, ce qui correspond à la définition des conditions semi-arides (ICRAF, 1989). La course du déficit de saturation de vapeur (VPD) montre un pic de plus de 50 hPa pendant la période la plus chaude entre Mars et Avril.

Le parc couvre 340 ha. Le socle est volcano-sédimentaire, birrimien, fissuré et altéré sur plusieurs mètres. Les sols sont riches en argiles et limons. Leur épaisseur varie de zéro à environ 3,5 m. Une carte des unités morpho-pédologiques du parc (figure 13) a été dressée par Depommier (1996). Nos sites expérimentaux et les puits sont figurés sur cette carte. Les caractéristiques des arbres et des sols de ces trois sites sont présentées dans les tableaux 1 et 2.

La strate arborée est principalement composée de 2500 *Faidherbias*, dont l'âge moyen avoisine 40 ans (Depommier et Détienne, 1996).

Les puits utilisés traditionnellement montrent des nappes entre 3 et 20 m de profondeur environ, généralement à la base des altérites. Partant de l'hypothèse que *Faidherbia albida* est phréatophyte, il semblait important d'estimer si la profondeur des nappes provoquait des contraintes hydriques différentes entre les sites étudiés dans le parc. L'évolution saisonnière du toit de la nappe est indiquée dans la figure 14a pour différents puits. Le toit atteignait partout sa profondeur minimale en fin de saison des pluies (vers Octobre).

Il s'est avéré difficile de réaliser des mesures en continu, à cause de l'éloignement par rapport au laboratoire (250 km) et des difficultés matérielles (autonomie en énergie, lézards dévorant les gaines des fils électriques, feux de brousse, enfants jouant avec les dendromètres, etc). Nous avons donc opté pour des campagnes de mesures courtes (10 jours), et étalées sur la saison de végétation. Les dendromètres ont été abandonnés au profit du fil de nylon.

3.1.2 Evapotranspiration potentielle

Penman (1948) a proposé un modèle physique qui calcule l'évapotranspiration potentielle (ETP) à partir du bilan d'énergie de la surface transpirante, c'est-à-dire en première approximation la différence entre l'énergie absorbée (terme radiatif) et l'énergie restituée, par échauffement (flux de chaleur sensible), ou par transpiration (flux de chaleur latente). L'équation de Penman s'applique à une nappe d'eau, ou à une culture qui n'opposerait aucun frein à la transpiration (pas de régulation stomatique, pas de résistance hydraulique). En ce sens, elle surestime l'offre par rapport à la demande climatique. Des modèles plus complets ont été développés de manière à prédire la transpiration des couverts, mais ils ne conviennent pas aux couverts agroforestiers ouverts (Monteith 1965 ; Shuttleworth et Wallace, 1985). Nous avons pour notre part résolu de nous en tenir à la formulation de Penman, en tant qu'index climatique pour l'évaporation, et non comme modèle de transpiration.

3.1.3 Transpiration réelle des arbres

3.1.3.1 Bilan hydrique

L'approche la plus répandue pour la mesure de l'évapotranspiration réelle (ETR) d'un peuplement consiste à réaliser le bilan hydrique du sol.

Tableau 1 : Caractéristiques principales des faidherbias sur les trois sites expérimentaux, et sur le parc entier de Dossi. 9-11 arbres par site. La surface des sites expérimentaux a été assimilée à un disque placé sur le centre de gravité des arbres dispersés, et les valeurs notées (*) sont donc indicatives. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.

	Fond de Vallon		Pente		Cuirasse		Parc Entier	
	Moy.	SD	Moy.	SD	Moy.	SD	Moy.	SD
Surface du site (ha)	(0,46*)	/	(11,35*)	/	(3,99*)	/	340	/
Nombre de <i>F. albida</i>	11	/	10	/	7	/	2522	/
Circonférence _{130 cm} (cm)	181,4	35,3	151,9	26,5	118,7	31,5	157,0	81,6
Hauteur (m)	13,7	2,5	11,8	2,2	9,8	1,6	11,6	3,1
Surf. proj. couronne (m ² arbre ⁻¹)	186,1	100,5	124,7	74,8	35,6	11,3	77,3	71,9
Volume couronne (m ³ arbre ⁻¹)	928,3	665,2	605,8	413,7	105,6	40,4	/	/
Densité (arbres ha ⁻¹)	(23,9*)	/	(0,9*)	/	(1,8*)	/	7,4	/
Surface d'aubier (m ² ha ⁻¹)	(6,3*)	/	(0,2*)	/	(0,2*)	/	1,5	/
Taux de recouvrement (%)	(44,5*)	/	(1,1*)	/	(0,6*)	/	5,7	/

Tableau 2 : Caractéristiques principales des sols et des puits des sites de fond de vallon, de pente et de cuirasse. Nous n'avons pas creusé de puits dans le site de cuirasse. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.

	Bottom Stand	Slope Stand	Plateau Stand
Classification des sols FAO-Unesco, 1982 Française	Chromic Cambisol "Brun Eutrophe Tropical Peu Evolué"	Haplic Lixisol "Brun Eutrophe Ferruginisé"	Haplic Ferralsol "Ferrallitique, Phase Pétoferrique"
Horizons	A-B-BC-CB-C	A-B-BC-CB-C	
Nature du C	Schiste altéré	Schiste altéré	
Profondeur du puits	-9.5 m	-18.5 m	
Profondeur de la nappe	de -6.5 à ca. -11 m	-18.5 m	
Profondeur d'enracinement max.	-7.25 m	-15.5 m	
Profondeur du sol s.s.	1.5 m	3.5 m	
Distance aux troncs	11 m	7.5 m	

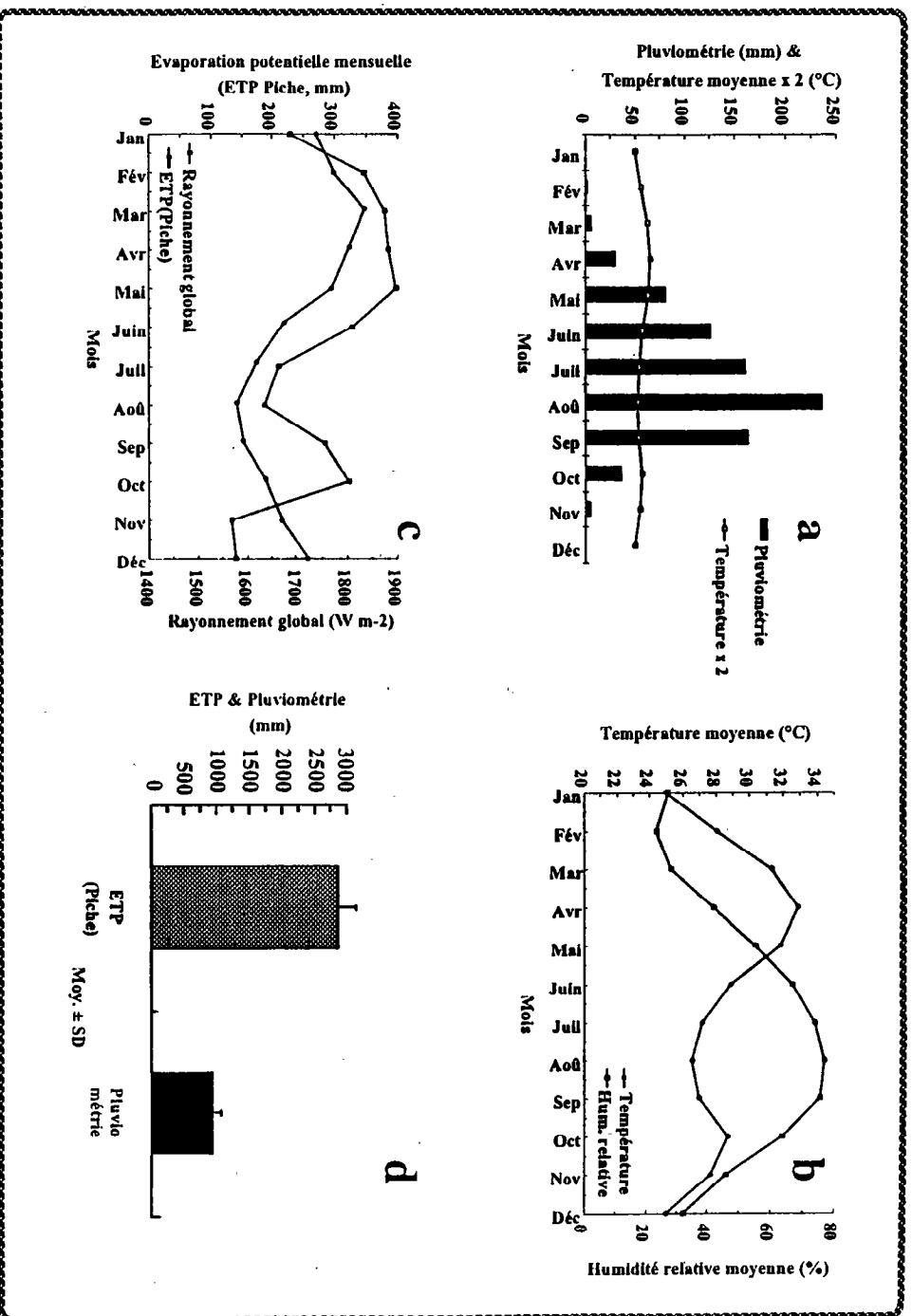


Figure 12: Evolution des variables climatiques près du site expérimental.
Moyennes mensuelles entre 1984 et 1993, mesurées à la station météorologique la plus proche du site expérimental, Boromo (50 km de Dossi).
a/ Précipitations (P) et Température x 2 (2T) : les mois dont P < 50 mm et P < 2T sont considérés secs, soit 7 mois de sécheresse.
b/ Température et humidité relative moyennes.
c/ Evapotranspiration (Piche) et Rayonnement global.
d/ Cumul d'Evapotranspiration (Piche) et de Pluviométrie.
Dossi est en conditions semi-arides car ETP = 3 fois P.
Source, Météorologie Nationale du Burkina Faso.

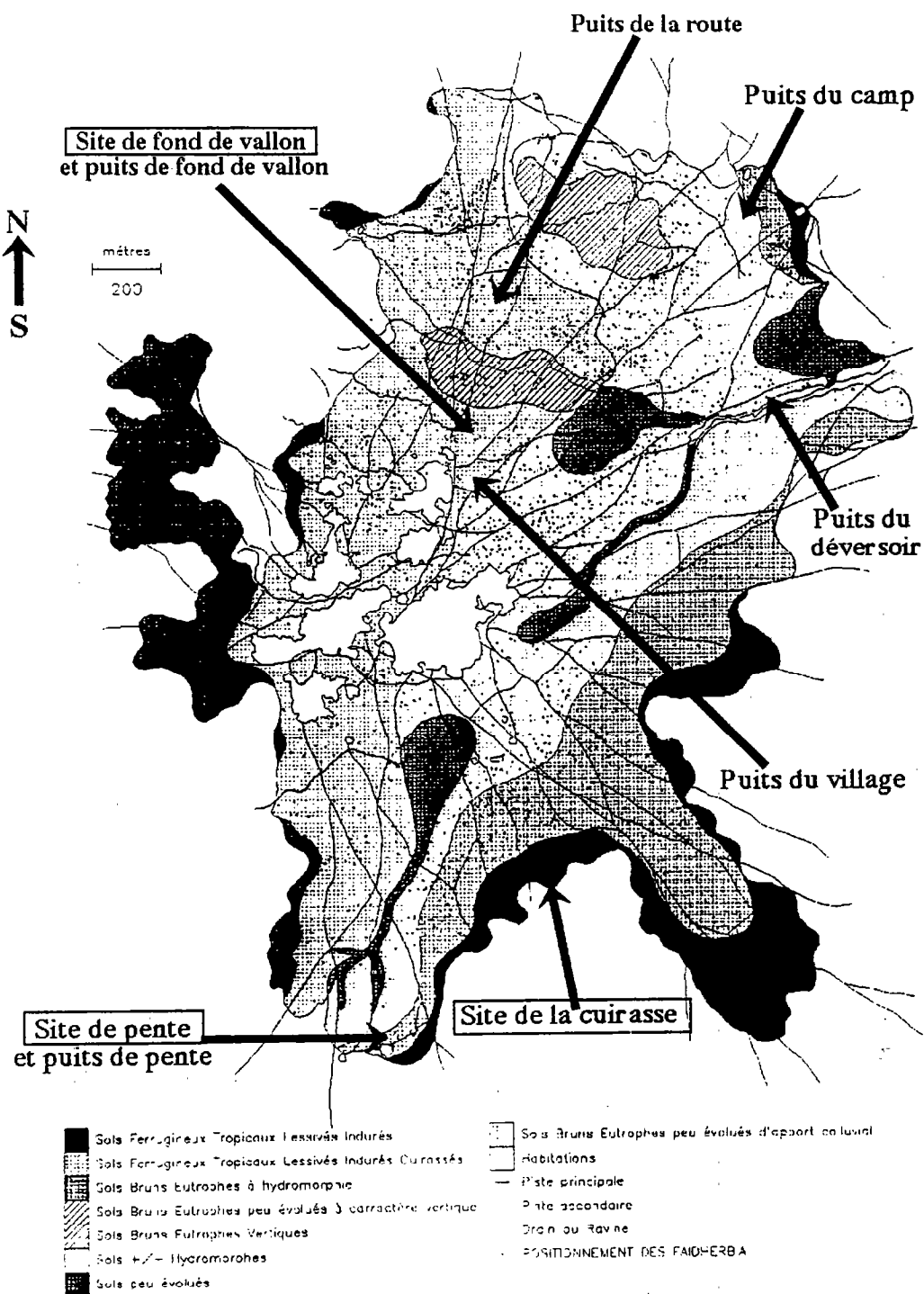


Figure 13 : Carte des unités morpho-pédologiques du parc agroforestier de Dossi .

Position des trois sites expérimentaux de suivi du fonctionnement hydrique des faidherbias adultes, et position des puits expérimentaux.

D'après Depommier (1996).

En l'absence de précipitations, ce qui est le cas le plus fréquent au cours de la phase végétative de *Faidherbia albida*, les variations de la réserve hydrique du sol peuvent être calculées comme suit, d'après Aussenac (1975) :

$$\Delta R = -E - T - D - F \quad (17)$$

ΔR : variation de la réserve hydrique (R) du sol, en l'absence de précipitations (mm),

E : évaporation (mm),

T : transpiration (mm),

D : drainage profond (mm),

F : drainage latéral superficiel (mm).

Nous conservons ici les termes de drainage qui sont réels après les dernières pluies.

Bien que cette méthode ait déjà été appliquée sur des couverts agroforestiers à phénologie normale, une bonne précision est illusoire en saison sèche (Do et al, 1997). Nous avons constaté que les *faidherbias* adultes présentaient un enracinement mixte, traçant et pivotant. Certaines racines traçantes couraient sous la surface du sol à plus de 20 m de distance des troncs. Il était donc exclu de circonscrire la variabilité horizontale des prélèvements d'eau. En profondeur, nous avons creusé et rencontré des racines fines jusqu'à une profondeur de - 15,5 m : nous avons jugé impossible d'équiper les sites de tubes pour sonde à neutrons ou de réaliser des prélèvements manuels à la tarière aussi profondément. Il était donc exclu d'appliquer correctement la méthode du bilan hydrique pour estimer la consommation d'eau des arbres. Les variations de teneur en eau incluaient de façon indifférenciée le drainage, l'évaporation, et l'absorption racinaires. De plus, la texture du sol était fine et autorisait très probablement des remontées capillaires depuis les nappes.

A l'évidence s'imposait la nécessité d'utiliser une méthode directe de mesure des flux dans l'arbre.

3.1.3.2 Flux de sève dans les troncs

Différentes revues bibliographiques ont été consacrées aux méthodes de mesure des flux de sève (Pearcy et al, 1989 ; Bobay, 1990 ; Dugas, 1990 ; Smith et Allen, 1996), parmi lesquelles des méthodes d'impulsion de chaleur, de bilan thermique, de fluxmètre radial.

La méthode des fluxmètres radiaux (Granier, 1985, 1987), apparaissait assez adaptée à nos conditions. Cette méthode convient bien aux tiges dont la largeur de l'aubier fonctionnel excède 2 cm, elle a l'avantage d'assembler la source de chaleur et le thermocouple, et de ne nécessiter que deux trous d'insertion des capteurs. La mesure peut être réalisée en continu, la sensibilité en conditions de flux faibles reste acceptable, l'impact sur l'arbre est minime (Smith et Allen, 1996).

Les densités de flux de sève ($dF : l \, dm^{-2} \, h^{-1}$) sont mesurées à l'aide de capteurs thermoélectriques longs de 2 cm (figure 16), insérés dans l'aubier (conducteur de sève brute), chauffés, et connectés à une centrale d'acquisition de données. La méthode est différentielle. On mesure une différence de température entre un thermocouple chauffé par effet Joule à puissance constante (0,2 W), et un thermocouple de référence, non chauffé (figure 15). Lorsque le flux est nul, ce qui est généralement le cas en fin de nuit, la différence de température mesurée entre les deux capteurs est maximale (ΔT_M). Quand la sève circule, elle refroidit le capteur chauffé par convection, et la différence de température (ΔT_U) chute d'autant plus vite que le flux est rapide. Une relation empirique a été établie entre la densité de flux réelle traversant une branche et la réponse du couple de capteurs.

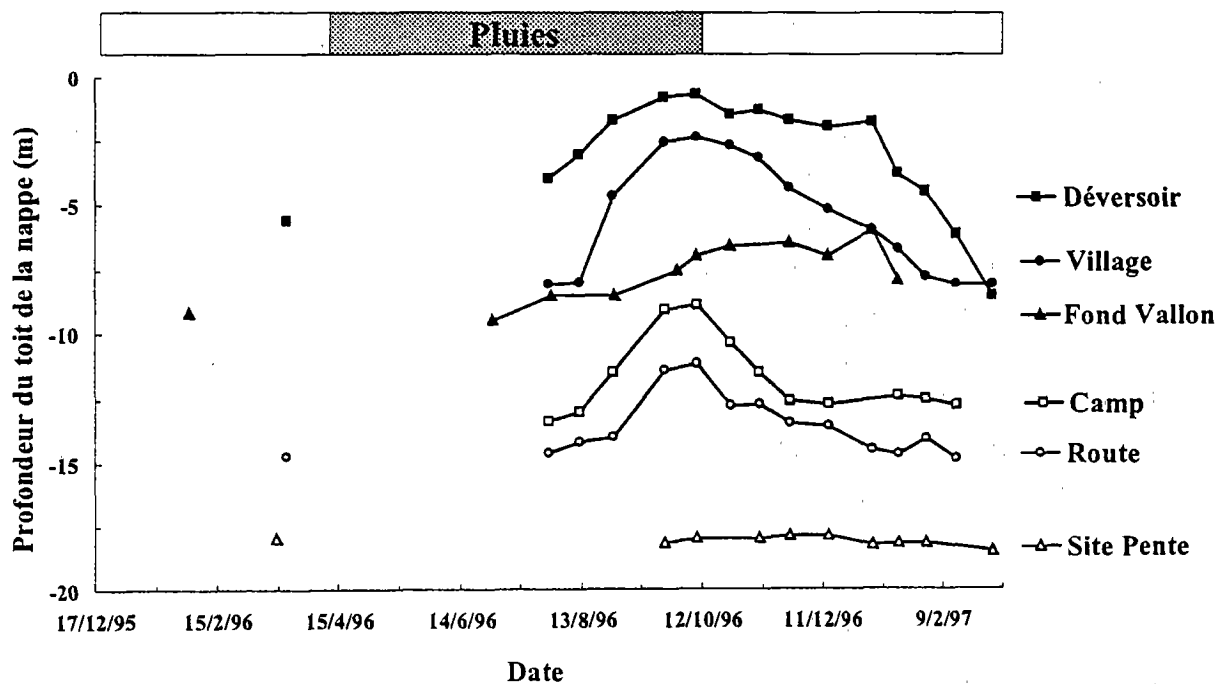


Figure 14 : Battement des nappes dans les différents puits expérimentaux.
 Variations saisonnières de la profondeur du toit de la nappe (1995-1997).
 La profondeur minimale du toit est mesurée en fin de saison des pluies (Octobre).
 Pour la position des puits dans le parc, voir figure précédente.

Cette relation s'est avérée être une caractéristique du couple de capteurs, et très peu sensible à la nature des bois utilisés (Granier, 1985 ; Valancogne et Granier, 1991) :

$$dF = 4,28 \cdot \left[\frac{\Delta T_M - \Delta T_U}{\Delta T_U} \right]^{1,231} \quad (18)$$

dF : densité de flux de sève ($l \, dm^{-2} \, h^{-1}$),

$\Delta T_M, \Delta T_U$: différence de température entre les deux sondes ($^{\circ}C$), maximale et courante, respectivement.

On peut passer de la densité de flux au flux en intégrant la surface d'aubier conducteur (SA):

$$F = dF \cdot SA \quad (19)$$

F : flux de sève ($l \, h^{-1}$),

dF : densité de flux de sève ($l \, dm^{-2} \, h^{-1}$),

SA : surface d'aubier conducteur (dm^2).

Mise au point de la méthode des flux de sève sur *Faidherbia albida*

Faidherbia albida est très fréquemment écorcé, car son liber a des propriétés médicinales (antitussives). Des cicatrices enfouies peuvent perturber la mesure des flux de sève. Les arbres sont aussi émondés par les pasteurs. L'émondage perturbe bien sûr l'intensité de la transpiration, mais de plus il décale le cycle phénologique (Depommier, 1996). Il est donc très important au départ de contrôler l'état sanitaire des arbres avant les mesures, et d'obtenir des accords de la population villageoise pour prévenir toute intervention durant les mesures. Diverses adaptations méthodologiques ont été apportées pour optimiser la précision des mesures :

Gradients thermiques naturels

L'existence de gradients thermiques entre les deux thermocouples d'un capteur est un aspect délicat de cette méthode. Ces gradients, qui varient à l'échelle horaire (figure 17), peuvent introduire des erreurs considérables dans la mesure des densités de flux, dF (figure 18a). On a tout d'abord cherché à les minimiser, à l'aide de protections thermiques (paillage des troncs jusqu'à 1,8 m pour éviter l'insolation directe de la partie basse des troncs ; isolation thermique autour de la zone des capteurs). Puis on a enregistré ces gradients thermiques en l'absence de chauffage. Quand les conditions météorologiques sont assez stables d'un jour à l'autre, les cinétiques de gradients thermiques sont relativement comparables. Cette condition se vérifiant en saison sèche (journées très souvent sans nuages), les gradients ont été mesurés durant 24 h à la veille de chaque série de mesures, et soustraits aux valeurs obtenues pendant chauffage. On a observé que cette opération avait pour effet de lisser les courbes journalières de dF , même dans le cas d'une journée avec quelques passages nuageux (figure 18b).

Transpiration nocturne

En cours de la saison sèche, le déficit de saturation de l'air est élevé pendant la nuit, il peut induire une transpiration nocturne, réduire ΔT_M , et donc conduire à sous-estimer les flux diurnes. De la même manière, la transpiration nocturne peut conduire à mesurer des potentiels de base erronés, plus faibles que dans le sol si les arbres ne peuvent s'équilibrer durant la nuit. Pour les flux de sève, on a vérifié qu'il n'existait aucune relation entre ΔT_M (exprimé en tension électrique, soit ΔU_M) et le déficit de saturation de vapeur d'eau à l'échelle d'une saison de végétation (figure 19). Par ailleurs les potentiels de base indiquaient que les arbres pouvaient probablement s'équilibrer correctement avec le sol en toute saison (voir partie résultats).

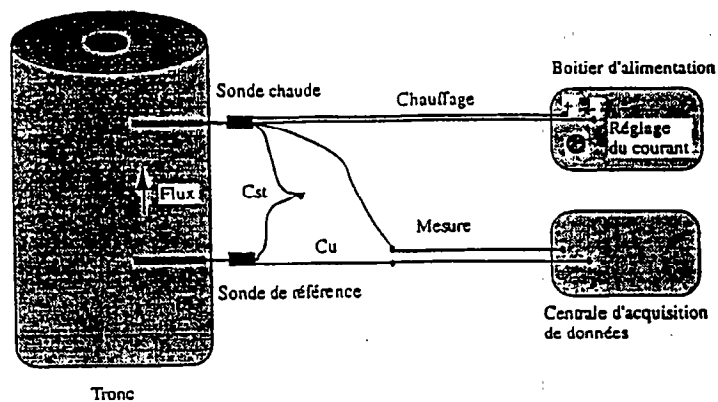


Figure 15 Dispositif thermique à deux sondes pour la mesure du flux de sève dans l'aubier d'un tronc ou d'une branche (Granier, 1985). Cu : fil de cuivre. Cst : fil de constantan.

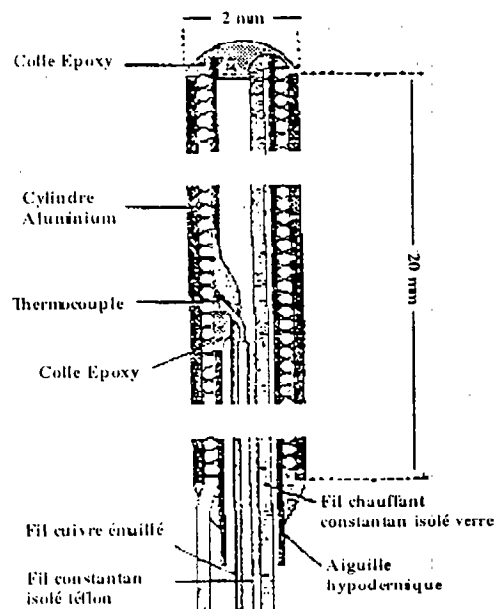


Figure 16: Coupe longitudinale d'une sonde chaude de fluxmètre (Granier, 1985).

Variabilité azimutale de dF

Les *Faidherbias* isolés adoptent un port étalé, et dissymétrique, avec une couronne généralement orientée vers le plan de l'écliptique solaire (Depommier, 1996). Les branches principales démarrent généralement à moins de 5 m de hauteur sur le tronc. Ces caractéristiques sont préjudiciables à une bonne homogénéité azimutale des flux du tronc. Malgré le choix d'arbres droits et peu écorcés, une forte variabilité intra-arbre des dF a été constatée lors de mesures préliminaires (le coefficient de variation de la transpiration journalière était de 18 %, moyenné sur une année de mesures). Compte-tenu des impératifs techniques (autonomie des batteries, 10 capteurs disponibles seulement), on a résolu de réduire le nombre d'arbres mesurés, et de prendre en compte en priorité la variabilité intra-arbre. Parmi les arbres retenus pour l'ensemble des mesures écophysologiques (10 par site), deux individus voisins, pourvus de troncs longs et droits ont été choisis. Chacun des deux arbres a été équipé de 5 capteurs.

Un exemple de cinétique journalière de densité de flux de sève (dF) est présenté dans la figure 18b, telle que mesurée à l'aide de cinq capteurs distribués autour du tronc de l'arbre 1, au début de la saison sèche. L'isolement des couronnes conditionnait la réponse de la transpiration par rapport à la demande évaporative. On remarque que les dF démarrent très tôt le matin, comparés à l'évapotranspiration potentielle Penman (ETP). Le soir à l'inverse, ils sont retardés. Il faut rappeler que les couronnes de ces arbres isolés interceptent le rayonnement latéralement aux extrémités du jour, alors que la mesure de rayonnement global est réalisée par un capteur horizontal. Cette journée d'Octobre présentait les flux annuels ($F_{\max}$) les plus importants que nous ayons enregistrés, et sert donc de référence. Le coefficient de variation n'était que de 5 % ce jour là. Le maximum de dF est de $2,5 \text{ l dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, une valeur très comparable à celles obtenues sur des arbres en zone tempérée sur des arbres non stressés, par exemple chez le chêne ($1,5$ à $3 \text{ l dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ à Champenoux pour des arbres témoins ou éclaircis Bréda et al, 1994), ou chez l'épicéa (1 à $1,8 \text{ l dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ à Aubure, Haut-Rhin, Lu, 1992). En zone sahélienne, *Acacia tortilis* montre des densités de flux très inférieures : les maxima sont obtenus en saison sèche fraîche (Janvier à Mars), avec des valeurs de l'ordre de $0,6 \text{ l dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Do et al, 1997).

Surface d'aubier conducteur

Faidherbia albida présente un bois à pores diffus (vaisseaux disséminés dans le cerne), avec des vaisseaux de grande taille, dont le diamètre avoisine $150 \mu\text{m}$ (Robbertse et al, 1980). Le bois de coeur est fréquemment absent, même sur de gros arbres. Les prélèvements à la tarière que nous avons pratiqués étaient humides jusqu'au coeur, et les vaisseaux apparaissaient non-obstrués. Par coloration à la safranine de l'eau absorbée par de gros rameaux feuillés, on mettait en évidence une conduction très profonde dans le bois (Photo 5). L'ensemble de ces observations préliminaires laissait supposer que la surface d'aubier fonctionnel de *Faidherbia albida* était très large. Il fallait donc établir un modèle empirique de distribution de dF en profondeur dans l'aubier pour pouvoir calculer correctement F à partir des mesures de dF de surface (équation 19). Pour décrire le profil radial de distribution des dF dans l'aubier, des capteurs ont été insérés radialement, dans des encoches (Photo 6), jusqu'à 15 cm de profondeur, dans 6 arbres adultes (diam. = 54 cm en moyenne). Cette méthode des encoches est apparue la plus efficace. D'autres essais d'insertion des capteurs le long d'une spirale logarithmique ou tangentielllement se sont avérés infructueux, à cause d'une trop grande variabilité des mesures.

Une relation expérimentale a été construite par la méthode des encoches, reliant les dF relatives (RdF : en pourcentage de la valeur de dF de surface), à la profondeur de l'aubier (p : cm). RdF correspondant à $p = 15 \text{ cm}$ équivalait à 30 % de la valeur de surface. La relation expérimentale est présentée dans la figure 20. Un aubier

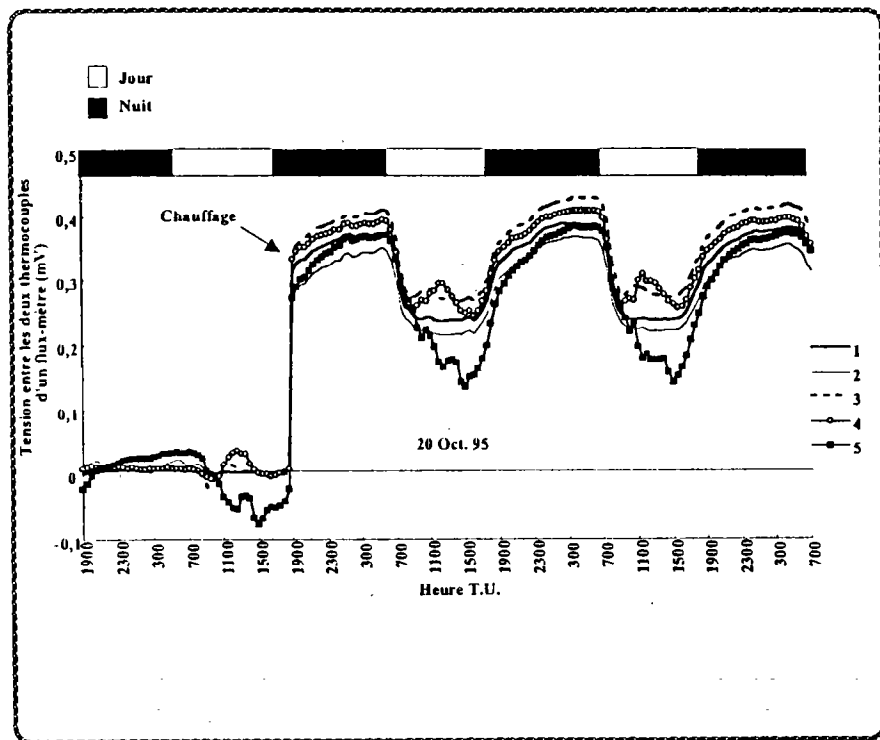


Figure 17 : Enregistrement de la tension électrique aux bornes de 5 fluxmètres avant et après chauffage.

Les cinq capteurs étaient insérés à 1,3 m, dans l'aubier d'un *Faidherbia albida*, selon divers azimuts.

Les cinétiques des capteurs 4 et 5 connaissent de forts gradients naturels avant chauffage, qui se répercutent sur les valeurs après chauffage. Les cinétiques après chauffage sont très comparables d'un jour à l'autre, indiquant que les gradients naturels se répètent de jour en jour.

Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. Octobre 1995.

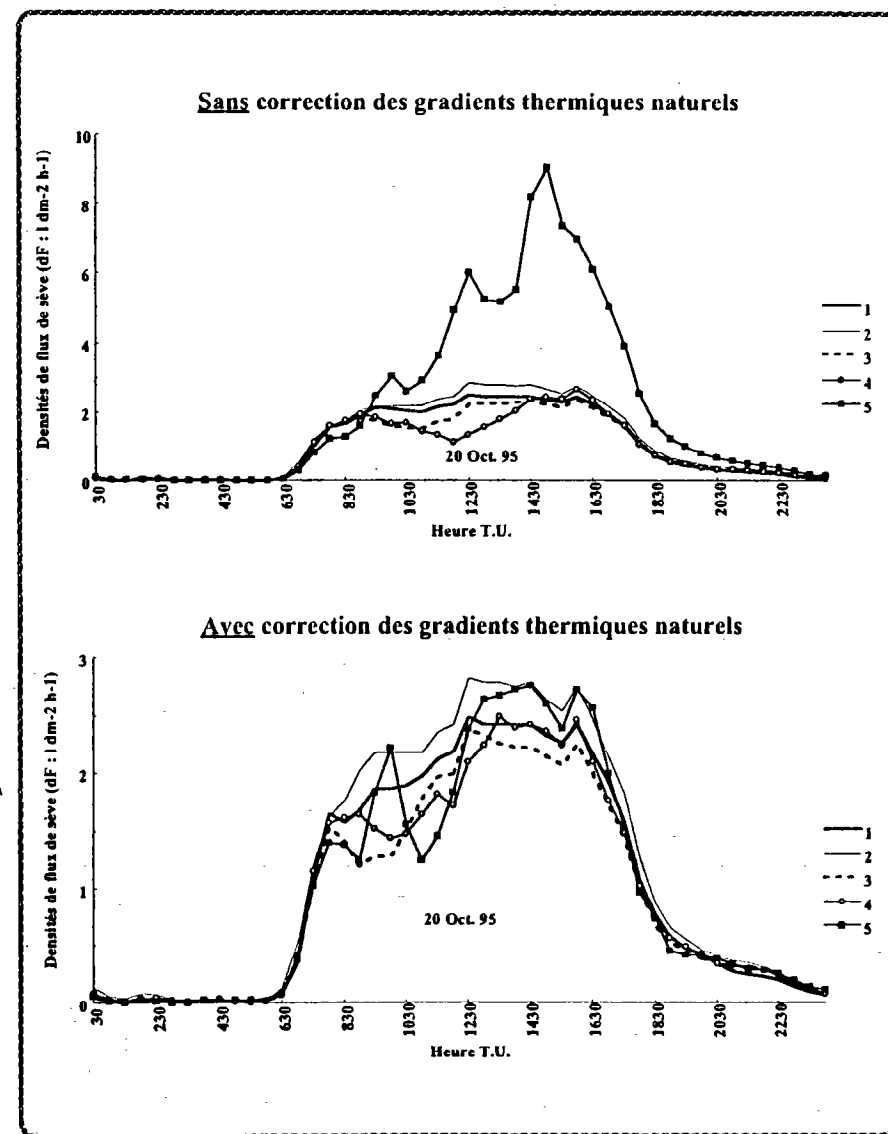


Figure 18 : Effet de la correction des gradients thermiques naturels sur les courbes de densités de flux de sève de *Faidherbia albida*.

a/ Avant correction.

b/ Après correction.

Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. Octobre 1995.

conducteur aussi profond est plutôt rare. On rencontre toutefois des aubiers assez profonds chez les pins (ex. *Pinus pinaster*, Loustau et al, 1990), chez le hêtre (Granier, communication personnelle). A l'opposé, chez les chênes, le transfert de l'eau est limité aux derniers cerne (80 % du flux dans les 11 derniers mm, Bréda et al, 1993).

3.1.3.3 Transpiration annuelle de la composante arbre des parcelles

La mesure précise de la transpiration dans une parcelle représentative est techniquement difficile. En effet, il faudrait utiliser un échantillon d'arbres représentatif de la structure diamétrale de la population, ce qui est irréalisable en pratique (longueurs de câbles insuffisantes, variabilité des sols entre parcelles, etc.). Nos valeurs de transpiration de la composante arbre des parcelles (T en mm) sont donc des estimations à partir des flux mesurés assez précisément à l'échelle de l'arbre, mais sur deux arbres seulement, et tenant compte de la densité moyenne des arbres.

3.1.4 Profondeur de prélèvement de l'eau par les racines

3.1.4.1 Profils verticaux d'humidité du sol

Les profondeurs de prélèvement de l'eau par les arbres peuvent être étudiées en mesurant les variations saisonnières de teneur en eau du sol dans les horizons explorés par les racines. Nous avons effectué des prélèvements de sol (carottages) à la tarière (méthode gravimétrique). Comme les racines descendaient à -7 m dans le site de fond de vallon et à -15,5 m dans le site de pente, il était exclu de carotter verticalement. Nous avons résolu de creuser un puits dans ces deux sites, entre les deux arbres suivis pour le flux de sève, de mesurer les densités d'impacts racinaires sur les parois tangentielles, et de carotter horizontalement les parois radiales. La méthode est décrite en détail dans l'article 1. Ces carottages ont permis de décrire le profil hydrique du sol assez précisément à l'ouverture des puits, de le comparer à la distribution verticale des racines, et de prélever des échantillons pour mesure isotopique. En revanche, cette méthode n'a pas permis d'estimer avec précision les niveaux et les quantités d'eau prélevée par les racines au cours de la saison, à cause du biais introduit par l'évaporation du sol au-travers des parois du puits. Cette évaporation s'est produite malgré les précautions apportées : bâche appliquée sur la paroi carottée, opercule sur le puits, carottage horizontal à 40 cm de la paroi.

3.1.4.2 Traçage isotopique des prélèvements de l'eau

Principes

Une autre méthode pour estimer les profondeurs de prélèvement de l'eau consiste à tirer parti des gradients naturels de composition isotopique en oxygène, $\delta^{18}\text{O}$, de l'eau dans les horizons de sol colonisés par les racines. La figure 21 (Ehleringer 1993) montre l'intérêt des techniques isotopiques sur l'eau (ici δD) pour mettre en évidence des prélèvements dans des horizons plus ou moins profonds, selon le morphotype des plantes.

Les principes de cette méthode sont les suivants. L'évaporation et la condensation de l'eau sont deux étapes fortement fractionnantes. La molécule lourde (H_2O^{18}) étant moins volatile que la molécule légère (H_2O^{16}), elle se concentre plus rapidement dans la phase liquide : cette phase est dite "enrichie".

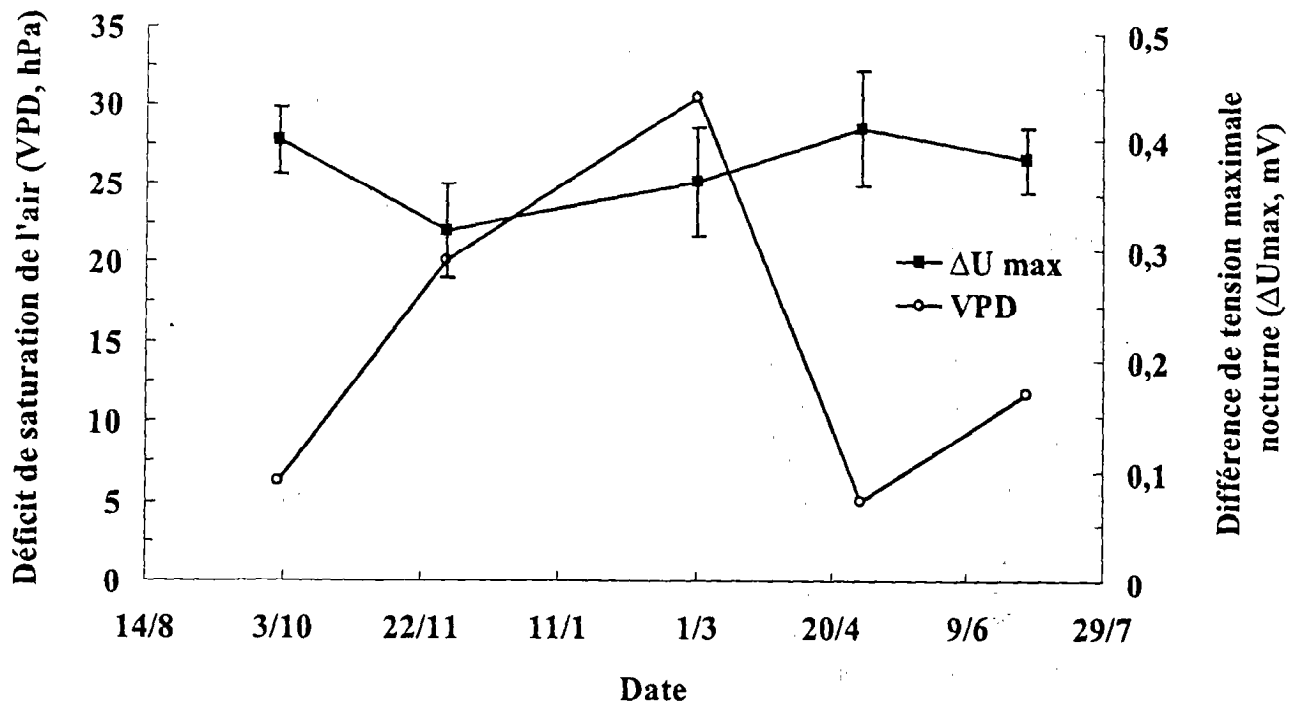


Figure 19 : Vérification de l'absence de relation entre l'évolution saisonnière du déficit de saturation de vapeur nocturne et de la tension électrique nocturne (ΔU_{max}) aux bornes des capteurs.

Les valeurs de ΔU_{max} correspondent à la moyenne $\pm$ SD de 10 capteurs dans deux arbres.
Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1995-1996.

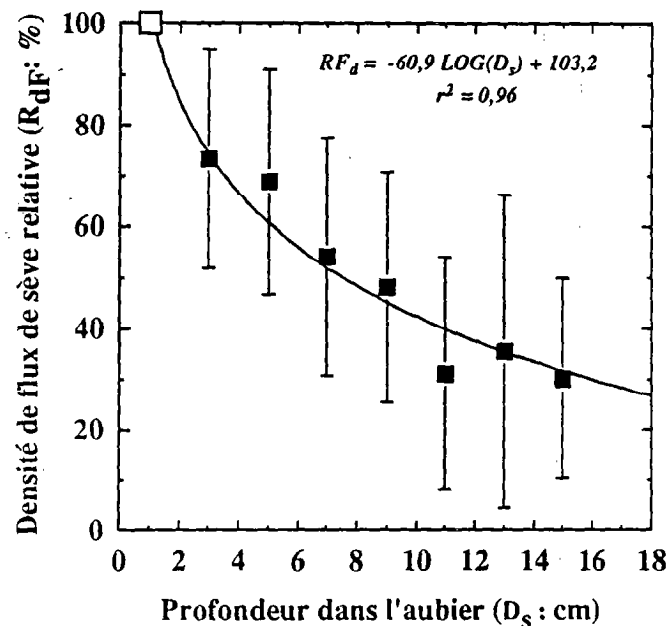


Figure 20 : Profil des densités de flux de sève (dF) dans l'aubier profond.

Une relation expérimentale a été construite par la méthode des encoches, reliant les dF relatives (R_{dF} : en pourcentage de la valeur de dF de surface), à la profondeur de l'aubier, D_s .

R_{dF} correspondant à $D_s = 15$ cm équivalait à 30 % de la valeur de surface.
Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1995-1996.

Dans les sols, ce sont les gradients verticaux qui sont mis à profit habituellement (Ehleringer et Dawson, 1992). Ces gradients proviennent le plus souvent :

- de l'évaporation plus intense en surface, conduisant à son enrichissement relatif.

- d'infiltrations de pluies dont la composition isotopique varie au cours de la saison. Dans les masses d'air, les premières fractions de pluie obtenues après condensation sont enrichies, laissant donc le reste s'appauvrir. Plus la température de condensation est élevée, moins la fraction condensée est importante, et plus elle est enrichie. Il existe donc une corrélation positive entre la température de condensation de la masse d'air (ou la température du sol) et la charge en isotope lourd des précipitations : les pluies d'été sont plus enrichies que les pluies d'hiver. Il existe ainsi une relation négative entre la quantité de précipitation et sa teneur globale en isotope lourd (Dansgaard, 1964). Les compositions isotopiques en hydrogène et en oxygène sont très bien corrélées dans les pluies (Taylor, 1974). La droite reliant $\delta^{18}\text{O}$ des pluies à la température moyenne du sol à différentes latitudes (figure 22) montre que sous un climat tropical on peut s'attendre à mesurer des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des pluies relativement peu inférieures à zéro (Fontes, 1980). La variation saisonnière de $\delta^{18}\text{O}$ des pluies que nous avons mesurée est donnée dans la figure 23, en regard de leur abondance. Les fortes précipitations d'Août sont appauvries en ^{18}O , au contraire, les pluies de début et de fin de saison humide sont enrichies : nous attribuons donc cette variabilité saisonnière au volume précipité. La moyenne annuelle des pluies, pondérée par leur abondance était de -4,3 ‰ à Dossi en 1996, calculée sur environ 60 % des pluies annuelles effectivement collectées. Mathieu et Bariac (1996) ont obtenu à Barogo (Burkina Faso, à 300 km environ au Nord-Est de Dossi) la valeur de -5,5 ‰ en 1988 et -4,4 ‰ en 1989.

- de la présence de nappes phréatiques présentant une composition distincte de celle du sol. La composition de la nappe reflète généralement une moyenne pondérée de la composition des précipitations qui l'ont effectivement rechargée. On conçoit que le régime des pluies soit déterminant : des pluies éparses auront tendance à être évaporées avant de toucher la nappe, des pluies plus importantes, dans un contexte drainant (fissures) rechargeront la nappe sans modification de la composition isotopique. La composition de la nappe est souvent assez stable au cours de l'année (Flanagan et Ehleringer, 1991 ; Mathieu et Bariac, 1996). A Dossi, $\delta^{18}\text{O}$ des nappes variait peu entre les puits, et restait stable tout au long de l'année (figure 24). La moyenne était de -4,37 ‰ avec un intervalle de confiance de $\pm 0,42$ ($n = 19$ mesures, réalisées dans deux puits du parc). Ceci indiquait que les pluies pouvaient réalimenter la nappe rapidement, sans subir d'évaporation dans le sol, peut-être à la faveur de fissures. On remarque que la moyenne pondérée des pluies était comprise dans cet intervalle de confiance (figure 24).

L'absorption de l'eau par les racines ne modifie pas $\delta^{18}\text{O}$ (White et al, 1985 ; Dawson et Ehleringer, 1991). Par conséquent, la composition de la sève brute reflète fidèlement la composition de la (des) source(s). Il est nécessaire de prélever la sève sans qu'elle ait été évaporée. On collecte donc la sève très en amont des feuilles ou des rameaux, de préférence dans le tronc. Nous avons toujours prélevé des échantillons d'aubier dans le tronc à 1,3 m, le soir après le coucher du soleil, au moment de la recharge des tissus. Nous avons fait l'hypothèse que la composition de la sève ne variait pas à l'échelle horaire.

On peut ensuite formuler des hypothèses sur le (ou les) niveaux de prélèvements, et sur les mélanges réalisés. Il est possible de connaître les proportions d'un mélange utilisant plusieurs sources du sol (White et al, 1985). Les modèles à deux sources (exemple pluie et nappe) nécessitent simplement de connaître leurs compositions respectives.

L'aptitude des plantes à basculer d'un réservoir à l'autre, en prenant rapidement la composition de surface après une pluie, puis en prélevant progressivement vers des réservoirs profonds en cours de sécheresse a été bien mise en évidence à l'aide de techniques de bilan hydrique (chez *Quercus coccifera*, Rambal, 1984) ou isotopiques (chez *Pinus strobus*, White et al, 1985).

Échantillonnage

Nous avons échantillonné la pluie, les nappes, la sève brute des troncs et réalisé des profils verticaux dans le sol. L'aspect le plus limitant de cette technique est probablement l'extraction de l'eau de l'échantillon, par distillation cryogénique sous vide (figure 25). En effet, il faut compter 24 h d'extraction par échantillon. En accord avec Jusserand (communication personnelle) nous recommandons de construire des lignes d'extraction en

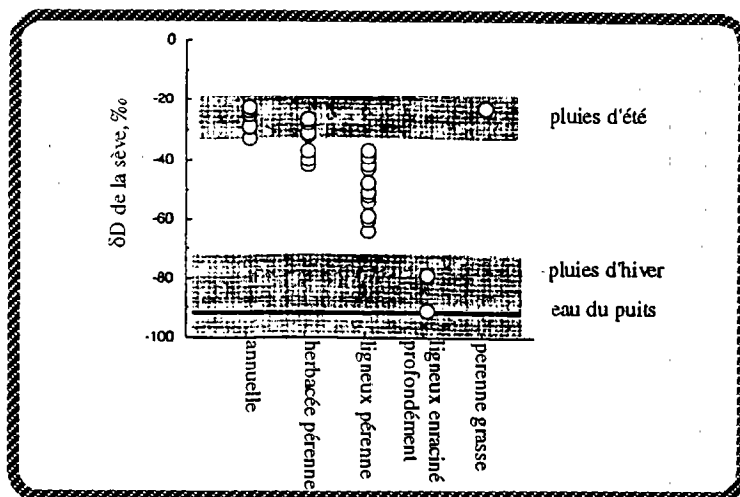


Figure 21 : Intérêt de l'usage des techniques isotopiques de l'eau (ici δD) pour mettre en évidence des prélèvements d'eau par des plantes. La figure montre le δD de la sève xylémienne en milieu d'été pour différentes espèces (Utah, désert du Colorado). La gamme de variation des pluies d'été et d'hiver, ainsi que de la nappe sont également montrées. Les plantes prélèvent dans des horizons plus ou moins profonds, selon leur morphotype. D'après Ehleringer (1993).

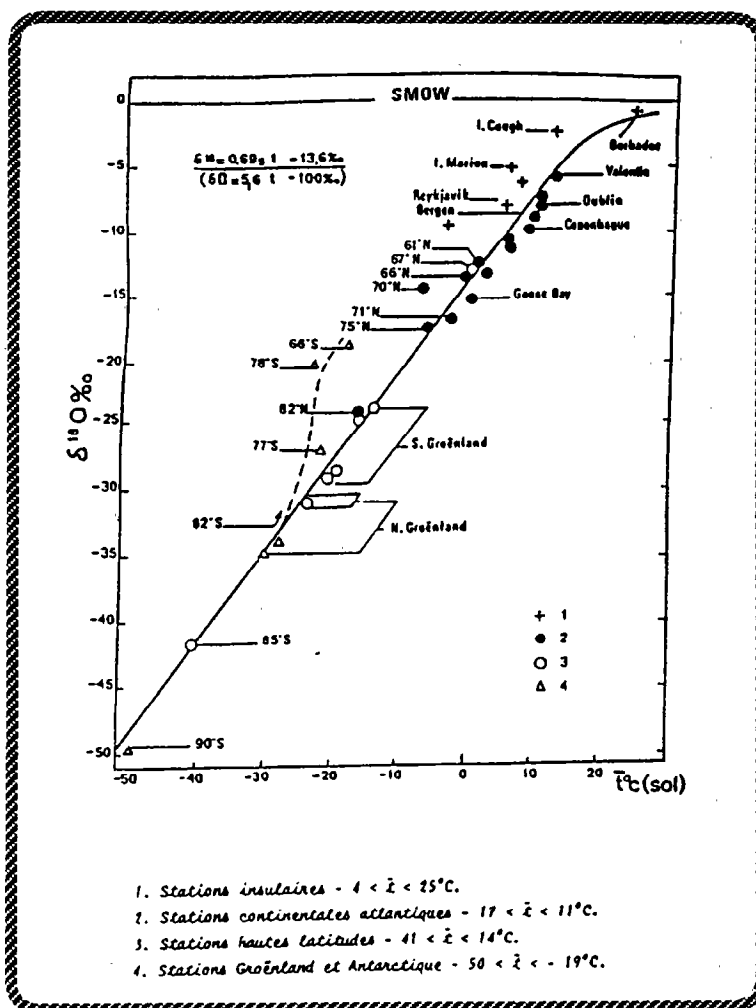


Figure 22 : Relation entre la composition isotopique annuelle moyenne des pluies ($\delta^{18}\text{O}$) et la température annuelle moyenne du sol.

En zone tropicale, $\delta^{18}\text{O}$ des pluies est peu négatif.
 D'après Fontes (1980).

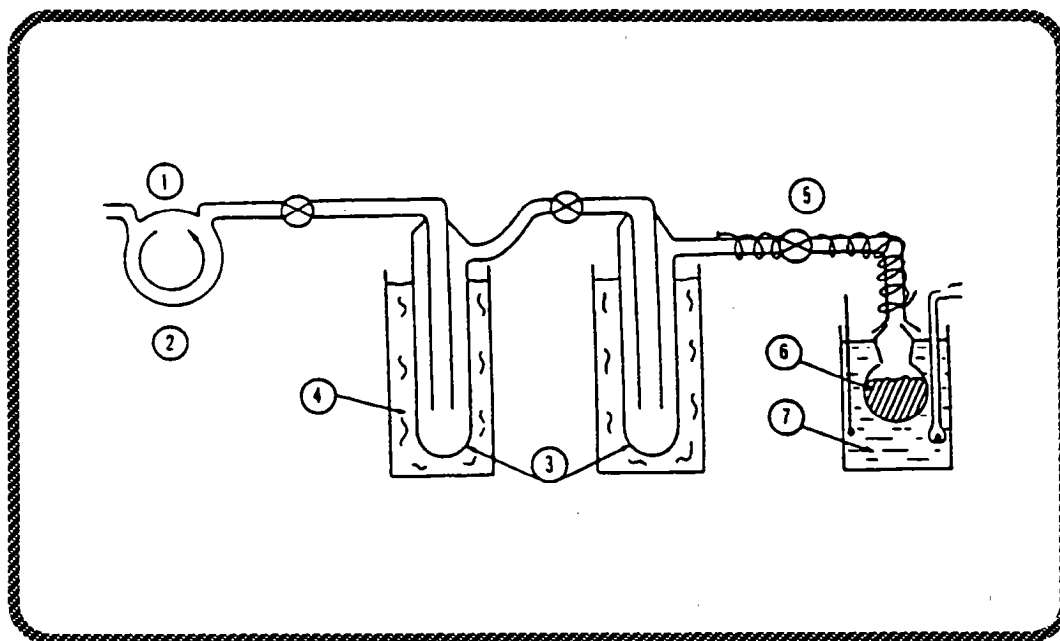


Figure 25: Ligne de distillation cryogénique sous vide pour l'extraction totale de l'eau d'un échantillon. 1. Vide (10^{-3} mm Hg). 2. Pompe à vide. 3. Pièges. 4. Carboneige. 5 Connexion du porte-échantillon sur la ligne. 6. Echantillon. 7. Cuve thermostatée 80 °C. D'après Jusserand, 1980.

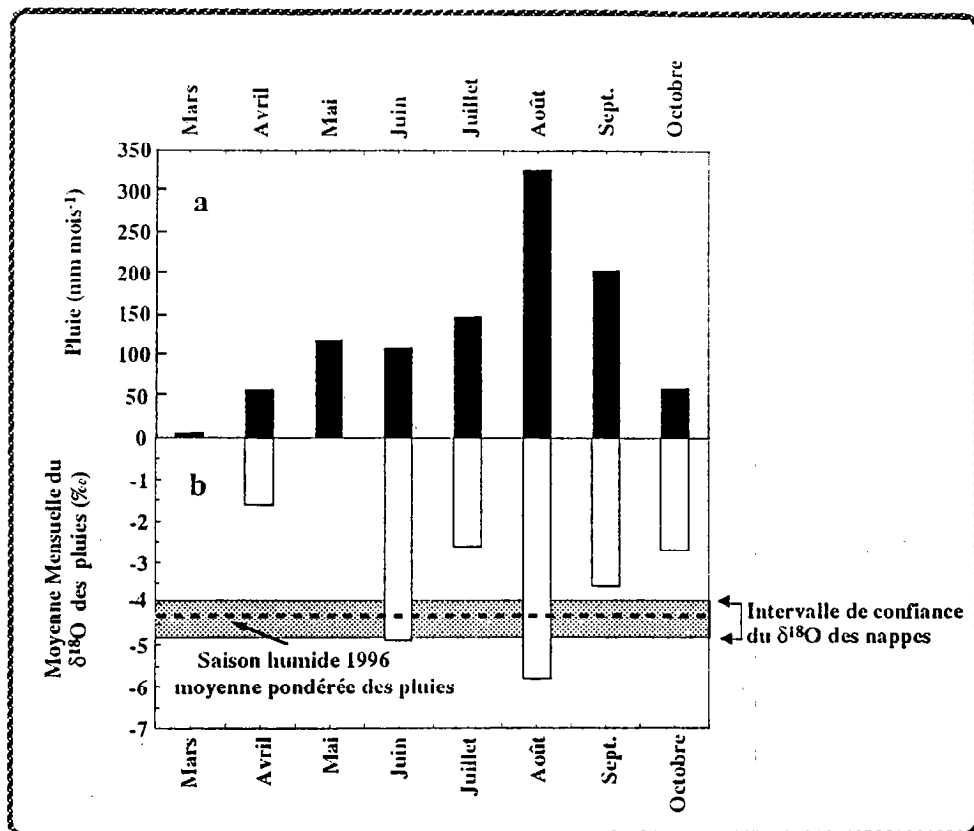


Figure 23 : Variation mensuelle des précipitations et de leur composition isotopique en oxygène, $\delta^{18}\text{O}$ sur le site expérimental.

a/ Précipitations mensuelles.

b/ Moyenne mensuelle de $\delta^{18}\text{O}$ des pluies.

La moyenne annuelle pondérée de $\delta^{18}\text{O}$ des pluies est précisée. On remarque qu'elle est comprise dans l'intervalle de confiance de $\delta^{18}\text{O}$ de la nappe, établi dans des puits voisins (voir figure suivante).

Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso, 1996.

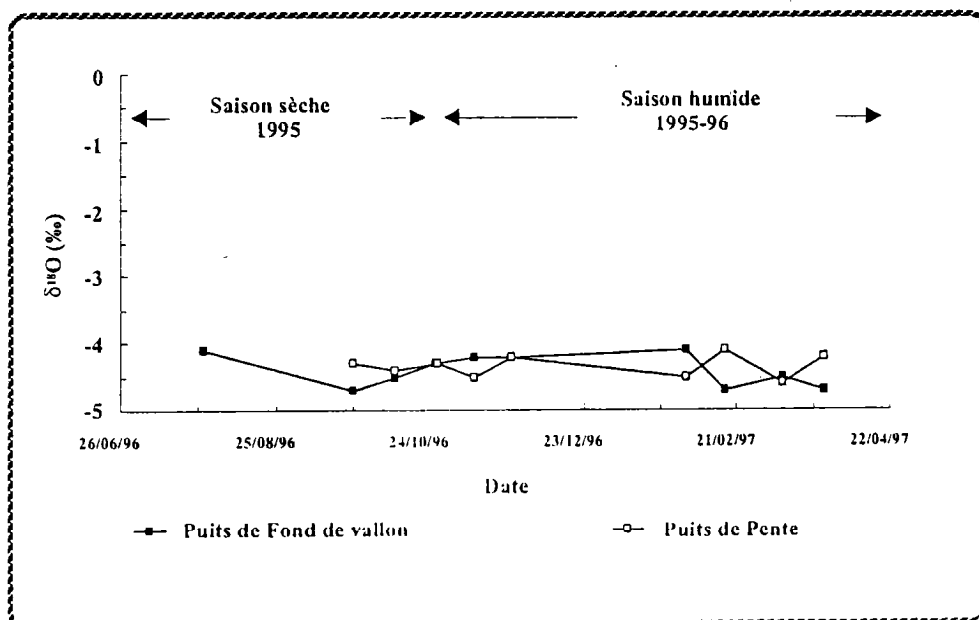


Figure 24 : Variation saisonnière de $\delta^{18}\text{O}$ des nappes dans les puits expérimentaux. Sites de fond de vallon et de pente.

Pour la position des sites et des puits, voir figure 13.

Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.

parallèle. Notre protocole expérimental est décrit en détails dans l'article 1. Nous précisons seulement ici quelques détails pratiques, permettant de réduire l'évaporation des échantillons :

- un porte-échantillon en verre muni d'un robinet a été utilisé. Un tel dispositif permet de sceller l'échantillon sur le terrain, et de ne l'ouvrir qu'une fois connecté à la ligne d'extraction, ce qui réduit les risques d'évaporation.

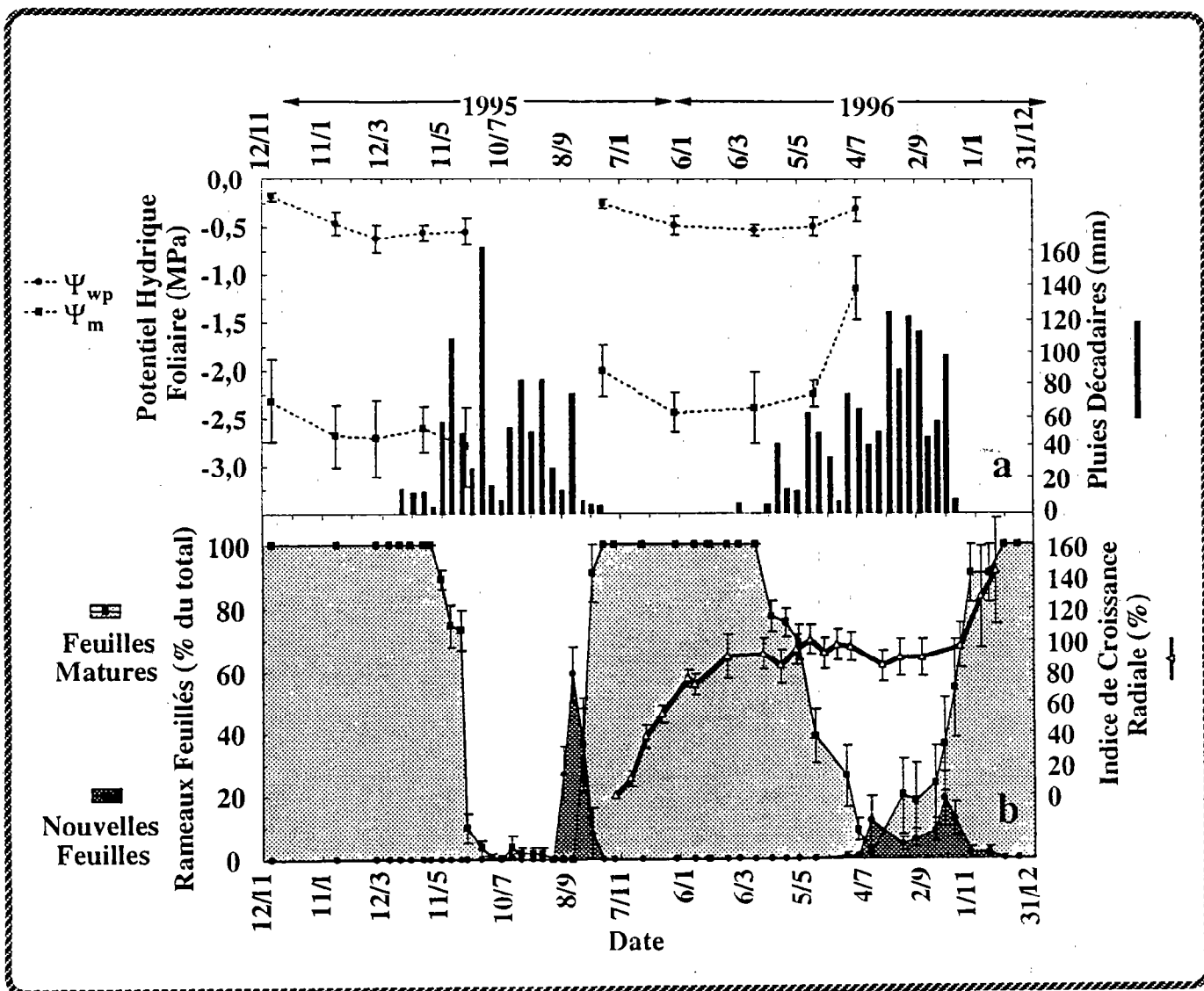
- le carottage horizontal du sol est fiable au moment de l'ouverture du puits, mais il est très difficile d'empêcher l'évaporation par les parois latérales ensuite. Nous avons donc carotté le plus loin possible de la paroi du puits (à 40 cm) à l'aide de deux tarières, de calibre large pour l'avant trou, puis étroit pour l'échantillon.

- l'eau de nappe a été prélevée par un tuyau immergé au fond du puits, de manière à éviter la surface qui évapore.

- pour l'eau de la sève, nous avons d'abord essayé la méthode par déplacement sur des branches, consistant à pousser la sève par un liquide coloré en surpression. La technique ne convenait pas, probablement pour des raisons anatomiques. Le carottage du tronc à la tarière de Presler prenait lui trop de temps, avec un très grand risque d'évaporation (plusieurs carottes nécessaires pour remplir un porte-échantillon). Finalement, nous avons prélevé avec une herminette, ce qui en 2 minutes donnait un échantillon de bois parfait. Pour l'avenir nous nous proposons d'utiliser une scie-cloche, adaptée sur une perceuse.

3.1.5 $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$

Pour la double mesure de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sur les mêmes feuilles, les méthodes d'échantillonnage sont susceptibles d'affecter très significativement les résultats. On a échantillonné systématiquement des feuilles de pleine lumière (haut de couronne) et matures pour minimiser les biais sur le fonctionnement photosynthétique et sur $\delta^{13}\text{C}$. Conformément aux recommandations d'échantillonnage détaillées par Shearer et Kohl (1988), nous avons enregistré l'évolution saisonnière de $\delta^{15}\text{N}$. Un maximum d'espèces d'arbres non-fixateurs voisins ont été échantillonnés afin d'estimer l'importance de la variabilité spatiale de $\delta^{15}\text{N}$ des sols.



3.2 Résultats et discussion

Les faidherbias adultes expriment une "phénologie inversée" qui soulève de nombreuses questions relatives à l'intensité de la contrainte hydrique ressentie, et à la stratégie d'utilisation de l'eau par les arbres :

Nous avons tenté de répondre aux questions suivantes, déclinées dans le temps d'une saison de végétation et dans l'espace d'un transect dans un parc agroforestier : (i) comment se cale le cycle végétatif par rapport aux saisons ; (ii) quelle est l'évolution saisonnière de la contrainte hydrique ressentie par les arbres ; (iii) quelles sont les variations de transpiration et de croissance radiale, dépendent-elles de la contrainte hydrique, comment la transpiration est-elle régulée ; (iv) combien consomme annuellement un hectare de faidherbia ; (v) quels sont les réservoirs hydriques exploités ; (vi) quels sont les déterminants des variations de l'efficacité d'utilisation de l'eau?

Le fonctionnement hydrique des adultes de *Faidherbia albida* dans un parc agroforestier est présenté dans les articles 1 (variabilité saisonnière du fonctionnement hydrique, phénologie, croissance, potentiels hydriques, flux de sève, $\delta^{18}\text{O}$, dans un site présumé très favorable du point de vue de la ressource en eau, le site de "fond de vallon") et 2 (variabilité intra-parc, appréhendée sur trois sites situés le long d'une toposéquence, le site dit de "fond de vallon", le site de "pente" et le site de "cuirasse"). Des données sur $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles de ces arbres sont présentées dans ce deuxième article.

3.2.1 Pluviométrie et phénologie

Les cinétiques de pluviométrie et de feuillaison correspondant aux mesures réalisées dans le site de "fond de vallon" sont présentées dans la figure 26.

On observe à Dossi un régime pluviométrique unimodal, d'Avril à Octobre *sensu lato*. Au cours des deux années de mesure sont apparues des différences de quantité de pluies (919 et 1065 mm en 1995 et 1996, respectivement), de date de démarrage (un mois plus tôt la seconde année), et de pic d'intensité (fin juin la première année, et fin août la seconde).

La phénologie des faidherbias était typiquement "inversée", c'est-à-dire que les taux de feuillaison maximum et minimum sont apparus vers le milieu des saisons sèche et humide, respectivement.

- Le phénomène le plus étonnant est sans doute la feuillaison tardive des faidherbias. Le débourrement a eu lieu fin Août la première année, alors que les pluies déclinaient fortement, et début Juillet la seconde année, (les pluies de Juin avaient été très faibles). Ce style de feuillaison relativement plus précoce a été attribué aux interruptions des pluies en cours de saison humide, appelées aussi mini-saisons sèches (Bonkougou, 1987 ; Dunham, 1991 ; Depommier, 1996). Pourquoi les faidherbias ne profitent-ils pas des conditions *a priori* plus favorables de la saison humide ? S'agirait-il d'un problème de faible tolérance à l'engorgement des sols, assez fréquent chez les espèces phréatophytes, ou de faible compétitivité avec les cultures pour l'alimentation minérale en surface ?

- La chute des feuilles, quant-à-elle, n'a commencé qu'un mois environ après les premières pluies. Nous avons observé par ailleurs qu'un faidherbia adulte situé sur une pelouse arrosée dans un jardin défeuillait normalement à cette même période. Ces observations corroborent les conclusions de Depommier (1996) : la

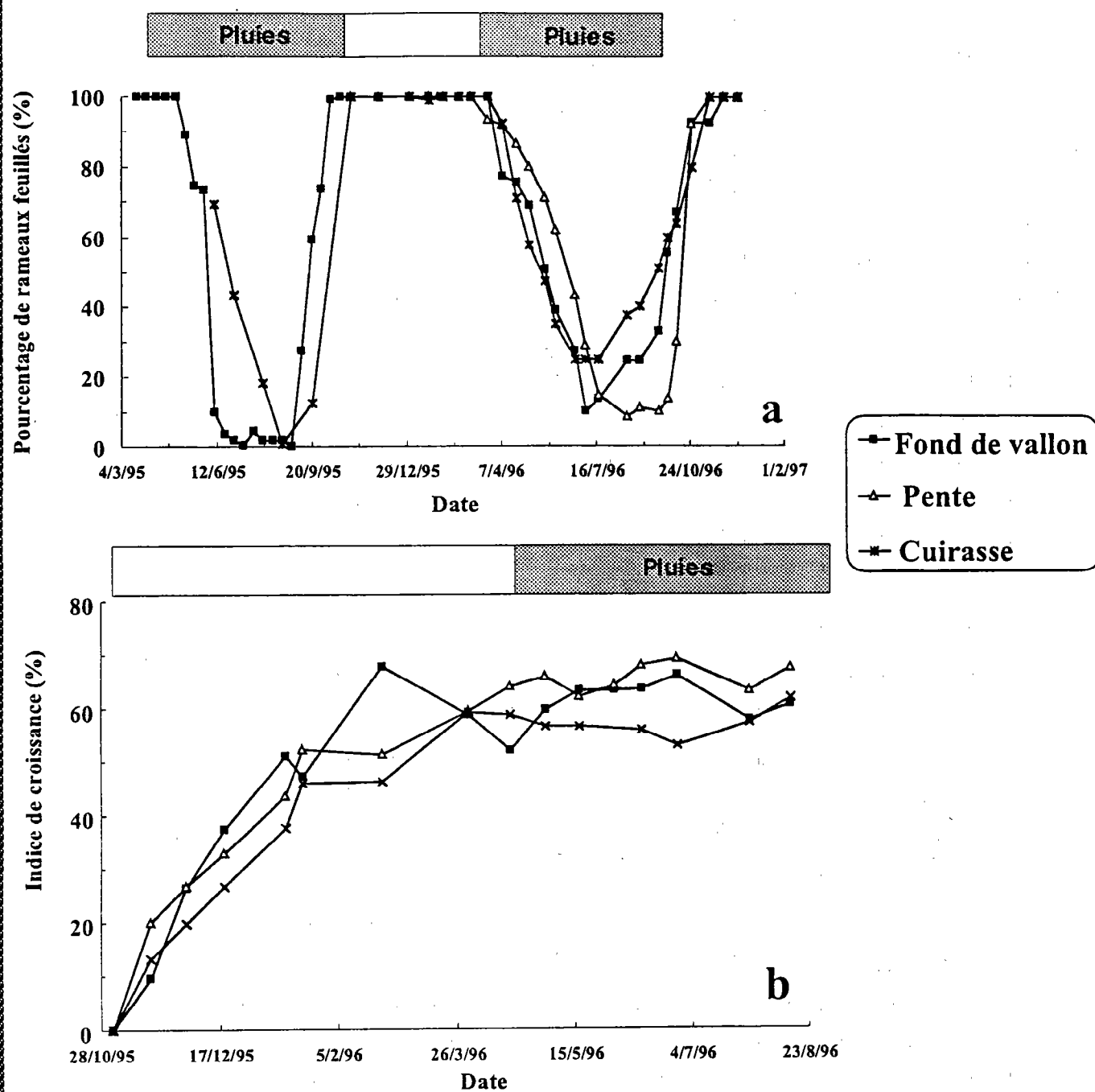


Figure 27 : Variabilité stationnelle du taux de feuillaison (a) et de l'indice de croissance radiale (b) des faidherbias adultes.

Le pourcentage de branches feuillées a été estimé visuellement (méthode Grouzis et Sicot, 1980). L'indice de croissance radiale a été calculé pour pouvoir comparer la cinétique de croissance d'arbres de circonférence différente : $GI = 100 \cdot (C_c - C_o) / (C_{max} - C_o)$. Avec C_c = circonférence courante ; $C_{o,max}$ = circonférences initiale et maximale respectivement, lors de la première période de croissance (11/95 - 8/96).

On observe assez peu de différences entre sites du parc.

Moyennes de 10 arbres.

Parc agroforestier de Dossi. 1995-1996.

précocité, l'abondance et la durée des pluies paraissent déterminer la durée et l'intensité de la défeuillaison de *Faidherbia albida*. Il semble donc *a priori* que la défeuillaison soit indépendante de la sécheresse, au moins dans les zones les moins arides. Le mécanisme déclenchant la chute des feuilles est inconnu, et n'est pas forcément lié aux pluies elles-mêmes, mais peut-être à une variable climatique corrélée aux pluies, comme le déficit de saturation de l'air, le rayonnement, le vent. Nous n'avons pas cherché à élucider le stimulus extérieur, qui mériterait des essais en chambre climatisée. Par contre nous proposerons plus loin un déterminisme endogène, prédisposant à la chute des feuilles.

- La feuillaison était très semblable sur les trois sites étudiés (figure 27). On peut toutefois remarquer que le débourrement fut plus tardif sur le site de pente, qui présentait des caractères d'hydromorphie temporaire en fin de saison des pluies (voir plus loin).

3.2.2 Intensité de la sécheresse

3.2.2.1 Sécheresse atmosphérique

Le cumul annuel de l'ETP était environ 3 fois supérieur à la pluviométrie (figure 12d). La course du déficit de saturation de vapeur (VPD) montrait un pic de plus de 50 hPa pendant la période la plus chaude, entre Mars et Avril (figure 34).

3.2.2.2 Sécheresse édaphique

Potentiel hydrique de base

Malgré la durée de la saison sèche et le dessèchement drastique du sol de surface, le potentiel hydrique foliaire de base des arbres, Ψ_p , est resté assez stable pendant toute la saison de végétation et a présenté des valeurs relativement élevées, toujours supérieures à -0,7 MPa sur le site de fond de vallon (figure 26a). Ceci indiquait que les arbres pouvaient s'équilibrer en toute saison avec des horizons de sol correctement pourvus en eau, donc nécessairement profonds. Au vu de ces valeurs peu négatives, on peut penser les arbres s'équilibraient assez bien en cours de nuit avec le sol, et que les valeurs de densité de flux restent assez fiables, même au cours des périodes à fort VPD. La valeur minimale de Ψ_p fut mesurée vers Mars-Avril (fin de la saison sèche), et les potentiels sont remontés après les premières pluies, suggérant que dans ces conditions les arbres pouvaient exploiter les eaux de surface. La chute des feuilles s'est opérée durant cette remontée des Ψ_p , nous pensons qu'elle est un phénomène indépendant de tout stress hydrique.

Les différences entre sites pour Ψ_p sont restées très modérées (figure 28). La valeur moyenne la plus négative a été obtenue sur le site de cuirasse en Mars 96 (-0,9 MPa). Les différences entre sites étaient significatives, et nous confirmons l'hypothèse selon laquelle le site de fond de vallon était plus favorable du point de vue de la disponibilité en eau, au moins en fin de saison sèche.

Réserves en eau du sol

Nous avons recherché quels horizons de sol présentaient des potentiels aussi favorables tout au long de la saison sèche, le long du profil effectivement colonisé par les racines, soit de 0 à -7,5 m sur le site de fond de vallon, et 0 à -15,5 m sur le site de pente (figures 29 et 30). Sur le site de fond de vallon, le réservoir le plus important était situé entre -1,5 et -3,5 m (figure 29d). La réserve utile (R_u) calculée entre 0 et -4,5 m en début de saison sèche était de 782 mm, soit 174 mm m⁻¹. Cette valeur correspondait bien à un sol à texture très fine, avec

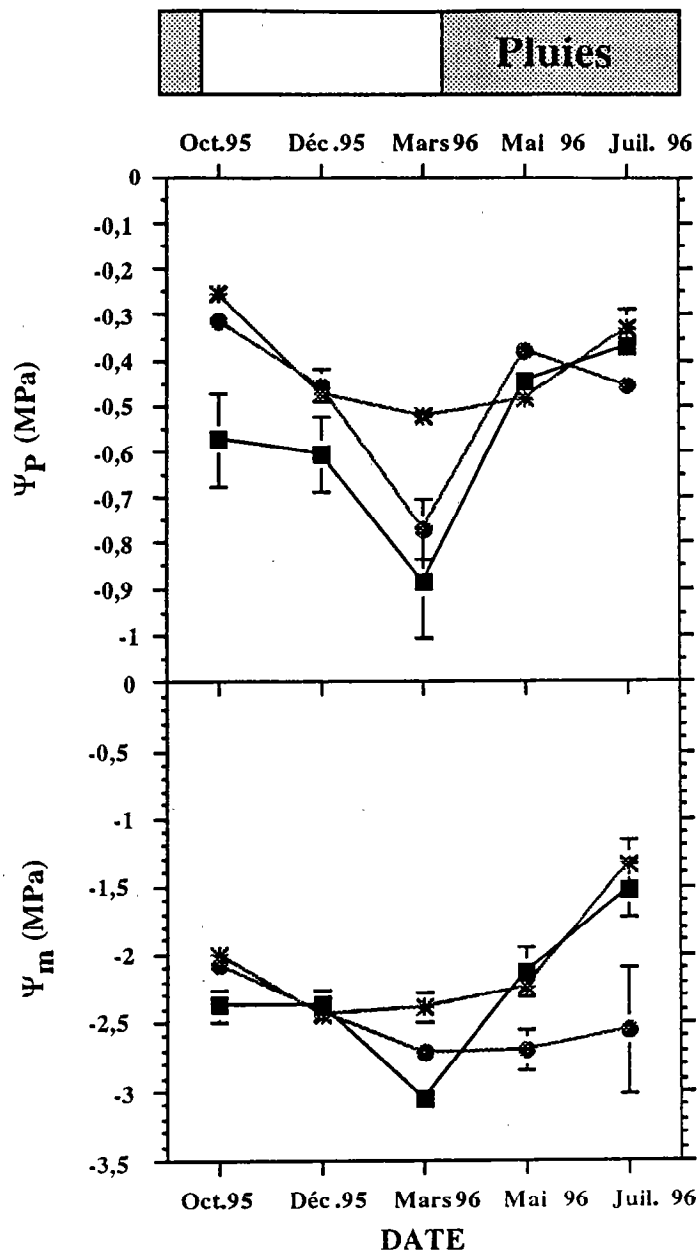


Figure 28 : Variabilité stationnelle des potentiels hydriques de base (Ψ_p) et minimum (Ψ_m).

La sécheresse édaphique reste modérée sur les trois sites en cours de saison sèche, surtout dans le fond de vallon, où la nappe est la plus accessible. Les valeurs de Ψ_m peu négatives mesurées en juillet sur deux des sites ont été réalisées sur des feuilles nouvelles transpirant peu.

Moyennes de 10 arbres $\pm$ SE.

Parc agroforestier de Dossi. 1995-1996.

Tableau 3 : Réserve en eau du sol et horizons possibles d'équilibration des arbres en potentiels. Mesures entre réserve hydrique du sol entre 0 et -4.5 m uniquement. Sites de fond de vallon et de pente Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.

	Réserve en eau du sol (0 - 4,5 m)			
	Fond de vallon		Pente	
Position du réservoir principal (m)	-1,0 à -3,5		-1,0 à - 8	
Réserve _{0-4.5m} (pF3) (mm)	1785		1974	
Réserve _{0-4.5m} (pF4.2) (mm)	1003		1111	
Réserve utile _{0-4.5m} (pF3 - pF4.2) (mm)	782		864	
	Début saison sèche (Octobre)	Fin saison sèche (Avril)	Début saison sèche (Octobre)	Fin saison sèche (Avril)
Réserve réelle (mm)	1730	1284	2588	1478
Fraction de réserve utile (REW, %)	93	36	171	42
Y _{wp} (MPa : Moyenne 2 arbres)	-0,28	-0,46	-0,3	-0,75
Horizons dont Y _{Sol} < Y _{wp} (m)	-1,0 à -3,5	-2 à -4,25	-0,3 à -4,25	-1 à -4,25

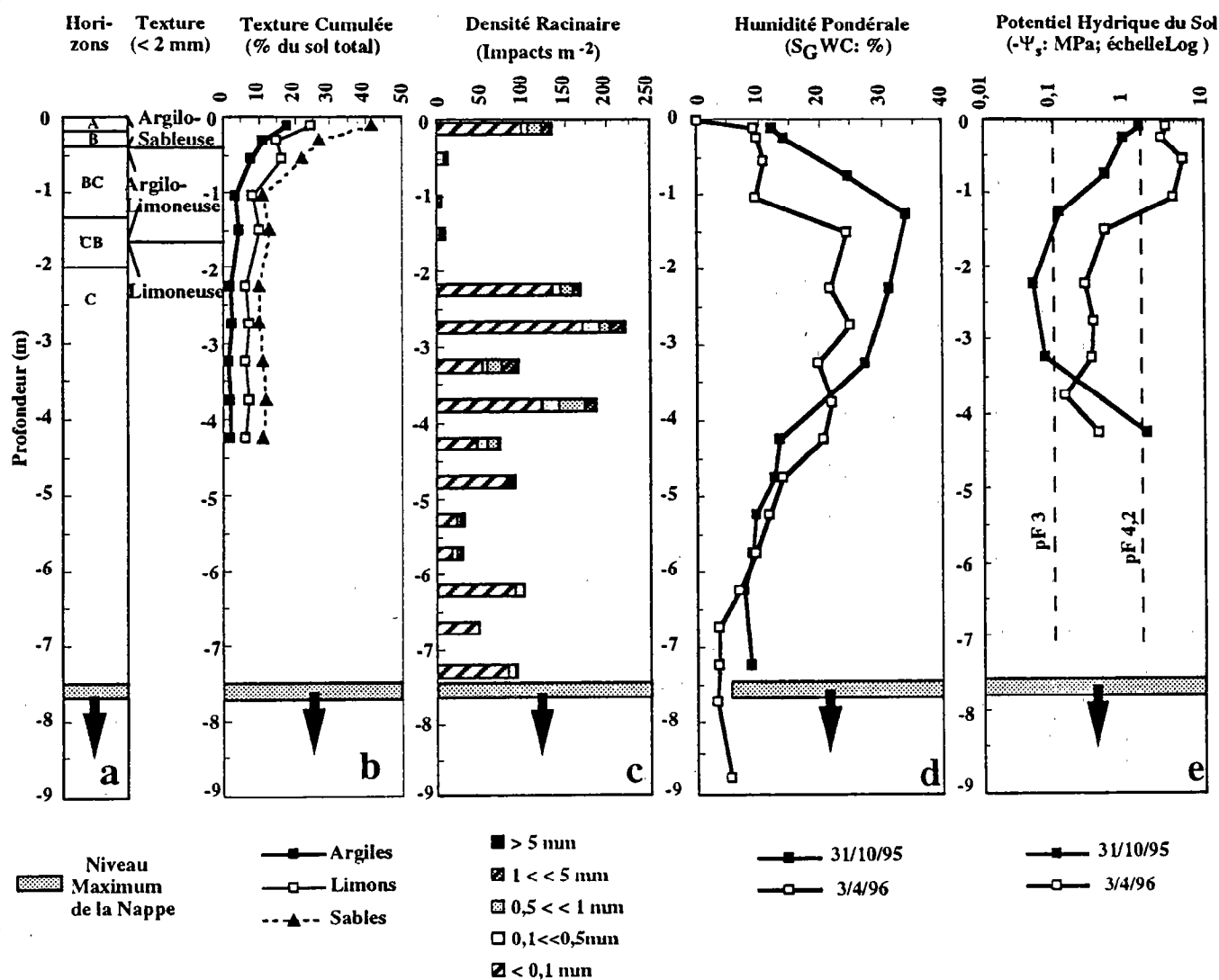


Figure 29 : Profils de sol dans le site de fond de vallon.

Mesures établies dans un puits creusé en Octobre 95 entre deux *Faidherbia albida* adultes suivis pour les flux de sève (distance aux troncs : 11 m ; longueur : 2 m ; largeur : 0,8 m ; profondeur : 9,5 m). Chaque valeur correspond à une mesure.

a/ Horizons.

b/ Texture (argiles, limons et sables cumulés en pourcentage du sol total).

c/ Densité racinaire sur les parois latérales.

d/ Humidité pondérale (H_p) au début et à la fin de la saison sèche.

e/ Potentiel hydrique du sol (Ψ_s) au début et à la fin de la saison sèche.

Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1995-1996.

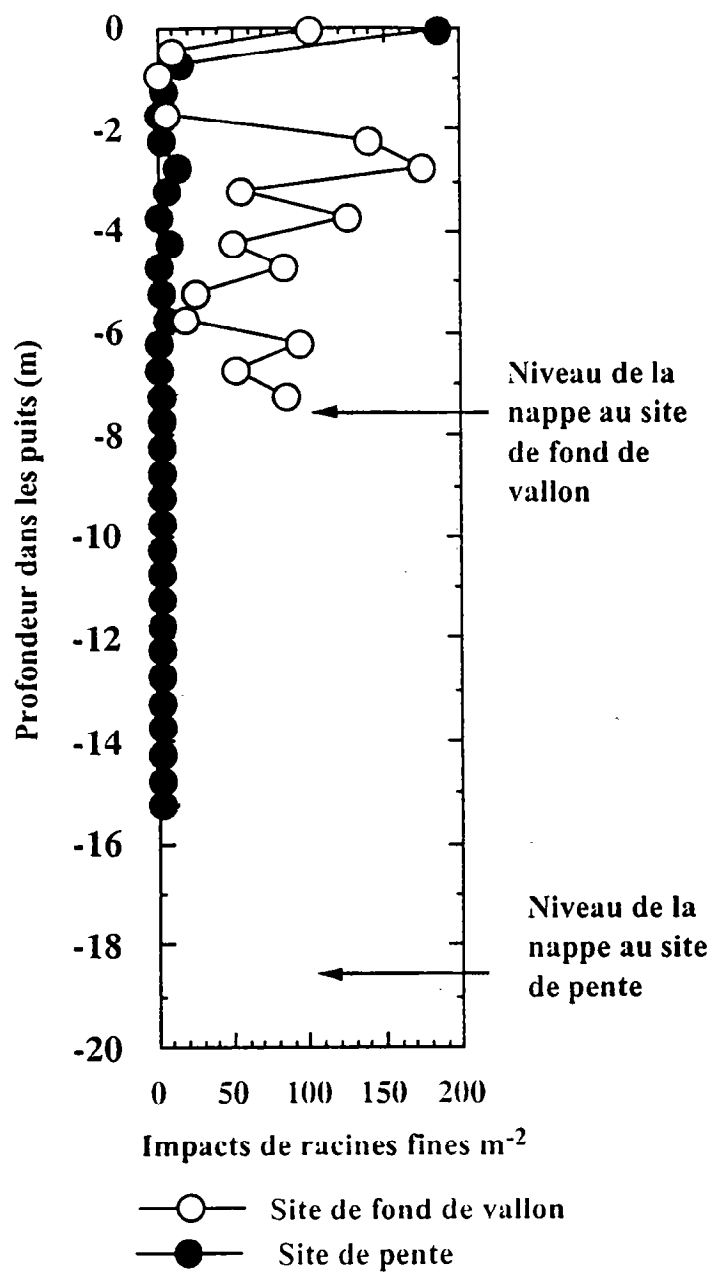


Figure 30 : Profondeur d'enracinement des faidherbias adultes dans deux sites. Nombre d'impacts de racines par m^2 , comptés sur les parois verticales des puits expérimentaux, parois dirigées vers les faidherbias. Seules les racines les plus fines ont été représentées ici (diamètre $< 0,1 \text{ mm}$).

Les racines des faidherbias atteignaient le voisinage de la nappe dans les deux sites. Voir les caractéristiques des puits dans le tableau 2.

Parc agroforestier de Dossi, Octobre 1995.

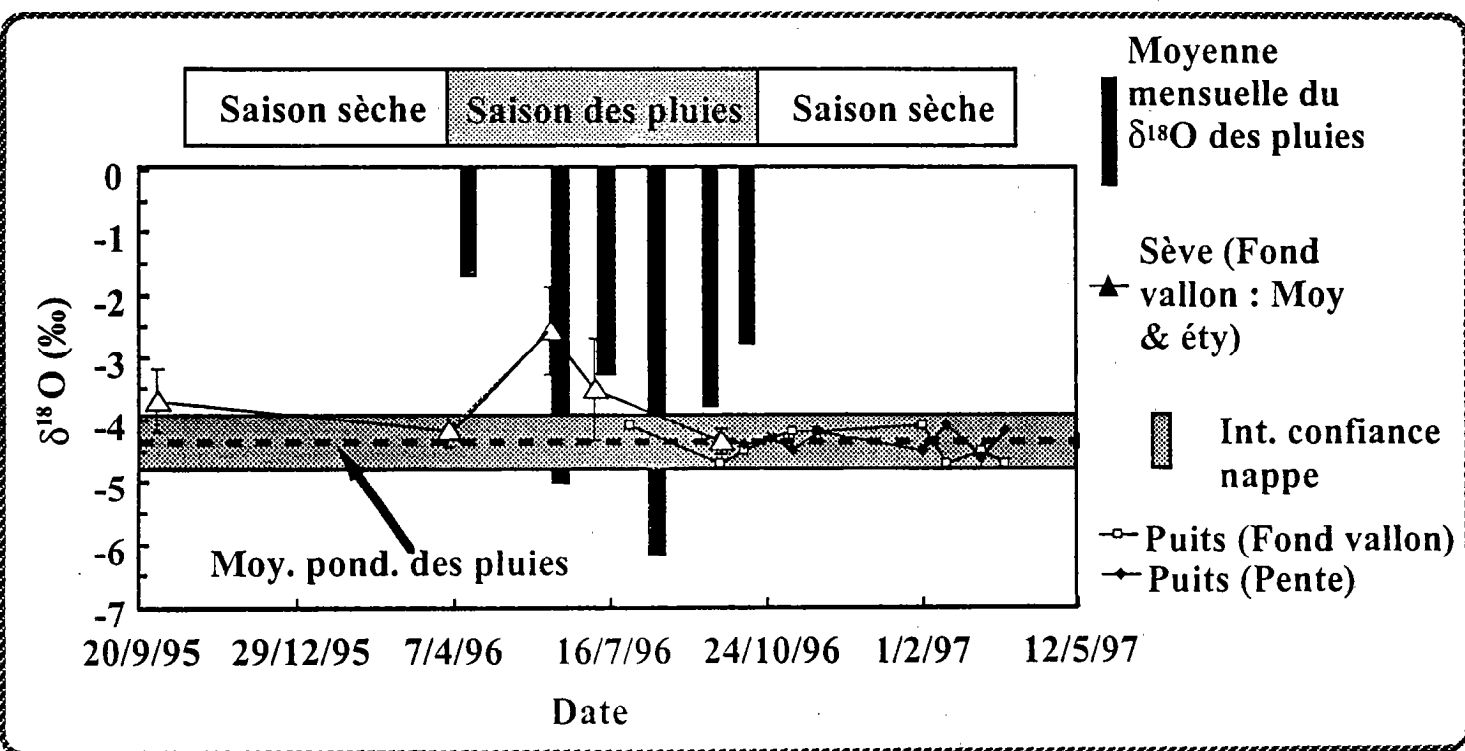


Figure 31 : Evolution saisonnière de $\delta^{18}\text{O}$ des pluies, des nappes et de la sève brutes des faidherbias.

Les pluies sont plus négatives au moment des fortes précipitations.

La nappe offre un signal très stable, voisin de -4,5 ‰, qui correspond bien à la moyenne pondérée annuelle de $\delta^{18}\text{O}$ des pluies.

La sève brute (moyenne et SD de 5-10 échantillons) a une composition voisine de celle de la nappe, mais devient moins négative en début de saison humide, comme les premières pluies,

Parc agroforestier de Dossi. 1995-96.

de bonnes propriétés de réservoir. La comparaison des potentiels des arbres et du sol est présentée dans le tableau 3, et dans la figure 29e (site fond de vallon). Elle montre qu'en toute saison les arbres pouvaient effectivement s'équilibrer avec le sol dans les sites de fond de vallon et de pente.

Sur le site de pente, la densité racinaire était plus faible que sur le site de fond de vallon après l'horizon de surface. Nous l'expliquons par la texture plus argileuse du sol, et par l'hydromorphie temporaire affectant ce site en fin de saison des pluies. En conséquence il est peu étonnant qu'après drainage, les arbres du site de pente aient été soumis à une sécheresse plus poussée.

L'ensemble de ces résultats permet d'envisager des prélèvements d'eau dans le réservoir principal et/ou au voisinage de la nappe. Une approche isotopique va nous permettre d'affiner ces hypothèses.

3.2.3 Profondeur de prélèvement de l'eau

La composition isotopique, $\delta^{18}\text{O}$, des eaux de nappe, pluie sol et sève brute a été comparée. $\delta^{18}\text{O}$ de la nappe offrait un signal très stable dans le temps (figure 31). La composition des pluies était plus négative au maximum des précipitations (Août). La composition de la sève brute était le plus souvent proche de celle de la nappe, mais tendait vers celle des nouvelles pluies en début de saison humide. Était-il possible de séparer clairement la composition du sol de celle de la nappe dans ces conditions expérimentales ?

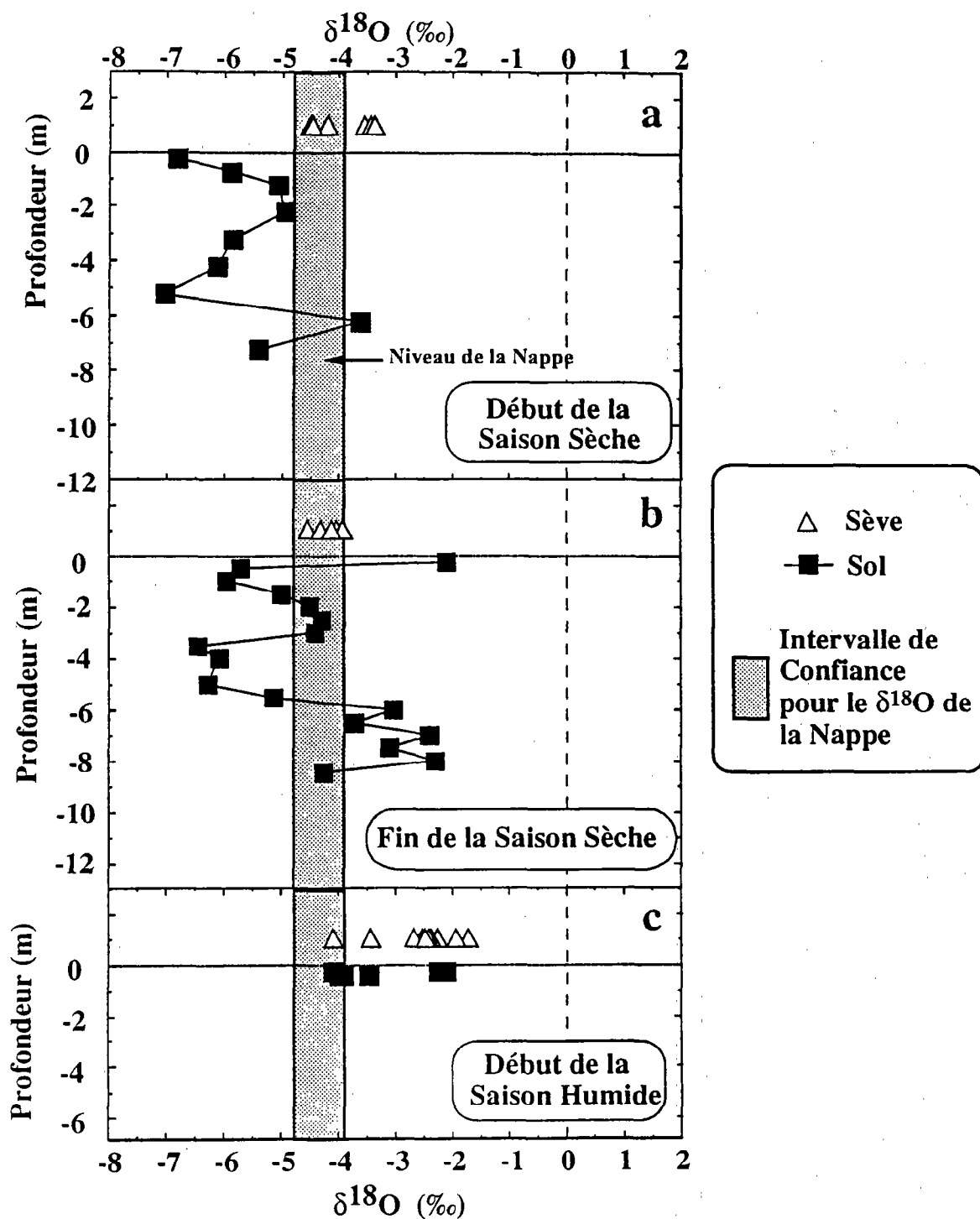
Les profils de $\delta^{18}\text{O}$ du sol ont été établis en début et en fin de saison sèche sur le site de fond de vallon (figure 32) :

-Au début de la saison sèche (figure 32a), les valeurs de composition de sol mesurées entre 0 et -5 m (entre -5 et -7 ‰) étaient proches de la composition des pluies abondantes d'Août, lesquelles ont effectivement rechargé le profil. Le $\delta^{18}\text{O}$ moyen de la sève était de $-3,91 \pm 0,53$ ‰ ($n = 6$), semblable à la nappe. Cette valeur est plus positive que le sol, mis à part les horizons compris entre -6 et -7 m, où les racines étaient plutôt rares, et l'humidité du sol réduite (figure 29c,d). Nous en déduisons que les arbres absorbaient une grande partie de leur eau dans les remontées capillaires de la nappe, et non pas dans le réservoir majeur du sol identifié plus haut (-1,5 à -3,5 m), dont la composition était plus négative. La méthode du $\delta^{18}\text{O}$ semblait donc appropriée au moins pour cette période.

-Le profil de $\delta^{18}\text{O}$ à la fin de la saison sèche (figure 32b) est montré à titre indicatif, car il a subi probablement de l'évaporation, à cause du biais introduit par les parois latérales du puits. Le profil général reste comparable à celui d'Octobre, mais il est enrichi en isotope lourd, surtout dans l'horizon superficiel (0 à -0,2 m), conséquence normale de l'évaporation. Le profil entre -1 et -2 m de profondeur est comparable à celui rapporté par Mathieu et Bariac (1996) à Barogo, Burkina Faso : ces deux gradients montrent un enrichissement en isotope lourd en surface, suite à l'évaporation, et des valeurs autour de -5 ‰ en-dessous de -0,5 m. $\delta^{18}\text{O}$ de la sève n'a pas bougé en fin de saison sèche ($-4,17 \pm 0,25$ ‰), et les arbres devaient encore absorber majoritairement dans la nappe. Nous ne pouvons pas toutefois exclure le réservoir majeur du sol. Ceci mériterait d'être confirmé, en creusant par exemple un puits en fin de saison sèche. Ce réservoir du sol est peut-être d'une importance secondaire pour les adultes. En revanche, il pourrait être crucial pour le succès de l'installation des juvéniles. Dans le site de pente, la composition de la sève des arbres, qui fut mesurée en Avril, était également très proche de celle de la nappe ($-4,54 \pm 0,31$ ‰, $n = 5$ contre $-4,4 \pm 0,25$ ‰, $n = 10$), mais aussi des horizons -6 à -18 m. Pour ce site également, nous concluons à des prélèvements profonds.

-Au début de la saison humide 96 (figure 32c), $\delta^{18}\text{O}$ de la sève était nettement plus élevé ($-2,58 \pm 0,69$ ‰, $n = 10$). Les sols étaient humides en surface, en raison de pluies récentes, avec des valeurs typiquement peu négatives en début de saison humide. La valeur moyenne de $\delta^{18}\text{O}$ de la sève était proche de celle des horizons superficiels. Les arbres mélangeaient probablement les deux sources, nappe et surface. Le prélèvement en surface était rendu possible par un développement racinaire important dans cette zone, ce qui est cohérent avec la remontée des potentiels hydriques de base après les premières pluies, et aussi de la transpiration (voir ci-après). Il est vraisemblable que les arbres prélevaient à ce moment dans les mêmes horizons que les cultures qui levaient. Cependant, la compétition devait être modérée, du fait de la faible transpiration des arbres fortement défeuillés à cette période.

Cette approche mériterait d'être complétée par une étude sur la variabilité de $\delta^{18}\text{O}$ du sol, latérale, sous et hors couvert, entre sites. Un deuxième puits pourrait être creusé en fin de saison sèche pour s'affranchir du biais



lié à l'évaporation des parois latérales. La variabilité de $\delta^{18}\text{O}$ de la sève brute à l'échelle horaire devrait aussi être testée.

Par ces approches isotopiques, nous avons mis en évidence des prélèvements essentiellement profonds, mais présentant quelques variations saisonnières. Il est vraisemblable que les faidherbias prélèvent en surface en début et fin de la saison des pluies, et que cela permet d'équilibrer les besoins minéraux en particulier. De nombreux acacias sont phréatophytes (Meinzer, 1927). Nous confirmons ce fait, mais ajoutons que la profondeur des prélèvements doit varier au cours du cycle, mais aussi au cours de la vie des plantes, bien sûr.

La stratégie de prélèvement de l'eau par *Faidherbia albida* mérite d'être discutée sous un angle écologique. La stratégie tendant à coloniser des nappes même profondes, aurait pour les plantes des zones sèches l'énorme avantage de favoriser leur survie, en particulier pour les plantes pérennes. En effet, les nappes constituent des réservoirs durables, convenant particulièrement bien aux plantes pérennes, qui peuvent même être préférés à des cours d'eau plus accessibles. Ainsi, dans des écosystèmes ripicoles, Dawson et Ehleringer (1991) ont montré que les arbres proches de la rivière adultes ne l'exploitaient pas, mais qu'ils prélevaient dans la nappe, probablement à cause du caractère de stabilité de celle-ci, contrairement au régime variable des eaux de rivière. Certaines plantes n'utilisent même pas les précipitations quand elles surviennent, par absence totale de système racinaire de surface. Entretenir un double système racinaire est un coût énergétique pour les plantes. Le système de surface peut être sacrifié si les pluies d'été sont trop aléatoires. Ehleringer et Dawson (1992) considèrent que si les pluies de saison chaude sont rares (par exemple sous climat méditerranéen), les plantes développent presque exclusivement un enracinement profond, et dans le cas contraire, un enracinement mixte. Sur un même site, différentes espèces peuvent utiliser ou non les pluies d'été (Valentini et al, 1992). Le partage des réservoirs peut se faire également entre catégories végétales (annuelles vs pérennes) : au printemps, elles sont en compétition, et en été les annuelles utilisent exclusivement l'eau des précipitations, alors que les pérennes utilisent la nappe (Ehleringer et al, 1991). Les plantes prélevant dans la nappe ont généralement des potentiels hydriques de base moins négatifs que les plantes prélevant en surface.

Il faut garder à l'esprit que la plante doit aussi pouvoir optimiser son alimentation minérale. Les horizons de surface sont souvent les plus riches de ce point de vue. Il peut donc être vital d'entretenir des systèmes racinaires mixtes pour cette raison.

3.2.4 Consommation en eau

Les profils de consommation brute des arbres (densités de flux) ont peu varié en cours de saison sèche tant que les feuilles étaient présentes (figure 33). Mais il faut distinguer plusieurs facteurs susceptibles d'affecter ces valeurs brutes, climatiques et foliaires. A cette fin, trois phases ont été distinguées durant la saison sèche sur le site de fond de vallon (figure 34) :

⇒ d'Octobre à Avril 95-96 (début et fin de la saison sèche). Le rayonnement global et le déficit de saturation de vapeur (VPD) ont augmenté fortement à la fin de la saison sèche. Le taux de feuillaison des faidherbias adultes est resté proche du maximum. Néanmoins, le rapport entre le flux de sève journalier et l'évapotranspiration potentielle Penman, F/ETP , a fortement diminué en fin de saison sèche. Trois hypothèses sont permises :

-Soit les stomates ont compensé une diminution du potentiel hydrique foliaire. Celle-ci serait la conséquence de la baisse du potentiel hydrique du sol et de celle de la conductance hydraulique totale spécifique rapportée à

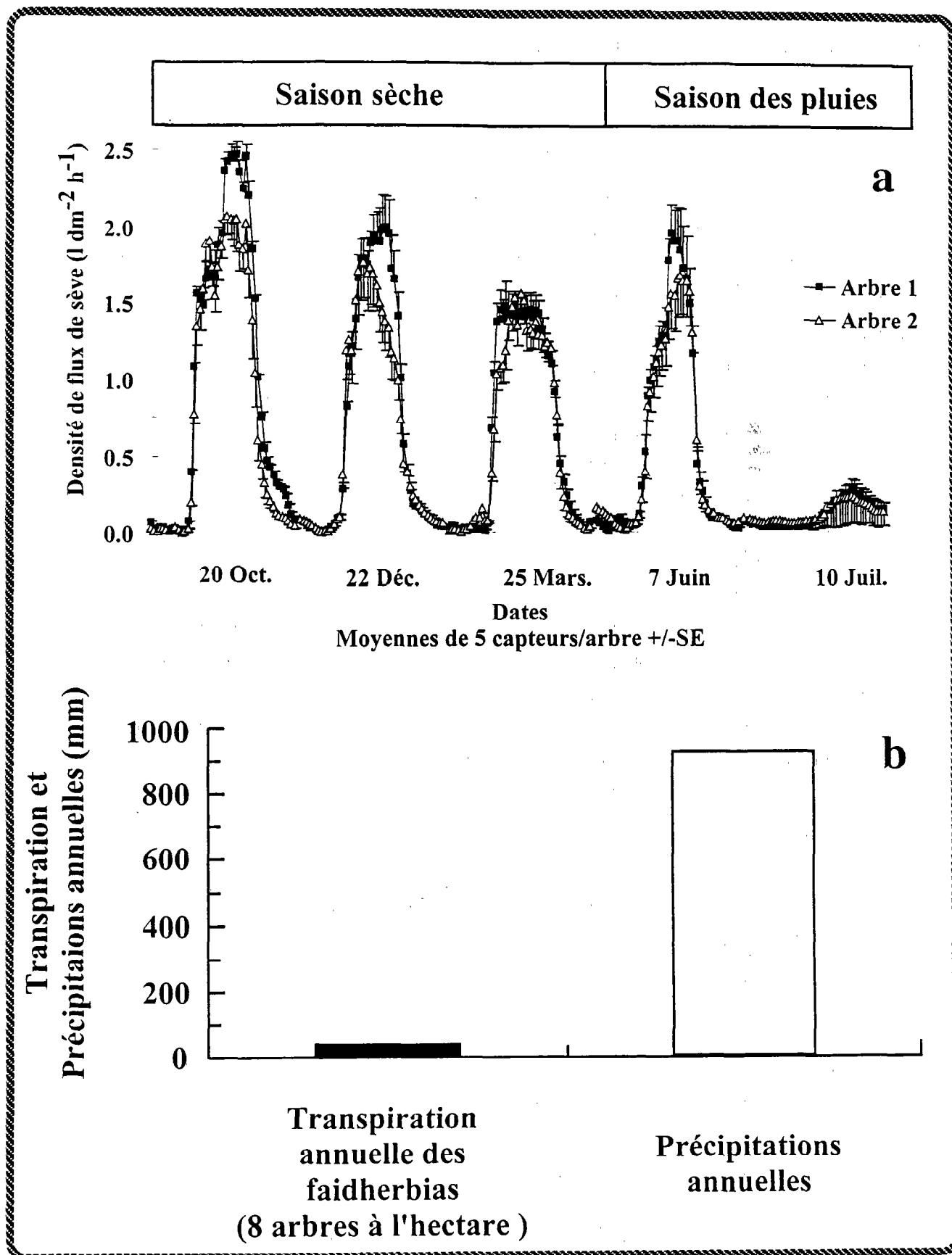


Figure 33 : Evolution saisonnière des densités de flux de sève, et consommation en eau de la composante -faidherbia des parcelles

a/ Densités de flux de sève, dF : cinq cinétiques journalières sur deux arbres. Valeurs mesurées durant cinq sessions pendant la période feuillée des faidherbias adultes. dF diminue peu en saison sèche, et ne montre pas de dépression de midi.

b/ Consommation en eau de la composante -faidherbia des parcelles, 8 arbres par hectare. Elle est de l'ordre de 5% des pluies seulement.

Site de fond de vallon. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1995-1996.

la surface d'aubier, g_L . Chez le chêne, Bréda et al. (1994) ont montré que durant la sécheresse, g diminuait de façon linéaire avec la fraction de réserve utile disponible, REW, et que g/g_{max} chutait environ de moitié quand REW atteignait 40 % (figure 5c), ou que Ψ_p atteignait -0,5 MPa (figure 5b). Nous avons mesuré une réduction de g_L de 50 %. Bréda et al. (1993) ont également rapporté une réduction de g_L de 50 % pour des valeurs de Ψ_p de -0,3 à -0,5 MPa dans des placettes de chênes. Ils ont attribué cette baisse à une augmentation des résistances hydrauliques dans le sol lui-même, et à l'interface sol-racines (Passioura, 1982).

-Soit les stomates ont réagi à l'augmentation de VPD. Par comparaison, une valeur de VPD de 50 hPa (observée en Avril sur *Faidherbia albida*) induit chez *Coffea arabica* (espèce de tropiques humides) une fermeture totale des stomates (Rapidel, 1995). Bréda et al (1993) ont montré sur le chêne sessile (conditions tempérées) que la conductance de couvert à 20 hPa ne représentait déjà plus que 20 % environ de la valeur optimale enregistrée à VPD = 2 hPa, avec $R_g = 800 \text{ W m}^{-2}$. Nous avons aussi trouvé cette bonne tolérance au VPD chez des juvéniles de *Faidherbia albida* en pépinière (voir Partie II). Cette tolérance au fort VPD est peut-être permise par le fonctionnement phréatophyte, et liée avec la nécessité de minimiser l'échauffement foliaire intense, consécutif à la phénologie inversée. En effet, pour un arbre isolé au couvert rugueux, la conductance de couche limite est relativement forte ; une forte conductance de couvert (conductance globale de l'arbre, incluant la résultante des conductances stomatiques, Monteith, 1965) permet de maintenir la température foliaire proche de celle de l'air.

-Soit une partie des feuilles, fonctionnelles en apparence, auraient réduit leur transpiration en cours de saison sèche. Des feuilles dans plusieurs états physiologiques auraient peuplé la canopée (Tardieu, communication personnelle). La transpiration globale aurait donc été affectée.

Seules des mesures directes d'échanges gazeux permettraient de valider une de ces hypothèses.

⇒ Durant la seconde période (Avril-Mai 96), le taux de feuillaison a diminué. Un potentiel de base moins négatif, et un VPD plus faible sont apparus avec les premières pluies. La conductance hydraulique totale est restée inchangée mais F/ETP a augmenté. Cette observation laisse plutôt penser que la baisse de F/ETP décrite plus haut est d'origine stomatique, puisque partiellement réversible.

⇒ Durant la dernière période (Mai-Juillet 96), presque toutes les feuilles sont tombées, et la transpiration est devenue négligeable.

Le potentiel hydrique minimum, Ψ_m , a montré une course similaire durant les deux années. Il a été maintenu essentiellement entre -2,0 et -2,7 MPa. Ceci pourrait correspondre à une régulation du potentiel hydrique foliaire, permettant de le maintenir au-dessus d'un seuil de cavitation (Jones et Sutherland, 1991 ; Tyree et Ewers, 1991).

3.2.5 Sensibilité des faidherbias adultes à la sécheresse

Quel pouvait être l'effet d'un potentiel hydrique de base de -0,5 MPa sur le fonctionnement écophysologique des faidherbias ?

Nous avons tenté de l'estimer à partir de la réponse de juvéniles à une sécheresse édaphique contrôlée en pots. En chambre climatisée, nous avons enregistré la régulation stomatique de la photosynthèse, A , après arrêt d'arrosage, sur des juvéniles de 18 mois en pot de 5 litres (voir figure 35 pour le protocole expérimental). A est représenté plutôt que g sur cette figure car la sensibilité de la mesure de photosynthèse est meilleure aux faibles valeurs d'échanges gazeux foliaires. A est tombé à presque zéro pour un potentiel de base voisin de -1 MPa. Nous en avons déduit que la régulation stomatique était très rapide, comparable à celle d'espèces sensibles comme le peuplier, Ridolfi (1995), ou le bouleau, Fort (1997).

En faisant l'hypothèse que ces caractéristiques juvéniles sont semblables chez des arbres adultes, Faidherbia albida présenterait donc plutôt une stratégie d'évitement de la sécheresse édaphique. Il est donc possible que la réduction précoce de la croissance s'explique en partie par un effet de la sécheresse.

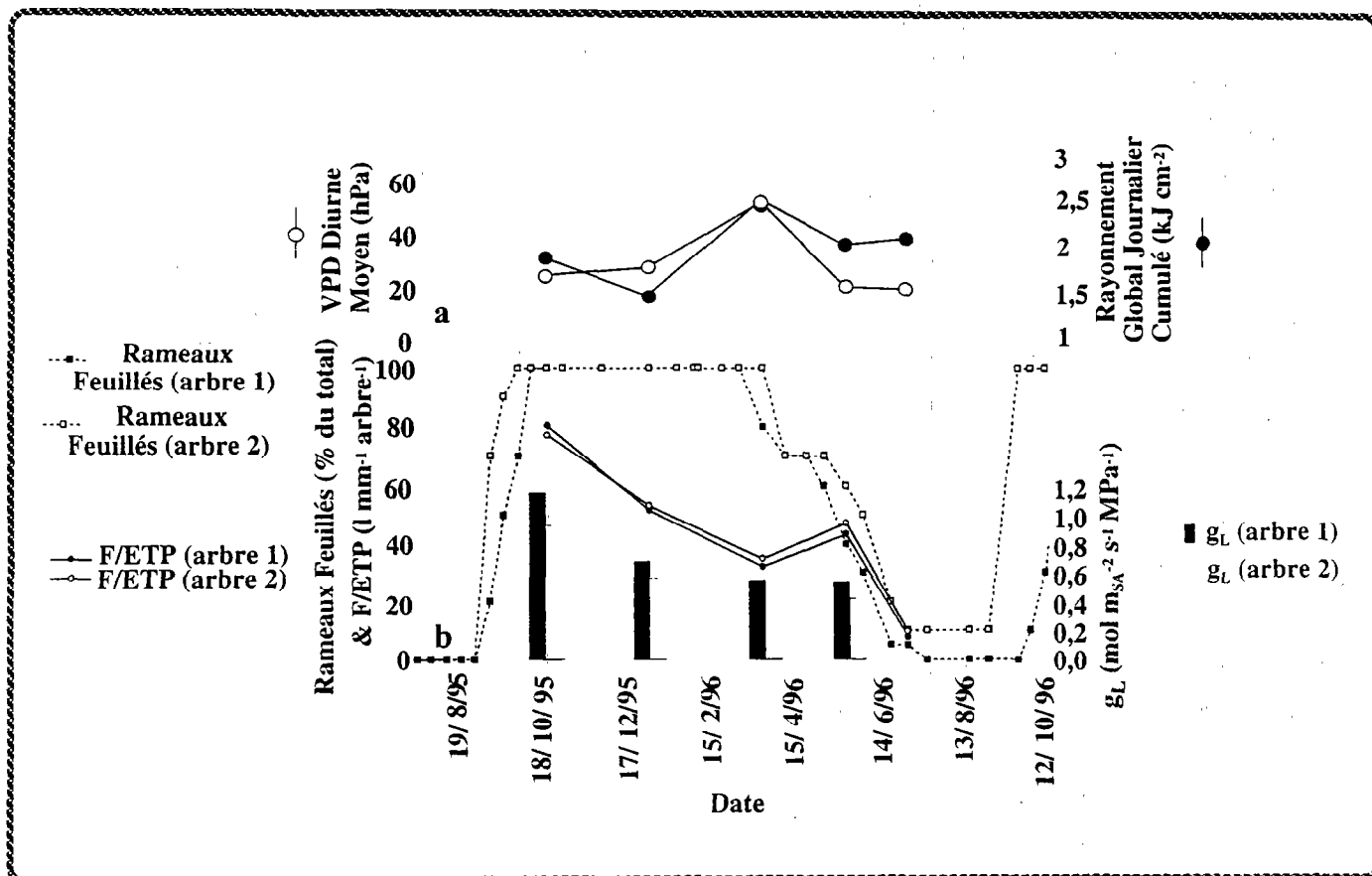


Figure 34 : Evolution saisonnière de variables climatiques, du ratio Flux de sève/Evapotranspiration Potentielle Penman (F/ETP), et de la conductance hydraulique totale sol-feuille rapportée à la surface d'aubier (g_L).

Valeurs mesurées durant cinq sessions pendant la période feuillée des faidherbias adultes ($n = 2$).

a/ Déficit de saturation de vapeur (VPD, moyenne diurne), et rayonnement global journalier cumulé (R_g).

b/ Taux de feuillaison, F/ETP, et g_L .

La chute de F/ETP s'est faite à surface foliaire constante au cours de la saison sèche : on en déduit que les stomates se sont probablement fermés, en réponse à la sécheresse édaphique et/ou au VPD. Un symbole correspond à un arbre (b).

Site de fond de vallon. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1995-1996.

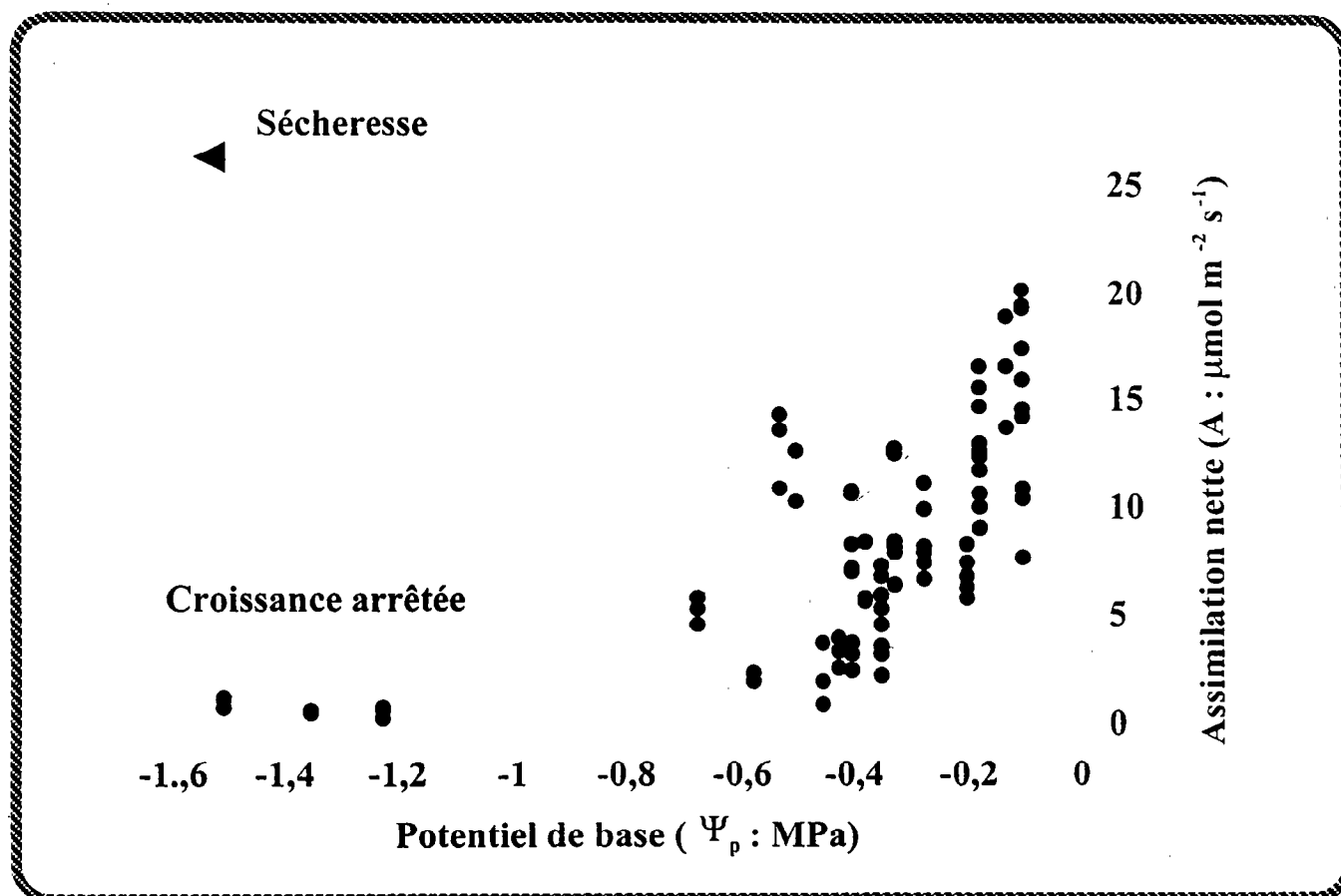


Figure 35 : Sensibilité de la photosynthèse de juvéniles de *Faidherbia albida* à un déficit hydrique en pot.

Relation entre l'assimilation nette, A, et le potentiel hydrique de base, Ψ_p , de juvéniles laissés sans arrosage durant dix jours en chambre climatisée. Conditions expérimentales : 3 plantes en pot ; provenance Matameye, Niger ; âge = 18 mois ; sol = mélange tourbe-sable avec fertilisation optimale ; mesures de photosynthèse sur 3 rameaux par plante (LiCor 6200, Lincoln, USA) ; conditions dans la chambre climatisée : PFD = $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; température = 20°C ; humidité relative = 40 %.

Vers -1 MPa, A était proche de zéro, en raison de la fermeture complète des stomates. Le potentiel de base a ensuite chuté brutalement, et les feuilles sont tombées. Les juvéniles de *Faidherbia albida* apparaissent très sensibles à la sécheresse édaphique.

Un symbole = une mesure.

INRA-Nancy, Septembre 1994.

Tableau 4 : Evolution saisonnière de la transpiration de faidherbias adultes.

-Flux de sève (F: calculé à partir des densités de flux, dF, dans les deux arbres expérimentaux, et du profil de distribution des dF dans l'aubier ; valeurs moyennes pour 2 arbres, avec 5 capteurs par arbre).

-Estimation de la transpiration de la composante *Faidherbia albida* des parcelles (T). On a considéré que les densités de flux ne variaient pas avec le diamètre des arbres, on a utilisé une densité de 8 arbres ha⁻¹, et une surface terrière de 1,7 m² ha⁻¹.

-Estimation de la transpiration annuelle de la composante *Faidherbia albida* des parcelles, en pourcentage des pluies (considérant une pluviométrie annuelle de 924 mm).

Site de fond de vallon. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso.

	Par Jour					Total Annuel
	20/10/95	16/12/95	20/3/96	25/5/96	5/7/96	
Flux de sève moyen des arbres expérimentaux (F : l arbre ⁻¹)	385,9	290,1	275,3	238,8	51,9	671,2
Transpiration estimée des <i>F. albida</i> des parcelles (T : mm)	0,213	0,160	0,151	0,131	0,028	36,9
T.100 / Pluviométrie (%)						4

3.2.6 Total annuel de consommation en eau

Le flux journalier maximum, $F_{\max}$, enregistré en Octobre indiquait que les arbres transpiraient beaucoup, environ 400 litres par jour pour des arbres dont le diamètre était de 70 cm. Le flux a diminué de 29 % en cours de saison sèche (10/95-3/96 : tableau 4). La chute des feuilles a ensuite très fortement affecté la transpiration. Compte-tenu de la faible densité des arbres dans le parc, la transpiration annuelle de la composante *Faidherbia* des parcelles ne représentait qu'environ 4 % du cumul annuel des pluies.

Ce chiffre n'est qu'une estimation, mais il renforce l'idée d'une faible compétition pour l'eau entre Faidherbia albida et les cultures : la composante faidherbia des parcelles consomme peu, en opposition de phase par rapport aux cultures, et dans des réservoirs qui sont inaccessibles à celles-ci.

3.2.7 Croissance radiale

Au vu des valeurs relativement modérées de contrainte hydrique édaphique subie par les *Faidherbias*, se posait la question de l'impact de la sécheresse sur la croissance. Nous avons enregistré l'accroissement en circonférence et avons comparé sa cinétique avec la feuillaison, sur le site de fond de vallon (figure 26), et sur l'ensemble des trois sites (figure 27). Les cinétiques de croissance étaient très semblables sur les trois sites. La date de démarrage de la croissance est inconnue la première année. La seconde année, la croissance radiale a démarré environ trois mois après le débourrement. Mais nous ne pouvons généraliser ce résultat, car cette année-là, la feuillaison avait été particulièrement précoce, en raison de la mini-saison sèche de Juin. La croissance était rapide jusqu'à mi-Février, et elle a ralenti plus d'un mois avant le début de la chute des feuilles. Parmi les raisons pouvant expliquer ce ralentissement précoce de la croissance, figurent les hypothèse d'une phase de stockage des assimilats dans le bois, et/ou d'un effet de la sécheresse sur la photosynthèse (par fermeture des stomates, ou réduction de la capacité photosynthétique).

3.2.8 Efficience d'utilisation de l'eau

La composition isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de la matière sèche totale des feuilles de lumière a été suivie au cours du temps dans les trois sites. Dans de telles conditions, plusieurs paramètres sont susceptibles d'affecter $\delta^{13}\text{C}$:

- le déficit de saturation de l'air, VPD,
- la conductance stomatique, g , soumise notamment aux variations climatiques et de ressource hydrique,
- la photosynthèse, A , soumise aux limitations diffusionnelles et non-diffusionnelles.
- la mise en place des éléments structuraux durant la phase de croissance des feuilles : ces éléments peuvent provenir au moins en partie des tissus de réserve, qui ont pu être constitués pendant des périodes de stress, ou connaître certaines étapes discriminantes pour le carbone,
- la proportion et la composition isotopique des éléments structuraux des feuilles,
- l'exportation des assimilats.

Les variations de $\delta^{13}\text{C}$ mesurées sur *Faidherbia albida* ont été comparées à quelques cas de cinétiques saisonnières rapportées dans la littérature, et nous dégageons quelques hypothèses.

La figure 36 donne l'évolution saisonnière de $\delta^{13}\text{C}$ et de %N et sur les trois sites expérimentaux.

Faidherbia albida

Arbres non-fixateurs

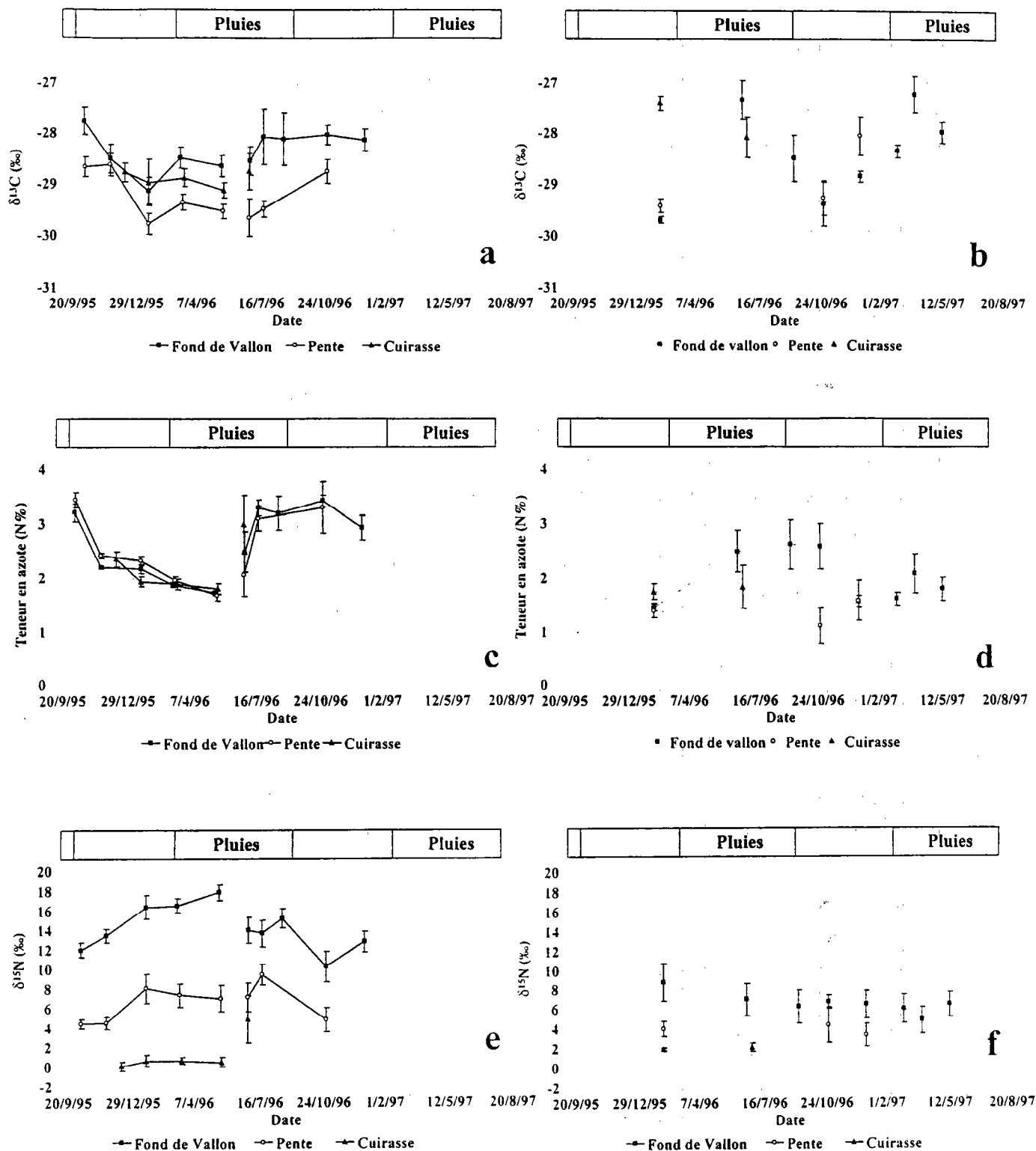


Figure 36 : Evolution saisonnière des compositions foliaires des faidherbias adultes et des arbres voisins non-fixateurs sur les trois sites expérimentaux.

a/ et b/ Composition isotopique en carbone, $\delta^{13}C$.

c/ et d/ Teneur en azote, %N.

e/ et f/ Abondance naturelle du ^{15}N , $\delta^{15}N$.

Mesures réalisées sur un échantillonnage de quelques grammes de matière sèche de feuilles de lumière matures.

Un point = Moyenne de 7-10 faidherbias ou 4-6 arbres non-fixateurs $\pm$ SE.

Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1995-1997.

3.2.8.1 Composition isotopique en carbone ($\delta^{13}\text{C}$)

Comparaison entre dates

Une comparaison de $\delta^{13}\text{C}$ entre dates est toujours délicate, car VPD peut affecter la conductance stomatique indépendamment de la sécheresse édaphique. Cependant, dans la situation qui nous occupe, VPD et sécheresse édaphique évoluent approximativement dans le même sens, et affectent donc concouramment g . Nous avons déduit de l'évolution saisonnière de F/ETP que les stomates s'étaient fermés entre Octobre et Avril (début et fin de saison sèche), période où VPD avait augmenté, de même que la sécheresse édaphique. Si la conductance stomatique, g , a effectivement diminué en cours de saison sèche, on pouvait s'attendre à une augmentation de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, A/g , d'après la figure 8a (toutes choses égales par ailleurs), ou à une diminution (si la capacité photosynthétique avait elle-même diminué plus rapidement (changement de courbe de demande, figure 8b).

- Au cours de la mise en place et de la croissance des feuilles (7/96 à 10/96), $\delta^{13}\text{C}$ a augmenté sur deux sites pour *Faidherbia albida*. Damesin (1996) a observé au contraire une forte valeur de $\delta^{13}\text{C}$ au tout début de l'installation des feuilles de *Quercus pubescens*, suivie d'une rapide diminution. Un résultat concordant a été rapporté sur plusieurs espèces tropicales humides par Terwilliger (1997). Ces auteurs ont suggéré que les éléments structuraux qui s'installent au cours de la croissance des feuilles proviennent de tissus de réserve présentant des compositions isotopiques moins négatives. Nous ne l'observons pas sur *Faidherbia albida* :

- Soit la constitution des réserves, et leur participation à la mise en place des feuilles suit un schéma très différent chez *Faidherbia albida*

- Soit $\delta^{13}\text{C}$ reflète l'évolution de C_i durant cette phase. Soulignons deux points en faveur de cette dernière hypothèse : les foliolules de *Faidherbia albida* sont de très faible épaisseur, et la contribution des structures des feuilles à $\delta^{13}\text{C}$ est vraisemblablement plus faible que chez le chêne par exemple ; la période de mise en place des feuilles est certainement très favorable d'un point de vue hydrique et nutritionnel à une bonne photosynthèse, donc pourrait influencer $\delta^{13}\text{C}$.

Il est peu vraisemblable que g ait diminué durant cette période (bonnes ressources en eau, VPD modéré). Par contre, la capacité photosynthétique, $A_{\max}$, a pu suivre l'augmentation de la teneur foliaire en azote (figure 36c).

- Après la croissance des feuilles : de façon inattendue, $\delta^{13}\text{C}$ diminue d'Octobre à Février. Nous faisons l'hypothèse que cela s'explique par une réduction rapide de la capacité photosynthétique. L'argument majeur en est l'évolution très parallèle de la teneur foliaire en azote. A/g peut diminuer en situation de déficit azoté, comme chez *Ulmus americana* (Reich et al, 1989), chez *Pinus taeda* (Green et Mitchell, 1992), ou chez *Quercus robur* (Guehl et al, 1995). A l'inverse, il peut aussi se maintenir, comme chez des eucalyptus (Stark, 1992), ou chez *Pseutsuga menziesii* (Mitchell et Hinckley, 1993).

- En fin de saison sèche, $\delta^{13}\text{C}$ remonte. Vraisemblablement, l'effet « fermeture des stomates » et augmentation de $\delta^{13}\text{C}$ attendus ne se seraient fait sentir qu'à cette période.

Les arbres non-fixateurs ont montré une cinétique saisonnière de $\delta^{13}\text{C}$ radicalement différentes des faidherbias (figure 36b). Seul le site de fond de vallon présente suffisamment de points pour être interprétable. Sur ce site, $\delta^{13}\text{C}$ augmente les deux années à la transition saison sèche-saison des pluies, et diminue la première année durant la saison des pluies. Ce schéma ressemble beaucoup à une effet classique de la disponibilité en eau sur g et A/g .

En définitive, nous avons obtenu des variations significatives et réversibles de $\delta^{13}\text{C}$ au cours d'une saison de végétation, ce qui contraste avec la stabilité (débourrement excepté) des valeurs mesurées sur *Quercus*

pubescens et *Quercus ilex* en conditions de stress hydrique sévère (Damesin et al, 1996a,b). Nous optons donc pour un déterminisme photosynthétique, plutôt que structural, des variations de $\delta^{13}\text{C}$ chez *Faidherbia albida*. Nous serions tentés d'expliquer l'essentiel des variations saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ par A chez *Faidherbia albida*, et par g chez les autres espèces (schéma plus classique). On peut se demander s'il existe une relation entre le comportement phréatophyte de *Faidherbia albida*, et l'effet étonnamment faible de la sécheresse sur $\delta^{13}\text{C}$. Ces analyses de $\delta^{13}\text{C}$ ne confortent pas l'hypothèse d'une fermeture des stomates en cours de saison sèche, mais ne l'excluent pas toutefois.

Comparaison entre sites

$\delta^{13}\text{C}$ était plus faible sur les site de pente et de cuirasse, ceci pour la plupart des dates. Ceci va l'encontre de l'hypothèse stomatique du contrôle de A/g. En effet nous nous attendions à ce que la conductance stomatique soit supérieure sur le site de fond de vallon (c'est-à-dire que A/g soit inférieur) puisque le statut hydrique y était plus favorable.

-Des différences de VPD pourraient expliquer ce résultat, bien que les sites aient été peu éloignés et les que différences d'altitude n'aient pas excédé 50 m. Mais nous n'avons pas de mesures de VPD permettant de comparer les sites.

-Nous n'avons pas pu trouver une origine nutritionnelle aux différences de A/g entre sites. Il semble d'une part que les teneurs en azote foliaire aient été très similaires entre sites (figure 36c). Nous avons d'autre part comparé la fertilité des sols entre les sites de fond de vallon et de pente (tableau 5), à partir d'une mesure unique réalisée en début de saison des pluies (Juillet 1996). La fertilité pour NPK est apparue supérieure sur le site de pente, ce qui pourrait s'expliquer par une plus forte densité d'animaux d'élevage sur ce site. Seul le taux de saturation du complexe absorbant était plus avantageux sur le site de fond de vallon. Nous n'avons pas malheureusement d'informations sur la variabilité saisonnière de la fertilité des différents sites, et sommes contraints de faire l'hypothèse de stabilité du classement des sites au cours de l'année pour la fertilité.

En définitive, nous ne pouvons expliquer ces différences de $\delta^{13}\text{C}$ entre sites. Il faudrait réaliser des mesures directes de conductance stomatique, de A/g, de VPD, et faire des analyses foliaires complètes. On peut aussi invoquer une limitation de la photosynthèse par de moindres puits de carbone, qui pourraient provenir par exemple de différences de fructification. On peut enfin envisager que les individus des trois sites aient des génotypes dissemblables pour l'efficacité de l'eau.

3.2.8.2 Teneur en azote des feuilles

La teneur en azote des feuilles a été mesurée pour comprendre l'origine de la réduction de A/g en cours de saison sèche (figure 36c).

Elle a montré des cinétiques remarquablement similaires entre sites. Elle était maximale en fin de saison des pluies, avec 3,5 %N, mais avait diminué de 50 % en fin de saison des pluies. Nous pensons que cette réduction de %N pourrait expliquer en partie l'évolution inattendue de A/g. Le déclin de %N occasionne probablement une limitation métabolique de la photosynthèse, A, comme c'est fréquemment observé (Field et Mooney, 1986 ; Mitchell et Hinckley, 1993). Il peut aussi influencer sur la conductance stomatique, g. En général, g diminue avec le %N, mais les mécanismes sont mal élucidés, et l'effet inverse peut se produire, comme chez le pin maritime par exemple (Guehl et al, 1995).

Comment expliquer cette évolution rapide de %N des faidherbias ? Une diminution de %N en cours de saison de végétation est un phénomène très fréquent, et on peut l'imputer à une remobilisation d'azote pour la fructification, pour le stockage, à une dilution dans les organes en croissance, etc. Mais cette perte de 50 % est relativement plus élevée que ce qui est couramment rapporté sur d'autres espèces à feuilles caduques, avec par exemple 30 % chez le chêne sessile (Bonnot, 1995). Durant la saison suivante, la teneur en azote des feuilles des faidherbias a cru rapidement, ce qui correspondait vraisemblablement à une phase d'assimilation, pour atteindre un plateau en Octobre. Ces résultats sur *Faidherbia albida* nous paraissent originaux. Nous n'avons pas connaissance de rapports antérieurs analogues. La teneur foliaire en azote des espèces voisines a également montré (sur le site de fond de vallon) une augmentation en saison humide, et une diminution en saison sèche.

Quelles sont les sources d'azote pour les faidherbias ? Nous avons dosé l'azote dans la nappe au puits du "Camp" en mai 1997 : les quantités d'azote étaient insignifiantes ($0,01 \text{ mg l}^{-1}$ de NO_3^- ; $0,2 \text{ mg l}^{-1}$ de NH_4^+), dosées par colorimétrie (Bran+Luebbe 2000, Norderstedt, Germany). L'azote n'est donc vraisemblablement disponible que dans les premières dizaines de cm du sol, d'après nos mesures (tableau 5), c'est-à-dire là où les racines fines de faidherbia sont particulièrement bien représentées. Mais ces horizons de surface dessèchent très rapidement à la fin des pluies, ce qui empêche vraisemblablement l'assimilation minérale. Nous pensons que la nutrition azotée s'effectue essentiellement en saison humide et quand les arbres sont feuillés, soit en règle générale en fin de saison des pluies. L'absorption est théoriquement possible aussi quand les arbres sont défeuillés car les racines restent actives, mais sur le hêtre, l'absorption de NO_3^- et de NH_4^+ en période hivernale serait inférieure à 20 % de la valeur annuelle (Jussy et Colin-Belgrand, communication personnelle).

La phénologie inversée de Faidherbia albida aurait donc pour conséquence que la "fenêtre" d'absorption de l'azote du sol soit particulièrement étroite. Faidherbia albida pourrait donc connaître un déficit d'absorption minérale, conséquence de sa feuillaison tardive.

Nous pensons aussi que l'ensemble de la saison de croissance est tributaire de cette courte phase d'assimilation de l'azote. La teneur foliaire décline ensuite rapidement, soit parce que l'absorption ne supplée plus à l'effet dilution de l'azote dans les feuilles en croissance, soit parce que l'azote est remobilisé vers des tissus de réserve et/ou vers des organes en croissance (fruits, racines, etc.). En effet, la fructification démarre en début de saison sèche, et finit en janvier environ. Dans un tel contexte, nous pensons que les feuilles entament leur sénescence précocement, et que cela peut avoir des conséquences très importantes sur le rythme phénologique. On peut supposer que la chute des feuilles soit la conséquence ultime de cette baisse de la teneur foliaire en azote. Il serait particulièrement indiqué de faire des analyses minérales foliaires complètes.

Ainsi, l'effet direct de la sécheresse édaphique sur la feuillaison, la croissance, et la transpiration de faidherbia nous est apparu modéré, car la contrainte était de faible intensité. Mais l'effet indirect, sur l'assimilation de l'azote, et l'assimilation minérale en général pourrait avoir une importance considérable sur la phénologie. Ceci n'est qu'une hypothèse, qui pourrait être testée, par exemple en arrosant les horizons de surface en cours de saison sèche, et en suivant les teneurs foliaires minérales par rapport à des arbres témoins.

Tableau 5 : Composition chimique des sols. Mesures entre 0 et -2,5 m de profondeur dans les puits expérimentaux. Sites de fond de vallon et de pente Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. Juillet 1996.

Site	Prof. cm	Ntot. ppm	C.Org %	C/N %	Ptot. ppm	Ktot. %	Na+ meq/ 100g	K+ meq/ 100g	Ca2+ meq/ 100g	Mg2+ meq/ 100g	Somme meq/ 100g
Fond val.	10	307	0,69	22,57	191	0,024	0,12	0,18	20,80	6,09	27,19
Fond val	30	142	0,51	35,63	150	0,025	0,14	0,27	25,30	8,27	33,98
Fond val	55	55	0,16	29,27	71	0,015	0,13	0,19	31,80	15,00	47,12
Fond val	105	56	0,17	31,07	66	0,014	0,21	0,18	42,80	19,30	62,49
Fond val	150	65	0,14	21,85	66	0,014	0,28	0,20	49,80	22,60	72,88
Fond val	225	38	0,10	25,53	311	0,02	0,34	0,11	47,80	20,90	69,15
Moyenne		111	0,30	27,65	142,5	0,019	0,20	0,19	36,38	15,36	52,14
SD		103	0,24	5,33	97,6	0,005	0,09	0,05	12,15	6,86	19,00
Pente	10	449	1,03	23,01	474	0,078	0,06	0,61	15,60	3,67	19,94
Pente	35	195	0,64	33,03	396	0,046	0,05	0,37	18,00	4,46	22,88
Pente	75	147	0,19	13,06	252	0,02	0,04	0,13	8,35	2,02	10,54
Pente	95	104	0,19	18,65	114	0,033	0,09	0,37	31,80	8,81	41,07
Pente	170	62	0,10	15,65	85	0,146	0,14	0,37	50,00	16,30	66,81
Pente	225	21	0,06	26,67	72	0,179	0,17	0,63	50,00	20,70	71,50
Moyenne		163	0,37	21,68	232,2	0,084	0,09	0,41	28,96	9,33	38,79
SD		153	0,39	7,42	171,5	0,065	0,05	0,19	17,98	7,58	25,56

3.2.9 Fixation symbiotique de l'azote

Une autre source d'azote pour *Faidherbia albida* est bien sûr représentée par la fixation.

- Quel est le rythme de la nodulation ? Sur les profils verticaux des puits expérimentaux des site de fond de vallon et de pente, les nodules n'étaient présents que dans les 20 premiers centimètres de sol. Nous n'en avons pas rencontré au voisinage de la nappe, conformément aux observations de Dupuy et Dreyfus (1992). Les nodules avaient un diamètre de 1 à 3 mm à maturité. Leur coloration intérieure était jaune le plus souvent, rosâtre rarement, ou noire en fin de cycle. A notre connaissance, des suivis de nodules sous *Faidherbia albida* n'avaient pas encore été publiés. Leur densité (nombre par m² de sol de surface retourné) a été suivie au cours d'une année, avec un échantillonnage aléatoire sous les couronnes de 10 arbres de fond de vallon. Ils sont apparus après le débourrement, ont montré un pic de fréquence en fin de saison des pluies, puis ont dégénéré, et leur disparition était complète en milieu de saison sèche environ (figure 37). Nous considérons donc que tout comme pour l'absorption de l'azote minéral du sol, la nodulation a lieu en surface, et qu'elle est restreinte à la fin de la saison des pluies. Il est vraisemblable que la phénologie inversée de *Faidherbia albida* soit préjudiciable au fonctionnement des nodules. En effet, la fixation symbiotique de l'azote est sous dépendance des assimilats d'origine foliaire, et de conditions édaphiques favorables, notamment d'une humidité suffisante au voisinage des nodules. On peut donc présumer que la "fenêtre saisonnière" d'efficacité des nodules soit étroite pour *Faidherbia albida*. Ceci expliquerait pourquoi la plupart des campagnes de recherche de nodules sous *Faidherbia albida* menées en cours de saison sèche se sont soldées par des échecs.

- Peut-on estimer l'intensité de la fixation par les faidherbias ? Nous avons utilisé la méthode de l'abondance naturelle du ¹⁵N, $\delta^{15}\text{N}$. En moyenne, $\delta^{15}\text{N}$ des faidherbias était supérieur ou égal à celui des arbres de référence dans chaque site (figure 36e,f), ce qui empêche tout calcul de taux de fixation (voir principe figure 10). La précision des mesures ne serait pas en cause puisque nous avons obtenu des corrélations positives significatives des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre dates, ce qui confirme la reproductibilité de nos échantillonnages et analyses à l'échelle individuelle. Nous pensons que les faidherbias avaient peut-être accès à des pools d'azote très différents des arbres non-fixateurs, ou que ces pools changeaient de composition au cours du temps, et n'étaient pas exploités en phase par les faidherbias et les autres arbres. Chez les non-fixateurs, la cinétique de %N montre une augmentation de la teneur en azote foliaire en cours de saison des pluies (figure 36d), qui serait donc leur période d'absorption majoritaire. Handley et al (1994) ont montré que dans des peuplements de savane incluant de nombreux acacias, la variabilité de $\delta^{15}\text{N}$ était très grande, mais que des regroupements étaient possibles indiquant diverses sources d'azote. Dans le travail de Handley et al (1994), l'azote du sol ne pouvait pas être assimilé à une source unique, et aucun modèle d'estimation de la fixation *in situ* n'a pu être appliqué. Les acacias n'ont pas pu être distingués des plantes non-fixatrices sur la base de $\delta^{15}\text{N}$.

- Quelles informations apporte réellement $\delta^{15}\text{N}$?

Comparaison entre dates

Sur le site de fond de vallon, nous avons enregistré une courbe annuelle en cloche, présentant des valeurs minimales de $\delta^{15}\text{N}$ en début de saison sèche, et maximales en fin de saison sèche. L'amplitude annuelle de la variation est d'environ six unités δ . Cette allure apparaît également sur le site de pente, mais de façon moins claire, et pas du tout sur le site de cuirasse. Nous formulons plusieurs hypothèses pour le site de fond de vallon :

- Soit les valeurs minimales témoignent d'une fixation, et en ce sens on remarque qu'elles correspondent au moment du pic de nodulation. Dans notre étude, la teneur en azote foliaire était supérieure chez les faidherbias, par rapport aux non-fixateurs, peut être pour des raisons spécifiques, pour des raisons de concentration de déjections animales, ou pour des raisons phénologiques (période d'assimilation). Mais $\delta^{15}\text{N}$ était mal corrélé au

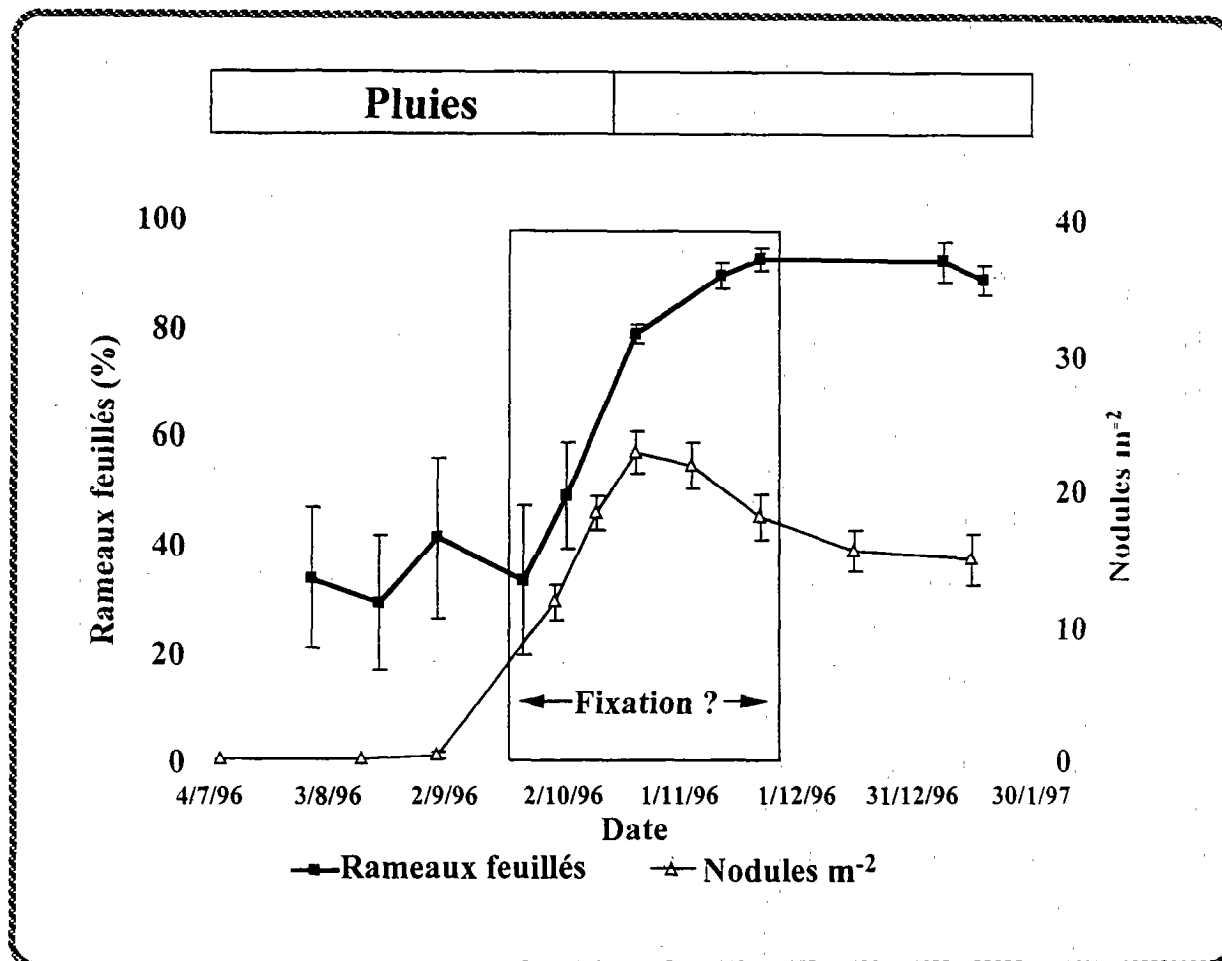


Figure 37 : Evolution saisonnière du taux de feuillaison et du nombre de nodules.

Le pourcentage de branches feuillées a été estimé visuellement (méthode Grouzis et Sicot, 1980). Les nodules ont été comptés à chaque date dans deux quadrats de sol d'un m², quadrats pris au hasard sous les couronnes de *Faidherbia albida* et retournés sur une profondeur de 25 cm.

Les nodules ne sont présents qu'entre 0 et -0,2 m de profondeur. Le pic de nodulation annuel a eu lieu en fin de saison des pluies (Octobre), puis les nodules ont rapidement dégénéré (noircissement).

Un point = Moyenne de 10 arbres $\pm$ SE.

Site de fond de vallon. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso. 1996-1997.

%N, voire corrélé positivement, ce qui ne plaide pas en faveur d'un signal de fixation expliquant la variabilité saisonnière de $\delta^{15}\text{N}$.

-Soit il existe une variation saisonnière de $\delta^{15}\text{N}$ du sol. Mais les arbres témoins non-fixateurs montrent un signal très stable au moins dans le site de fond de vallon (figure 36f), ce qui ne plaide pas dans ce sens.

-Soit il existe une discrimination de l'azote foliaire au cours du temps, avec un enrichissement en ^{15}N . Näsholm (1994) a montré que $\delta^{15}\text{N}$ augmentait pendant la sénescence dans des aiguilles de pin sylvestre, et l'a attribué à des pertes de NH_3 gazeux.

Comparaison entre sites

$\delta^{15}\text{N}$ foliaire augmente vers le bas de la toposéquence. Ce résultat est valable autant pour les faidherbias que pour les non-fixateurs. Nous pensons donc que cela reflète des écarts de composition des sources azotées du sol. Généralement, dans les sites les plus humides (fond de vallon ici), le turnover de la matière est plus rapide, la minéralisation et la nitrification sont plus intenses. La fraction légère de l'azote est donc évacuée plus vite, ce qui peut augmenter $\delta^{15}\text{N}$ (Dambrine, communication personnelle). Il se peut aussi que les sols aient été fumés davantage, car la composition de la fumure animale est fréquemment voisine de 20 ‰.

- Il est extrêmement instructif de comparer la situation présente à celle de *Prosopis glandulosa*, une autre espèce de légumineuse phréatophyte, décrite en détails par Virginia et al (1988) dans le désert du Sonoran (Californie, USA). La grande différence entre les deux situations provient du fait que *Prosopis* nodule au voisinage de la nappe. Comme *Faidherbia albida*, *Prosopis* prélève l'azote du sol en surface en fin de saison des pluies (et $\delta^{15}\text{N}$ foliaire est alors positif, environ +1,5 ‰), puis, suite au dessèchement de cet horizon en cours de saison sèche, fixe en profondeur, et $\delta^{15}\text{N}$ descend vers -1,5 ‰, une valeur très proche de celle de sa valeur b_{fix} (discrimination mesurée sur milieu sans azote). Cette nodulation profonde permet à *Prosopis* de fixer effectivement d'importantes quantités d'azote. Le sol sous les houppiers de *Prosopis* renferme 10 kg N ha⁻¹, valeur très élevée pour un milieu désertique (Virginia et Jarrell, 1983), et les arbres fixent entre 40 et 60 % de leur azote. Ces différences entre *Prosopis* et *Faidherbia* seront discutées dans la partie « Perspectives ».

En définitive, il est possible que les faidherbias aient fixé en fin de saison humide, car il est frappant de constater que le pic de nodulation correspond au moment où $\delta^{15}\text{N}$ des faidherbias était le plus bas. Mais la quantité totale d'azote fixé a dû être faible, en raison de la fenêtre étroite de nodulation.

3.2.10 Fixation d'azote et efficacité d'utilisation de l'eau

Nous avons observé une relation positive entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sur le site de fond de vallon, une relation négative sur le site de pente, et pas de relation sur le site de cuirasse (non illustré). Une telle variabilité de résultats est difficile à interpréter. Il faut rappeler que nous avons fortement soupçonné que les sources d'azote aient été multiples, pour les fixateurs et les non-fixateurs, mais aussi peut-être entre les faidherbias. Raven et Farquhar (1990) ont postulé que $\delta^{13}\text{C}$ était influencé par la source d'azote. De façon théorique, on considère parfois que les légumineuses présentent une efficacité de l'eau moindre en raison d'une importante allocation d'assimilats pour la fixation (Hubick, 1990 ; Knight et al, 1995 ; Schulze et al, 1991). Mais les corrélations entre fixation d'azote et efficacité de l'eau sont également très variables :

-Schulze et al (1991) ont obtenu une corrélation positive entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour différents arbres (Mimosaceae) échantillonnés le long d'un transect en Namibie. Ils considèrent que la fixation d'azote est un coût en carbone qui diminue l'efficacité d'utilisation de l'eau intégrée, W.

-Handley et al, 1994 suggèrent que cette corrélation traduirait plutôt le fait que dans les environnements les plus humides, la fixation est meilleure, ce qui est totalement indépendant bien que concomitant d'une moindre efficacité de l'eau. Au cours de collectes sur des acacias africains, ils ont obtenu quelques relations positives entre $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$.

-Knight et al (1993) ont abouti à la même conclusion que Schulze et al (1991), à partir d'une relation positive entre Δ et la quantité d'azote fixé (Ndfa) chez *Lens culinaris*, mais ils ne donnent pas de résultat concernant le %Ndfa, qui n'est pas forcément corrélé à la quantité d'azote fixé.

-Kumarasinghe et al (1992) obtiennent un résultat opposé, mais il semble fort que leur corrélation négative entre %Ndfa et Δ soit due essentiellement à un effet du traitement "salinité" car il n'existe pas de relation intra-traitement entre les deux variables. Handley (1982) obtient également un résultat opposé sur une herbe en C_4 avec apport d'azote extérieur.

Il est très délicat de conclure sur nos résultats de terrain. En revanche, nos résultats en conditions contrôlée en pot apportent quelques éléments en faveur de l'hypothèse de pertes de carbone accrue pour les plantes fixant beaucoup, et d'une relation positive entre $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ (voir Partie II).

3.3 Conclusions partielles sur la partie I

Nous avons mené des suivis saisonniers du fonctionnement hydrique d'arbres adultes en parc agroforestier (Burkina Faso, Afrique de l'Ouest ; 920 mm de pluies).

Le potentiel hydrique de base est resté élevé tout au long de la saison sèche, indiquant que les arbres accédaient en permanence à des horizons de sol très bien pourvus en eau. Les racines descendaient jusqu'au voisinage de la nappe (-7 à -15 m selon les sites). La teneur isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) de l'eau du sol, de la nappe et de la sève brute indiquait que les arbres absorbaient essentiellement au voisinage de la nappe, sauf au moment des pluies, où ils opéraient un basculement vers la surface.

Les arbres transpiraient intensément, notamment au début de la saison sèche (environ 400 litres par jour pour un arbre de 65 cm de diamètre, mesuré par une méthode de flux de sève). Mais la densité des tiges était faible, et la transpiration annuelle de la composante arbre des parcelles est restée inférieure à 5 % des pluies. Nous avons peu rencontré de variabilité du fonctionnement hydrique des arbres à l'intérieur du parc, bien que la profondeur des nappes ait été très différente.

En cours de saison sèche, la contrainte hydrique édaphique a augmenté modérément (légère diminution des potentiels hydriques de base, réduction de 50 % de la conductance hydraulique totale spécifique sol-feuilles). Les composantes édaphique et atmosphérique de la contrainte hydrique ont probablement contribué à la fermeture des stomates en cours de saison sèche.

Nous avons suivi les variations de la composition isotopique en carbone des feuilles, $\delta^{13}\text{C}$. $\delta^{13}\text{C}$ a augmenté pendant la phase d'installation et de croissance des feuilles, et diminué de 1 ‰ en cours de saison sèche. Les variations saisonnières de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, A/g ont pu influencer $\delta^{13}\text{C}$. La fermeture des stomates ne peut expliquer l'évolution de $\delta^{13}\text{C}$ en cours de saison sèche, mais la capacité photosynthétique a pu être affectée, et nous en proposons un déterminisme nutritionnel : la teneur foliaire en azote a chuté de 50 % au cours de la diminution de $\delta^{13}\text{C}$. $\delta^{13}\text{C}$ n'était pas supérieur dans les sites présumés plus secs.

Les ressources en azote et la nutrition azotée ont été abordées. $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles était plus faible de 6 unités δ au moment du pic de nodulation (fin de saison des pluies) qu'en fin de saison sèche, indiquant une possible fixation temporaire. *Faidherbia albida* n'absorbait et ne fixait probablement l'azote que dans une étroite « fenêtre » correspondant à l'initiation foliaire, lorsque les horizons de surface sont encore humectés, que l'azote de surface reste mobilisable, et que les nodules sont abondants.

La croissance radiale s'est arrêtée précocement en cours de saison sèche, avant la chute des feuilles. La chute des feuilles a commencé après les nouvelles pluies, elle serait donc indépendante de la sécheresse édaphique : en revanche, l'étroite « fenêtre » annuelle d'assimilation et de fixation de l'azote accentuerait la sénescence des feuilles en cours de saison sèche, et pourrait contribuer à leur abscission.



↑ **Photo 7** : Dispositif de comparaison de provenances de *Faidherbia albida* en pépinière. 800 plants de *F. albida* et d'*Eucalyptus camaldulensis* en pots, âgés de 4 mois. Les pots sont randomisés, et disposés en "tortue". Le paillage autour des tortues a été retiré pour la photo. L'opérateur mesure la consommation en eau par pesées à l'aide d'une balance électronique portable. INERA-Productions Forestières de Ouagadougou. Décembre 1995.

→ **Photo 8** : Détail d'un pot à faible surface évaporante et muni d'un couvercle conçu pour réduire au maximum les pertes d'eau par évaporation du sol, et augmenter la précision sur la mesure de la transpiration du plant de *Faidherbia albida*. INERA-Productions Forestières de Ouagadougou. Février 1996.



← **Photo 9** : Récolte d'un plant de *Faidherbia albida* (Provenance Gihanga, Burundi). Parties aériennes, racinaires, racines fines (triées dans le sol). Au centre on peut voir les nodules. Le crayon fait 16 cm. INERA-Productions Forestières de Ouagadougou. Février 1996.

4. PARTIE II : DIVERSITE GENETIQUE DE LA CROISSANCE INITIALE, DE L'EFFICIENCE D'UTILISATION DE L'EAU ET DE LA NUTRITION AZOTEE AU STADE JUVENILE

Au stade juvénile, quand les racines n'ont pas encore atteint la nappe, la sécheresse édaphique pourrait fortement compromettre la survie des *Faidherbia*.

Dans les essais menés sur le terrain, *Faidherbia albida* montre une importante variabilité inter-provenances pour la croissance initiale (figure 2). Mais la survie des provenances à croissance rapide est critique dans les zones sèches (figure 3). Lambers et Poorter (1992) ont suggéré qu'il existait un antagonisme entre la vigueur et l'aptitude à résister aux conditions environnementales difficiles. Nous partons de l'hypothèse qu'il existe des stratégies d'utilisation de l'eau contrastées entre provenances de *Faidherbia albida*. Nous proposons quelques expérimentations en conditions semi-contrôlées pour identifier ces différences écophysiologiques entre provenances, et interpréter leurs effets sur la résistance à la sécheresse.

Les juvéniles étudiés étaient issus de provenances panafricaines, qui, d'après les résultats obtenus sur le terrain et en pépinière, montraient une croissance initiale et un taux de survie contrastés (Sneizko et Stewart 1989 ; Vandenbeldt 1992 ; Torrèkens et al 1992 ; Harmand et Njiti 1992 ; Billand et De Framond 1991 ; Marunda 1993).

Les plants ont été cultivés six mois en pot dans deux environnements très contrastés, à Nancy sous serre et à Ouagadougou en pépinière. Nous avons mesuré de nombreuses variables écophysiologiques, incluant l'efficacité d'utilisation de l'eau, W (rapport de la biomasse accumulée à l'eau consommée).

Nos objectifs étaient : (i) obtenir en pots une gamme de provenances à croissance initiale contrastée, et mesurer les effets Provenance, Environnement et Interaction ; (ii) tester la variabilité inter et intra-provenances d'un large éventail de variables écophysiologiques, dont l'allocation de matière par compartiment, la consommation d'eau, les échanges gazeux, W , Δ , et la fixation de l'azote ; (iii) décrire les relations unissant W à ces variables, et tester leur stabilité dans les différentes conditions expérimentales.

4.1 Approches méthodologiques

Les provenances utilisées et les caractéristiques de leur milieu d'origine sont présentées dans le tableau 6. Les caractéristiques de nos deux dispositifs expérimentaux de Nancy et Ouagadougou sont résumées dans le tableau 7. Il faut surtout retenir que le déficit de saturation de l'air était de l'ordre de trois fois supérieur à Ouaga qu'à Nancy, et que le substrat n'était favorable à la nodulation qu'à Ouaga.

-la première expérimentation (article 3) concernait sept provenances panafricaines, et s'est déroulée dans des conditions de croissance volontairement idéales, afin de lever au maximum les limitations (climatique, nutritive), et de laisser s'exprimer à plein la variabilité génétique. Cette expérimentation a été menée sous serre, en conditions climatiques tempérées, à Nancy-INRA, France.

-la seconde expérimentation (article 4) s'est déroulée dans des conditions aussi proches que possible de la réalité de terrain. Elle était à ciel ouvert, en pépinière, à l'INERA-Productions Forestières de Ouagadougou, Burkina Faso (Photos 7 et 8). Elle a porté sur trois des sept provenances précédentes, la plus vigoureuse (Bur : Gihanga, Burundi), la moins vigoureuse (BkF : Dossi, Burkina Faso), et une provenance intermédiaire (Nig : Matameye, Niger).

Les méthodes de mesure ont été décrites en détails dans les articles 3 et 4. En bref, elles consistaient à élever différentes provenances en pot, et à mesurer la transpiration par pesées successives. Un traitement « sec » a été

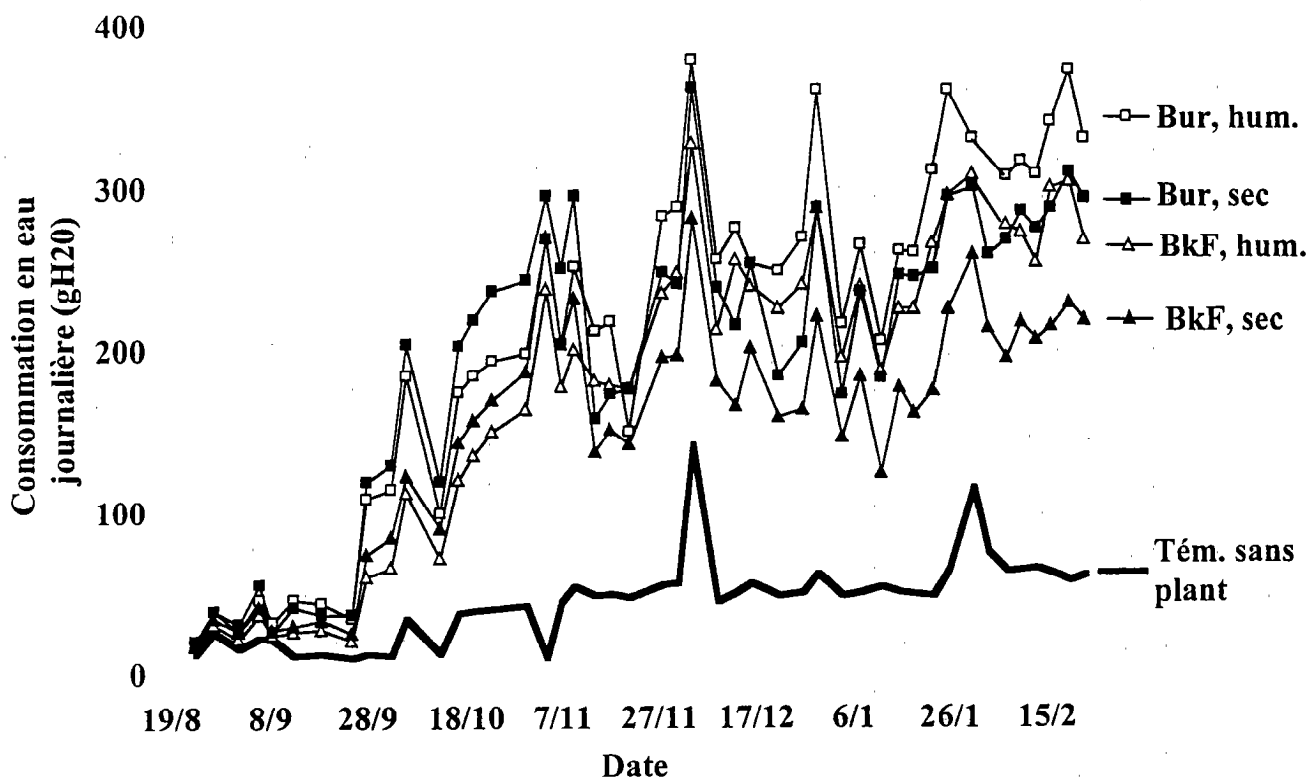


Figure 38 : Cinétique de l'évapotranspiration journalière de pots portant des juvéniles de *Faidherbia albida*, ou un sol nu (témoins).

Tous les plants appartiennent au traitement fertilisé. Bur (provenance Gihanga du Burundi, à croissance rapide). BkF (Provenance Dossi du Burkina Faso, croissance lente).

Symboles blancs = plants bien arrosés ; symboles noirs = plants du traitement sec.

Les pots avec plant consommaient nettement plus que les pots témoins, ce qui montre la validité de notre dispositif de mesure de la transpiration des plants (voir photo 8). Les plants secs consommaient moins, la contrainte hydrique imposée était donc effectivement ressentie. Les "accidents" d'évaporation dans les pots témoins s'expliqueraient soit par des aléas climatiques (nuages, vent), soit par des variations de délai entre deux pesées successives.

INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, 1995-1996.

Tableau 6 : Caractéristiques des provenances de *Faidherbia albida* (d'après Bastide et Diallo, 1996). a/ CIRAD-Forêt, Montpellier, France; b/ INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, Burkina Faso; c/ CNSF, Ouagadougou, Burkina Faso. Pour visualiser ces origines, voir carte de répartition (figure 1).

Nom/Pays	Source	Latit	Longit	Altit. (m)	Pluv (mm)
Gihanga (Gih)/Burundi	a	03°15 S	29°15 E	800	650
Mana-Pools (Man)/Zimbabwe	a	15°45 S	29°20 E	360	730
Matameye (Mat)/Niger	a	13°25 N	08°28 E	450	560
Kagnabon (Kag)/Sénégal	a	13°36 N	16°40 W	48	1000
Mora (Mor)/Cameroun	a	10°58 N	14°12 E	450	780
Dossi (Dos)/Burkina Faso	b	11°30 N	03°25 W	300	900
Kongoussi (Kon)/Burkina Faso	c	13°30 N	01°50 W	338	600

Tableau 7 : Comparaison des conditions d'élevage des jeunes plants de *Faidherbia albida* entre Nancy (France) et Ouagadougou (Burkina Faso).

	Nancy	Ouagadougou
Emplacement	Serre	Pépinière
Durée	6 mois (Avril à Septembre 1994)	6 mois (Sept. à Février 1995-96)
Climat (au moment des mesures d'échanges gazeux)	PPFD : $1020 \pm 90 \text{ mmol mol}^{-1}$ T : $29 \pm 3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ n : $24 \pm 5 \text{ mmol mol}^{-1}$ Ca : $358 \pm 9 \text{ mmol mol}^{-1}$	PPFD : $1459 \pm 192 \text{ mmol mol}^{-1}$ T : $43 \pm 1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ n : $71,5 \pm 5 \text{ mmol mol}^{-1}$ Ca : $374 \pm 5 \text{ mmol mol}^{-1}$
Pots et Substrat	-Pot tronconique, 5 L -Mélange tourbe-sable (1:1) -Fertilisation optimale, Nutricote (NPK, 13/10/10) -pH acide	-Pot cylindrique, 6 L -Sable -Pas de fertilisation du traitement témoin -pH neutre
Inoculation	- <i>Bradyrhizobium</i> (ORS 136, ORSTOM-Dakar)	- <i>Bradyrhizobium</i> (ORS 136, ORSTOM-Dakar)
Facteurs contrôlés	-Provenance -Disponibilité en eau	-Provenance -Disponibilité en eau -Fertilisation par phosphates naturels (KRP)
Provenances testées	Burundi (Gihanga, Gih) Niger (Matameye, Mat) Burkina Faso 1 (Dossi, Dos) Cameroun (Mora, Mor) Sénégal (Kagnabon, Kag) Zimbabwe (Mana Pools, Man) Burkina Faso 2 (Kongoussi, Kon)	Burundi (Gihanga, Bur) Niger (Matameye, Nig) Burkina Faso 1 (Dossi, BkF)
Sécheresse	-2 derniers mois -Contenu en eau du sol : témoins : $0,25 \text{ g}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ g}_{\text{sol}}^{-1}$ secs : $0,15 \text{ g}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ g}_{\text{sol}}^{-1}$	-3 derniers mois -Contenu en eau du sol : témoins : $0,11 \text{ g}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ g}_{\text{sol}}^{-1}$ secs : $0,09 \text{ g}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ g}_{\text{sol}}^{-1}$
Principales caractéristiques écophysologiques étudiées	-Croissance -Consommation en eau -Echanges gazeux -Efficience de l'eau -Discrimination isotopique du carbone (D^{13}C)	-Croissance -Consommation en eau -Echanges gazeux -Efficience de l'eau -Discrimination isotopique du carbone (D^{13}C) -Concentration en N -Nodulation -Abondance naturelle en ^{15}N (d^{15}N) et fixation de l'N

appliqué en abaissant modérément le contenu en eau du sol de référence durant les derniers mois de l'expérimentation, et en le maintenant à ce niveau. Les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées en fin d'expérience. Les analyses isotopiques ont été faites sur un échantillon de la matière sèche totale.

Un dispositif particulier a été consacré à la maîtrise de l'évaporation du sol en conditions de fort déficit de saturation de l'air (VPD) à Ouagadougou. Au cours d'expérimentations préliminaires sur les plants élevés dans des seaux de 17 litres nous avons observé que l'évaporation du sol correspondait au minimum à 50 % de la consommation en eau totale, rendant la mesure de transpiration trop imprécise. Le sol des ces seaux avait pourtant été couvert de diverses façons, sans succès. Dans l'essai définitif, nous avons construit des pots cylindriques, présentant une faible surface évaporante, et couverts d'un capuchon destiné à augmenter la résistance de couche limite au-dessus du sol (Photo 8). Les pots ont été disposés en "tortue" pour réduire l'insolation latérale, et ceints d'un paillage. Ils ont été randomisés, et redistribués à chaque arrosage (Photo 7). Compte-tenu de la forte transpiration journalière des plants, qui était susceptible de les amener rapidement en situation de stress hydrique, les arrosages ont été adaptés à chaque plant, par apports quotidiens de doses ajustées à leur consommation courante (code de couleurs sur l'ensemble de l'expérience), et pesés tous les trois jours pour ajustement à leur humidité de consigne et calcul de la consommation. Des pots sans plante permettaient d'estimer l'évaporation du sol. Sur six mois de mesures, la consommation des plantes fut environ quatre fois plus élevée que l'évaporation du sol (figure 38), ce qui est d'une précision acceptable.

Pour l'estimation du pourcentage d'azote fixé intervient la question de la nature des organes à échantillonner. Il est souvent recommandé, lorsque c'est possible, d'effectuer les mesures sur la plante entière. En effet, des différences entre compartiments peuvent conduire à des estimations biaisées. Gueye et al (1997) n'ont pas rapporté de différences de pourcentage d'azote fixé (%Ndfa) entre feuilles, tiges et racines chez des provenances de *Faidherbia albida* ; ceci suggérerait que les feuilles pouvaient donner une bonne estimation de la valeur générale de la plante, ce qui est rassurant pour les mesures en conditions naturelles. Cependant, la quantité d'azote était importante dans les racines. Ignorer les racines les aurait conduit à sous-estimer l'azote fixé de 50 %. Des conclusions similaires ont été rapportées par Sanginga et al (1992) et Ndoye et al (1995). Pour les *faidherbias* en pépinière, nous avons donc réalisé la mesure de %N et de %Ndfa sur la plante entière.

4.2 Résultats et discussion

Nos essais en pot ont montré une variabilité importante chez *Faidherbia albida*, non seulement pour la croissance initiale, mais aussi pour l'ensemble des caractères écophysologiques testés. Il faut souligner d'entrée que la variabilité intra-provenances était très souvent supérieure ou égale (valeurs élevées de $1-r^2$) à la variabilité inter-provenances. Une analyse de variance de ces caractères est présentée :

- dans le tableau 8 pour Nancy
- dans le tableau 9 pour Ouaga
- dans le tableau 10 pour le regroupement de ces expériences, destiné à mettre en valeur les interactions *Génotype x Environnement*. Le facteur *Environnement* regroupe donc l'ensemble des différences expérimentales entre Nancy et Ouaga (climat, sol, pot, etc., voir tableau 7). Pour cette analyse, nous avons étudié les provenances communes aux deux sites (les graines étaient issues du même lot) et le traitement « ☐ bien irrigué et fertilisé ☐ ». Nous n'avons pas étudié le facteur *Disponibilité en eau du sol*, car on ne peut affirmer que la contrainte ait été équivalente entre les deux sites. Les facteurs contrôlés étaient donc « ☐ Provenance ☐ » (Bur, Nig, BkF), et « ☐ Environnement ☐ » (Nancy, Ouaga).

a Variables	Abréviations	Effet Provenance	Effet Sécheresse		Interactions P * S	CV %	r ²	Max/Min (Témoins)
			Tém.	Sec.				
Biomasse totale	TDM (g)	***	52.51	*** 43.86	n.s.	31.07	0.61	2.77
Surface foliaire totale	TLA (m ²)	***	0.209	*** 0.160	n.s.	33.22	0.48	2.09
Consommation en eau totale	TWU (kg)	***	12.19	*** 10.03	n.s.	27.35	0.54	2.24
Consommation en eau totale (cor)	TWU _{cor}	***	11.33	*** 9.17	n.s.	29.64	0.54	2.39
Efficacité d'utilisation de l'eau	W (gDM kgH ₂ O ⁻¹)	***	4.18	n.s. 4.24	n.s.	11.72	0.50	1.36
Efficacité d'utilisation de l'eau (cor)	W _{cor} (gDM kgH ₂ O ⁻¹)	***	4.54	n.s. 4.73	n.s.	11.84	0.39	1.29
Discrimination isotopique du carbone	Δ (‰)	***	21.34	*** 20.87	n.s.	2.90	0.31	1.05
Rapport racines:biomasse totale	RMR	**	0.387	* 0.421	n.s.	20.27	0.22	1.50
Rapport feuilles:biomasse totale	LMR	***	0.267	n.s. 0.272	n.s.	17.65	0.45	1.62
Biomasse racinaire	RDM (g)	***	20.45	** 18.04	n.s.	32.14	0.63	3.68
Biomasse foliaire	LDM (g)	***	13.09	** 11.16	n.s.	30.46	0.40	1.74
Biomasse des tiges	SDM (g)	***	18.98	*** 14.66	n.s.	43.33	0.56	3.16
Hauteur	H (cm)	***	92.11	** 84.37	n.s.	17.34	0.56	1.69
Diamètre au collet	DIA (mm)	***	9.89	*** 8.39	n.s.	19.19	0.49	1.60
Surface foliaire spécifique	SLA (m ² kg ⁻¹)	***	15.78	*** 14.44	n.s.	13.65	0.29	1.33
Concentration en carbone	k (%)	n.s.	42.47	n.s. 42.34	n.s.	2.56	0.09	1.01

b Variables	Abréviations	Effet Provenance	Effet Sécher.		Effet Lumière		P*S	P*L	S*L	P*S*L	CV %	r ²	Amplitude (Témoins, Lum. F.)
			Tém.	Sec	Forte	Basse							
Conductance stomatique à H ₂ O	g (mmol m ⁻² s ⁻¹)	**	530.45	*** 385.49	543.19	*** 388.32	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	33.11	0.49	1.60
Assimilation nette de CO ₂	A (μmol m ⁻² s ⁻¹)	***	15.70	*** 13.56	16.15	*** 13.38	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	24.14	0.43	1.65
Efficacité intrins. d'util. eau	A/g (μmol mol ⁻¹)	n.s.	32.82	** 37.27	33.06	* 36.65	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	22.79	0.27	1.36

Tableau 8 : Analyse de variance pour l'expérimentation de Nancy. Mesures en serre ; 7 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol ; âge = 6 mois.

a/ Variables intégrées. Indice "cor" : 860 g retirés aux moyennes de consommation en eau, correspondant à l'évaporation maximale du sol estimée. N = 7-10 répétitions.

b/ Echanges gazeux. 7 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol x deux niveaux de lumière (fort et faible). N = 3-8 répétitions par traitement. Une répétition = moyenne de 2-4 mesures par plant.

SAS, ANOVA + test de Bonferroni, α = 0,05. CV = coefficient de variation. Niveaux de signification : *** : p < 0,001 ; ** : p < 0,01 ; * : p < 0,05 ; n.s. : non significatif. INRA-Nancy, sous serre. Été 1994.

		Effet Provenance			Effet Fertilisation (F)		Effet Sécheresse		P*F	P*S	F*S	P*F*S	CV %	t _{crit}
		Bur	Nig	BkF	P0	P100	Sec	Tém.						
<i>Diamètre</i> mm	DIA	69 11.93 A	69 11.49 AB	74 10.85 B	108 11.32 A	104 11.50 A	104 10.69 B	108 12.10 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	21.75	0.88
<i>Hauteur</i> cm	H	69 79.21 A	69 70.16 B	74 56.28 C	108 68.06 A	104 68.48 A	104 67.13 A	108 69.36 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	19.74	0.63
<i>Biomasse foliaire</i> g	LDM	69 4.330 A	69 3.978 B	74 2.776 B	108 3.245 A	104 3.455 A	104 3.037 B	108 3.647 A	n.s.	n.s.	*	n.s.	40.95	0.72
<i>Surface foliaire totale</i> m ²	TLA	69 0.0413 A	69 0.0227 B	74 0.0202 B	108 0.0279 A	104 0.0278 A	104 0.0254 B	108 0.0302 A	*	n.s.	**	*	40.04	0.51
<i>Biomasse totale</i> g	TDM	69 37.94 A	69 36.52 A	74 30.19 B	108 33.27 B	104 36.34 A	104 32.30 B	108 36.20 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	27.83	0.82
<i>Transpiration totale</i> kg	Tt	69 27.62 A	69 22.97 B	74 20.98 B	108 23.18 B	104 24.42 A	104 21.33 B	108 26.16 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	25.37	0.69
<i>Rapport surf. fol.:biom. totale</i> m ² kg ⁻¹	LAR	69 1.104 A	69 0.613 B	74 0.670 B	108 0.832 A	104 0.752 A	104 0.754 B	108 0.830 A	***	*	***	**	29.75	0.45
<i>Rapport racinaire:caulinaire</i>	R:S	69 1.264 B	69 1.546 A	74 1.549 A	108 1.483 A	104 1.427 A	104 1.668 A	108 1.250 B	n.s.	n.s.	*	n.s.	36.96	0.78
<i>Longueur racinaire spécifique</i> cm kg ⁻¹	SRL	69 5.776 B	69 6.388 AB	74 7.211 A	108 6.290 A	104 6.670 A	104 6.880 A	108 6.372 A	**	n.s.	n.s.	n.s.	54.02	0.90
<i>Rapport racines:surface foliaire</i> kg ⁻¹ m ²	RLA	69 0.542 B	69 1.733 A	74 1.117 AB	108 0.948 A	104 1.320 A	104 1.358 A	108 0.911 A	*	*	*	n.s.	180.86	0.84
<i>Taux de transpiration</i> kg m ⁻² d ⁻¹	Tr	68 6.935 B	61 9.472 A	69 9.373 A	101 8.563 A	97 8.570 A	97 8.299 A	101 8.823 A	n.s.	n.s.	*	*	39.94	0.80
<i>Conductance stomatique à H₀</i> mmol m ⁻² s ⁻¹	g	70 322.98 B	77 298.33 B	71 378.87 A	113 331.48 A	105 333.55 A	106 306.41 B	112 357.15 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	39.24	0.87
<i>Assimilation nette</i> μmol m ⁻² s ⁻¹	A	70 12.78 AB	77 11.65 B	71 13.92 A	113 12.79 A	105 12.71 A	106 12.78 A	112 12.73 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	34.49	0.93
<i>Effic. intrins. util. eau</i> μmol _{CO2} mol _{H2O} ⁻¹	A/g	70 41.63 A	77 40.62 AB	71 38.02 B	113 40.21 A	105 39.98 A	106 43.78 A	112 36.62 B	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	17.99	0.75
<i>Efficience de transpiration</i> kg _{H2O} kg _{CO2} ⁻¹	W	69 1.390 B	69 1.618 A	74 1.463 B	108 1.464 A	104 1.516 A	104 1.582 A	108 1.401 B	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	17.90	0.77
<i>Discrim. isotopique du carbone</i> ‰	Δ	40 18.79 B	40 19.02 AB	39 19.19 A	59 19.13 A	60 18.87 B	59 18.76 B	60 19.24 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	2.53	0.66
<i>Nombre total de nodules</i>	TNN	69 58.04 A	69 17.74 B	74 22.00 B	108 29.32 B	104 35.48 A	104 25.58 B	108 38.86 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	99.13	0.68
<i>Masse sèche des nodules</i> g	NDM	68 0.298 A	69 0.211 B	74 0.217 B	107 0.220 A	104 0.263 A	104 0.184 B	107 0.297 A	n.s.	n.s.	n.s.	**	104.36	0.86
<i>abondance naturelle du ¹⁵N</i> ‰	δ ¹⁵ N	40 2.401 B	40 3.730 A	39 4.117 A	59 3.975 A	60 2.855 B	59 3.249 A	60 3.569 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	42.10	0.65
<i>Azote dérivé de l'air (%)</i> %	%Ndfa	40 A	40 B	39 B	59 B	60 A	59 A	60 A	n.s.	n.s.	*	n.s.	155.79	0.60
<i>Concentr. en azote de la plante (%)</i> %	%N	40 1.184 A	40 1.197 A	39 1.224 A	59 1.227 A	60 1.177 A	59 1.253 A	60 1.151 B	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	15.35	0.85
<i>Azote total de la plante</i> g	Nt	40 0.445 A	40 0.417 AB	39 0.371 B	59 0.392 B	60 0.431 A	59 0.422 A	60 0.400 A	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	26.87	0.87

Tableau 9 : Analyse de variance pour l'expérimentation de Ouagadougou.

Mesures en pépinière. 3 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol x 2 niveaux de fertilité en P ; âge = 6 mois.
 CV = coefficient de variation. Niveaux de signification : *** : p < 0,001 ; ** : p < 0,01 ; * : p < 0,05 ; n.s. : non significatif.
 N = 14-20 répétitions par traitement pour les variables de croissance et d'échanges gazeux,
 et 9-10 répétitions pour les variables isotopiques , et %N

Site Provenance		Effet Provenance			Prov max /Prov min	Effet Site		Nancy/Ouaga			Non/Oua (3 Prov)	P-S	CV %	t2
		Bur	Nig	BkF		Nancy	Ouaga	Bur	Nig	BkF				
Diamètre	DIA	12.49 1.50 A	11.62 2.24 AB	10.69 2.98 B	1.17	10.29 1.91 B	12.15 2.50 A	1	0.85	0.75	0.85	n.s.	19.19	0.25
Biomasse Foliaire	LDM	9.07 6.11 A	7.70 6.04 A	6.11 4.19 B	1.49	14.10 4.01 A	3.97 1.44 B	3.37	4.12	3.19	3.55	**	29.02	0.85
Biomasse des Racines	RDM	28.61 12.30 A	19.58 5.00 B	15.85 5.31 B	1.80	22.92 13.29 A	19.41 3.85 B	2.01	0.95	0.74	1.18	***	26.55	0.67
Biomasse Totale	TDM	57.41 22.38 A	45.24 14.77 B	33.73 9.05 C	1.70	56.56 22.89 A	37.71 10.18 B	1.99	1.52	1.04	1.50	***	22.50	0.72
Surface Foliaire Spécifique	SLA	12.57 4.86 A	10.58 3.67 B	11.02 3.36 B	1.19	16.00 2.93 A	8.78 1.10 B	2.03	1.85	1.66	1.82	***	14.18	0.85
Surface Foliaire	TLA	0.142 0.140 A	0.095 0.101 B	0.074 0.074 B	1.91	0.228 0.086 A	0.033 0.015 B	6.42	8.97	6.13	6.97	***	35.07	0.90
Rapport Racinaire:Caulinaire	R:S	1.010 0.268 A	0.957 0.160 A	0.970 0.369 A	1.06	0.688 0.276 B	1.129 0.334 A	1.01	0.43	0.55	0.61	***	29.93	0.44
Rapport Surf. Fol:Biom. Tot.	LAR	2.06 1.30 B	1.80 1.64 B	2.19 2.00 A	1.22	4.18 0.90 A	0.87 0.32 B	3.14	5.98	5.74	4.82	***	24.77	0.92
Consommation d'Eau Totale	TWU	26131 8918 A	20924 7670 B	19275 9015 B	1.36	13114 3921 B	26520 7056 A	0.49	0.56	0.43	0.49	n.s.	24.97	0.65
Transpiration Foliaire	E	24.83 12.98 A	23.96 8.42 A	28.14 12.32 A	1.17	15.34 4.53 B	27.89 11.02 A	0.41	0.69	0.56	0.55	n.s.	40.00	0.24
Conduct. Stomat. pour H ₂ O	g _m	381 146 A	380 161 A	438 191 A	1.15	572 153 A	360 144 B	1.18	2.04	1.57	1.59	n.s.	35.37	0.34
Assimilation Nette	A	12.56 2.99 A	12.64 4.32 A	13.90 5.09 A	1.11	14.95 4.10 A	12.58 4.16 A	0.87	1.60	1.12	1.19	*	30.65	0.18
Efficience de l'Eau Instant.	A/E	593 242 A	577 291 A	532 205 A	1.12	999 237 A	468 104 B	1.99	2.36	2.05	2.13	n.s.	23.79	0.12
Efficience de l'Eau Intrins.	A/g	35.04 8.39 A	34.90 7.62 A	32.88 6.57 A	1.07	26.32 3.87 B	36.10 6.93 A	0.69	0.76	0.73	0.73	n.s.	19.31	0.28
Efficience de l'Eau Intégrée	W	2.49 1.67 A	2.52 1.36 A	2.15 1.07 B	1.18	4.12 0.64 A	1.45 0.25 B	3.55	2.76	2.47	2.85	***	12.66	0.44
Discrimin. Isotop. du Carb.	Δ ¹³ C	19.76 1.20 B	20.31 1.27 A	20.40 1.40 A	1.03	21.41 0.73 A	19.14 0.51 B	1.12	1.11	1.13	1.12	n.s.	3.00	0.40

Tableau 10 : Interactions *Génotype x Environnement* pour trois provenances de *Faidherbia albida* dans deux sites expérimentaux.

Analyse de variance (SAS, ANOVA + test de Bonferroni, $\alpha = 0,05$) de variables écophysologiques mesurées sur trois provenances de *Faidherbia albida*, après six mois de croissance dans deux sites. Effet Provenance (Bur (Gihanga, Burundi), Nig (Matameye, Niger), et BkF (Dossi, Burkina Faso)) et effet Site (Nancy et Ouagadougou).

CV = coefficient de variation. (1-t2) : variabilité intra-traitement + erreur. Niveaux de signification : *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; n.s. : non significatif.

N_{Ouagadougou} = 14 - 20 répétitions par traitement pour les variables de croissance et les échanges gazeux, et 9-10 répétitions pour les variables isotopiques et les teneurs en N et C.
N_{Nancy} = 7 - 10 répétitions par traitement pour les variables de croissance et les variables isotopiques et 3 - 8 répétitions pour les échanges gazeux.

Nous présenterons les effets principaux (*Provenance, Environnement, Disponibilité en eau du sol, Fertilisation par phosphates naturels*) et les interactions par groupes fonctionnels de variables.

4.2.1 Effet Provenance

4.2.1.1 Croissance et consommation en eau

Les provenances d'Afrique australe et orientale montraient une croissance initiale plus rapide que les provenances d'Afrique occidentale (figure 39a). L'amplitude de variation inter-provenances de la biomasse (amplitude calculée entre moyennes pour le traitement « bien irrigué ») était de 2,8 à Nancy. A Ouaga, l'amplitude de trois provenances pour la biomasse était de 1,3 (entre provenances du traitement « bien irrigué et fertilisé par phosphates naturels »). La consommation en eau (figure 39b) avait une amplitude de 2,2 à Nancy et de 1,3 à Ouaga. Le classement des provenances pour la surface foliaire était tout-à-fait cohérent avec celui pour la vigueur (figure 39c).

En résumé, le classement des trois provenances pour les variables croissance, hauteur, diamètre, biomasse totale, biomasse foliaire, biomasse des tiges, biomasse racinaire, surface foliaire et surface foliaire spécifique était le suivant :

$$\text{Bur} \geq \text{Nig} \geq \text{BkF}$$

Ces classements pour la vigueur initiale étaient très comparables aux résultats du terrain, ce qui confirme l'importance du déterminisme génétique de la croissance initiale, et conforte la pertinence de nos expérimentations en conditions semi-contrôlées.

Les variables de vigueur, hauteur, diamètre, biomasse des compartiments, biomasse totale, surface foliaire et consommation en eau étaient corrélées positivement entre elles dans les deux sites. Les provenances à croissance initiale rapide présentaient à la fois une biomasse foliaire plus importante, et une surface spécifique foliaire plus élevée. La surface foliaire (mesurée en fin d'expérience) expliquait très bien les différences de biomasse et de consommation en eau entre provenances (par exemple à Nancy, figure 40). On remarque sur cette figure que tous les traitements étaient alignés sur une même relation, ce qui signifie que l'efficacité de croissance (donnée par la pente) était assez similaire entre provenances, tout au moins calculée comme ici de façon intégrée.

La consommation en eau est certainement un caractère de tout premier ordre pour expliquer les faibles taux de survie de certaines provenances : en effet, les juvéniles de Faidherbia albida sont confrontés à des réservoirs hydriques de capacité limitée tant qu'ils n'ont pas atteint la nappe. La période de sécheresse sera vraisemblablement d'autant plus longue que le réservoir aura été épuisé rapidement. La consommation en eau est bien expliquée par la mise en place de la surface foliaire. Il serait donc très judicieux de prévoir des suivis de transpiration et de surface foliaire ou de LAI (leaf area index) dans les essais de terrain.

4.2.1.2 Allocation par compartiments

A Nancy et Ouaga, les provenances ont montré des stratégies d'allocation de matière par compartiments radicalement opposées. L'allocation vers les feuilles (LMR) et le rapport surface foliaire:biomasse totale (LAR) étaient corrélés négativement à la vigueur à Nancy (figure 41a), et positivement à Ouaga. D'après Poorter et Remkes (1990), une forte vigueur initiale (qui se traduit généralement par un taux de croissance plus élevé, RGR) s'explique souvent par une allocation supérieure vers les feuilles (LMR) avec une croissance foliaire plus

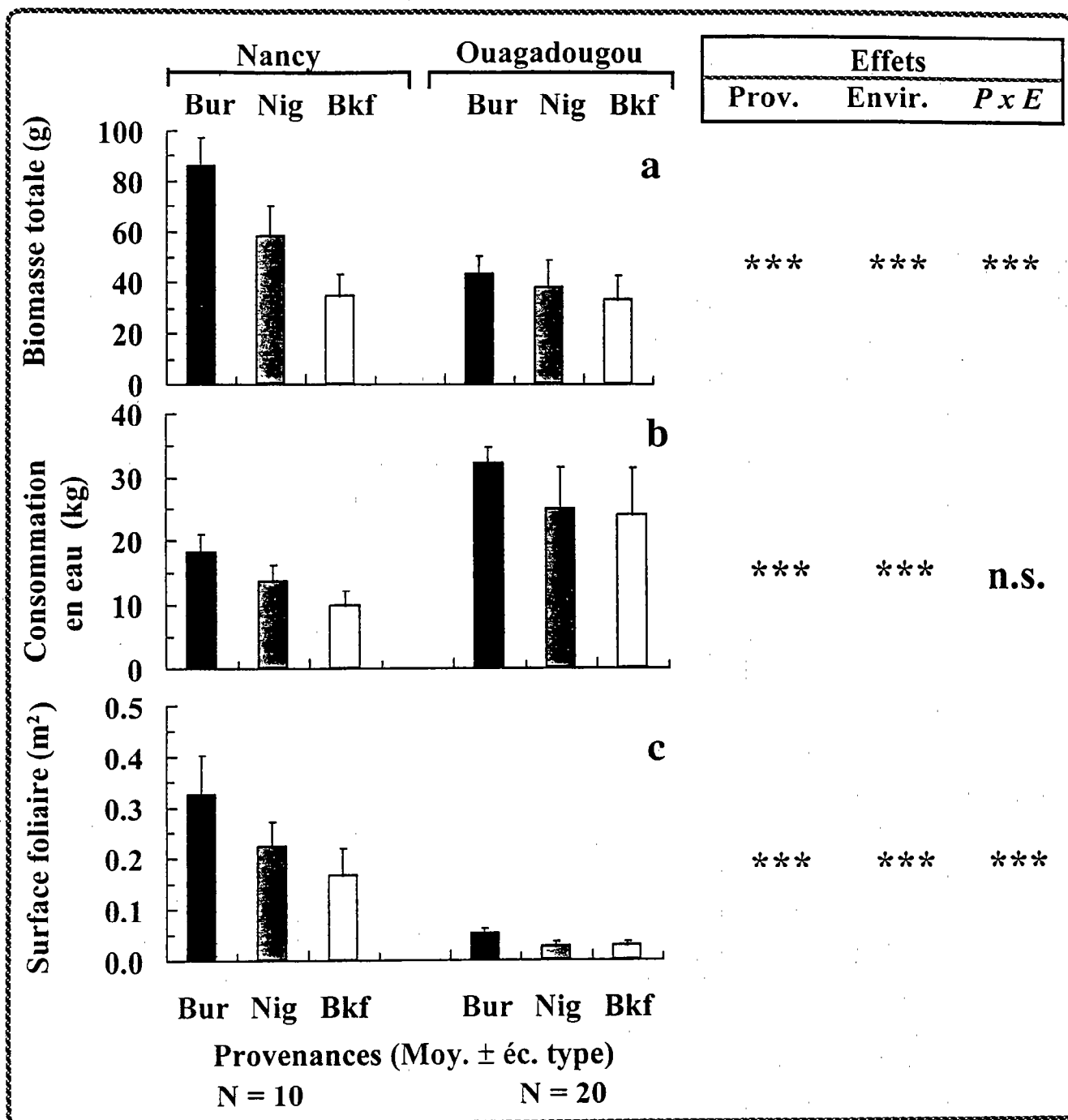


Figure 39 : Comparaison des performances de provenances de *Faidherbia albida* en pots, dans deux sites expérimentaux, INRA-Nancy, France & INERA-Productions Forestières-Ouagadougou, Burkina Faso.

a/ Croissance.

b/ Consommation en eau.

c/ Surface foliaire.

La provenance Burundi avait une croissance initiale plus rapide. Le classement pour la vigueur (biomasse, consommation) était comparable dans les deux sites. Mais les différences entre provenances étaient beaucoup moins marquées dans le site à forte contrainte (Ouaga). La forte consommation en eau est le premier critère pouvant expliquer la moindre résistance à la sécheresse des provenances vigoureuses. A Ouaga, la consommation en eau était forte malgré la faible surface foliaire, à cause du déficit de saturation de l'air élevé.

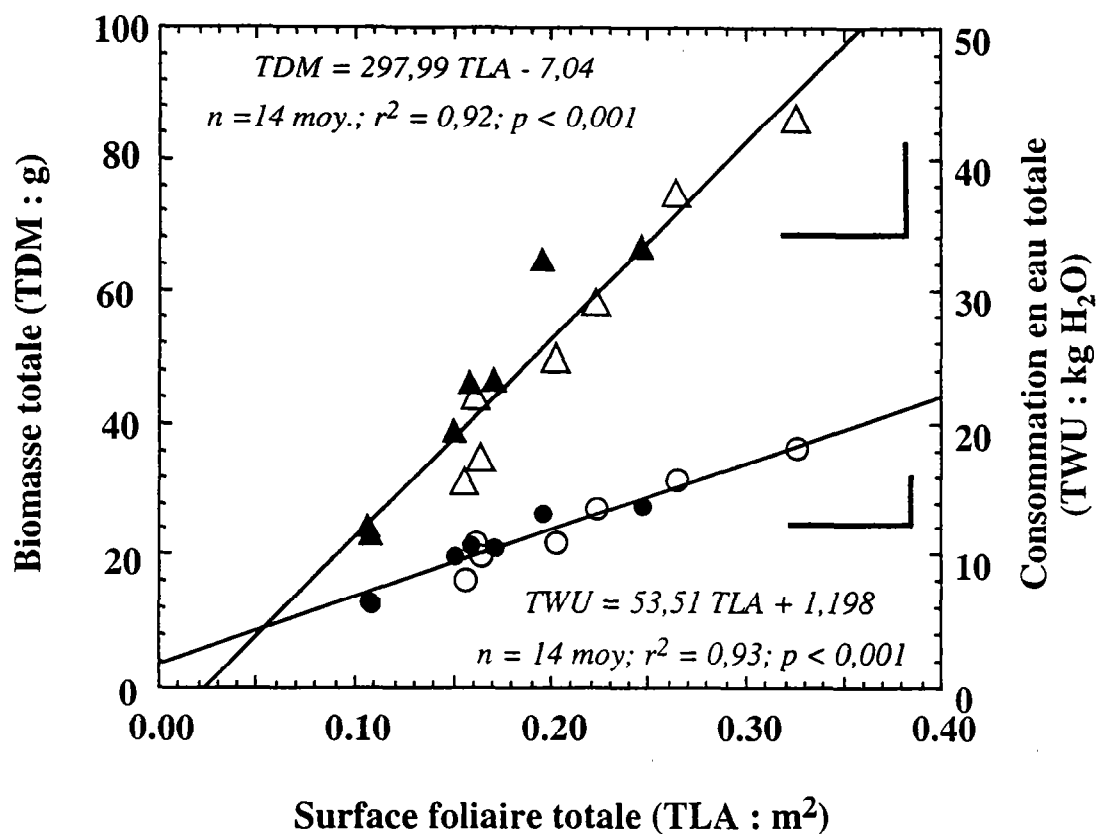


Figure 40 : Relation entre la surface foliaire, la biomasse totale et la consommation en eau de faidherbias juvéniles en pot.

Elevage en serre ; 7 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol ; âge = 6 mois.

TDM= triangles ; TWU = ronds ; bien irrigués : symboles blancs ; secs : symboles noirs.

La surface foliaire apparaît comme un déterminant majeur de la vigueur et de la transpiration, tout au moins dans ces conditions expérimentales où le stress hydrique était modéré. Les relations étaient semblables pour les deux traitements hydriques.

Un point = moyenne de 7-10 répétitions. Les barres représentent l'écart-type moyen.

INRA-Nancy. Été 1994.

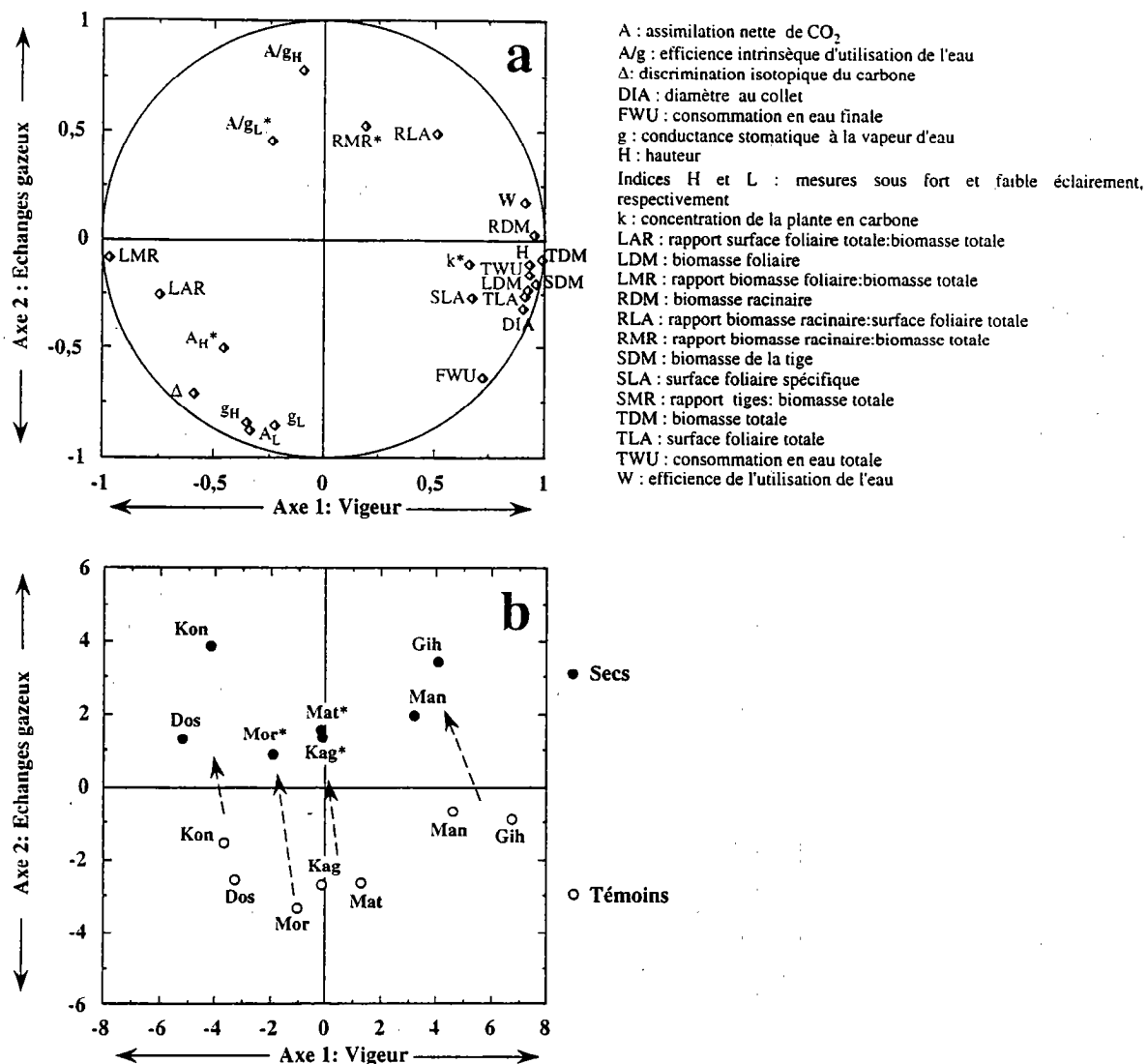


Figure 41 : Analyse en Composantes Principales de l'expérimentation de comparaison de provenances de *Faidherbia albida* à Nancy.

Elevage en serre ; 7 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol ; âge = 6 mois ; bien irrigués : symboles blancs ; secs : symboles noirs.

a/ Distribution de 23 variables de croissance et d'échanges gazeux.

b/ Distribution de 7 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol. Pour la liste des provenances, voir tableau 5.

75 % de la variabilité est expliquée par le Plan Principal (axes 1 et 2). Les composantes principales de la variabilité totale sont la vigueur (axe 1) et les échanges gazeux (axe 2). Ces deux groupes de variables ne sont pas corrélés entre eux. Les flèches indiquent l'effet de la sécheresse, soit une diminution de la vigueur et des échanges gazeux, et une augmentation de A/g.

Un point = Moyenne de 7-10 répétitions. (*) Variables faiblement représentées (figure 38a: $\Sigma r^2 < 0,5$), ou individus faiblement représentés (Fig 38b: $\Sigma \cos^2 < 0,5$).

INRA-Nancy. Été 1994.

rapide, une surface spécifique plus élevée et donc un LAR plus élevé. C'est effectivement le scénario rencontré à Ouaga. Le résultat contradictoire que nous avons obtenu à Nancy dans la relation entre vigueur et LMR est assez surprenant. Les variations de la photosynthèse ne permettent pas d'expliquer ce trait. Par élimination, nous pourrions donc l'interpréter par des différences de pertes de carbone non-photosynthétique.

Le rapport racinaire:caulinaire (R:S) présentait une amplitude de l'ordre de 1,5 entre provenances à Nancy et de 1,2 à Ouaga. Les effets provenance étaient significatifs.

A Ouaga, nous avons obtenu une plus forte allocation vers les feuilles chez les provenances à croissance rapide, et une plus forte allocation racinaire chez les provenances à croissance lente. Ce dernier résultat confirme des résultats de terrain (Vandenbeldt, 1991). Il est très important pour expliquer les différences de résistance à la sécheresse. Les provenances peu vigoureuses auraient une meilleure efficacité hydraulique : les variables qui décrivent l'efficacité hydraulique, incluant les rapports racines:biomasse totale, racines:parties aériennes, racines:surface foliaire, longueur spécifique des racines montraient effectivement des valeurs supérieures. Toutefois, nous n'avons pas obtenu les mêmes résultats à Nancy, et il nous faut en relativiser la portée.

4.2.1.3 Échanges gazeux

La conductance stomatique et l'assimilation nette ont montré une amplitude de l'ordre de 1,6 à Nancy et de 1,2 à Ouaga. La provenance à croissance lente (Dossi, BkF) montrait des échanges plus importants. Un avantage en termes d'efficacité hydraulique contribue peut-être à expliquer pourquoi BkF présente une conductance stomatique supérieure.

Le classement des provenances pour A correspondait bien à celui pour g, indiquant que les différences de photosynthèse étaient pour grande partie d'origine diffusionnelle. Mais le regroupement des deux expériences indiquait l'absence de différences d'échanges gazeux entre provenances (grande variabilité intra-traitement).

Nous n'avons pas observé de corrélations entre les échanges gazeux et les variables de vigueur. Ce résultat ne conforte donc pas l'hypothèse selon laquelle les plantes à croissance foliaire rapide peuvent aussi montrer des conductances stomatiques plus élevées (Condon et Richards, 1993). L'illustration apparaît nettement dans l'analyse en composantes principales (ACP) de la figure 41, montrant deux axes principaux non corrélés, vigueur (axe 1) et échanges gazeux (axe 2). Ce type de résultat est fréquent dans la littérature, et pourrait s'expliquer par les changements d'échelle, par le fait que la conductance stomatique n'acquiert un rôle prépondérant qu'en situation de déficit hydrique, ou par l'effet des pertes de carbone.

Les échanges gazeux apparaissent donc peu prometteurs pour expliquer les différences de performance et de résistance à la sécheresse des provenances.

4.2.1.4 Efficacité d'utilisation de l'eau et discrimination isotopique du carbone, Δ

- Les différences d'A/g entre provenances étaient significatives à Ouaga, mais pas à Nancy, ni dans le regroupement des deux sites (figure 42a). Les différences de Δ étaient toujours significatives. La différence maximale de Δ à Nancy était de 1,1 ‰ pour sept provenances (0,72 ‰ pour trois). Cet écart est relativement important, et mérite donc d'être analysé en termes écologiques. A Ouaga, elle n'était plus que de 0,45 ‰.

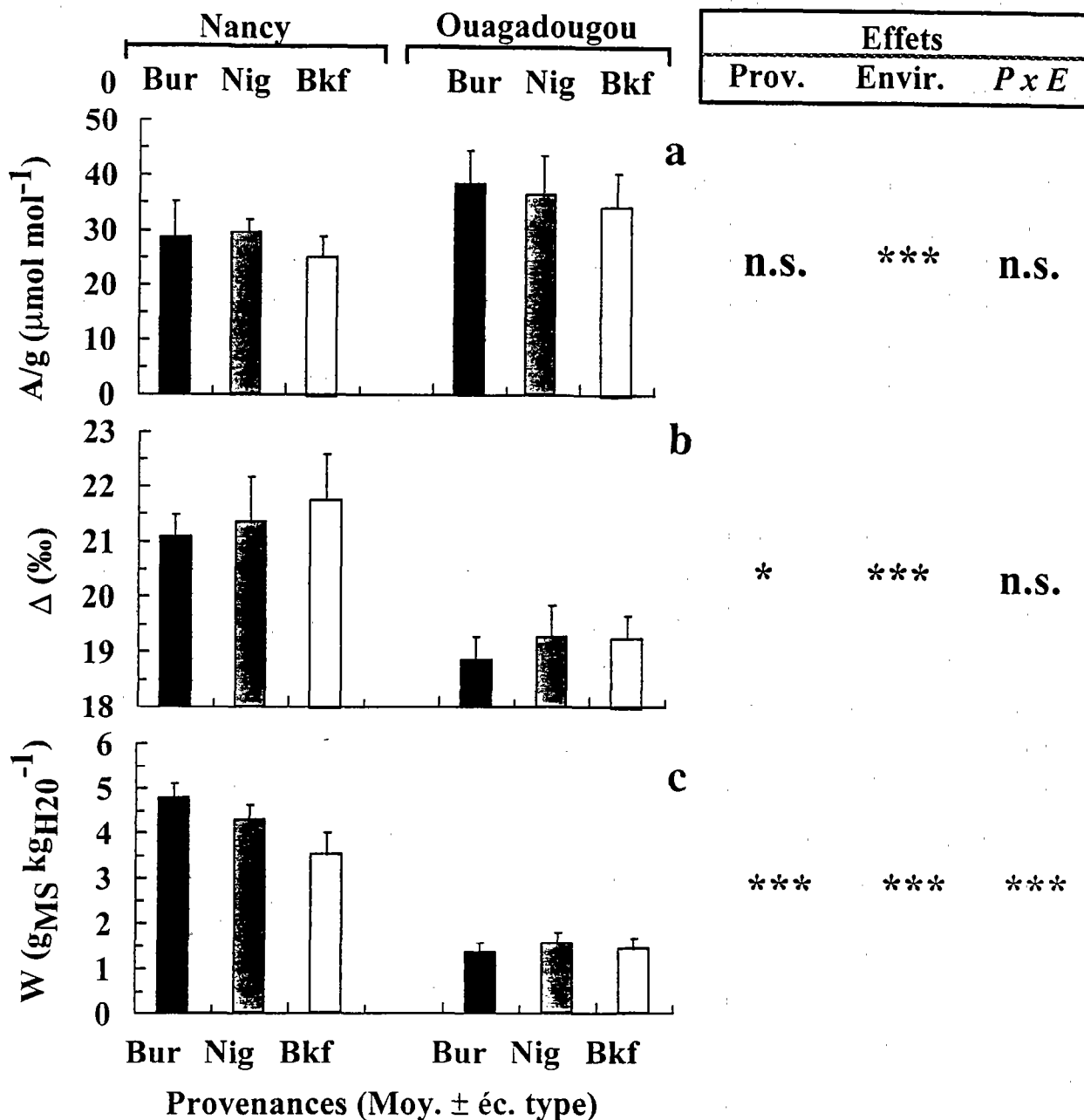


Figure 42 : Comparaison de A/g, Δ et W de provenances de *Faidherbia albida* en pots, dans deux sites expérimentaux, INRA-Nancy, France & INERA-Productions Forestières-Ouagadougou, Burkina Faso.

a/ Efficiéce intrinsèque d'utilisation de l'eau, A/g.

b/ Discrimination isotopique du carbone, Δ.

c/ Efficiéce intégrée d'utilisation de l'eau, W.

Les différences de A/g et de Δ sont faibles, mais les classements sont cohérents dans les deux sites. Les différences de W sont plus importantes, mais Bur présente la valeur de W la plus élevée dans le site de Nancy, et la plus faible dans le site de Ouaga.

Le classement des provenances pour l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, A/g , et pour la discrimination isotopique du carbone, Δ , était concordant entre les sites (figure 42b). Le classement des provenances pour A/g était contraire à celui pour Δ , conformément à la théorie. Cependant, face à des amplitudes de Δ et de A/g aussi faibles, on se doit de penser que les écarts entre provenances sont très ténus, et qu'elles fonctionnent à un C_i voisin.

- L'efficacité intégrée d'utilisation de l'eau (W : rapport biomasse totale:consommation en eau) a montré à Nancy une amplitude de 1,4 pour les sept provenances. A Ouaga pourtant, l'amplitude pour W était seulement de 1,15 (figure 42c). L'effet *Provenance* était toujours hautement significatif. On remarque surtout qu'à Nancy la provenance Burundi présentait la valeur de W la plus élevée, alors qu'elle était la plus faible à Ouaga. Cette interaction sera discutée plus loin.

- Corrélations entre W et croissance : Pour *Faidherbia albida* nous avons obtenu les résultats suivants :

- A Nancy, W était corrélé positivement aux variables de vigueur. Il n'existait pas dans ces conditions expérimentales d'antagonisme entre ces deux caractères. Cette particularité est rare et est très recherchée, notamment pour l'amélioration génétique des cultures des zones sèches (Condon et Richards, 1993 ; van den Boogard, 1996). En effet, c'est en général l'inverse qui est observé. Ehleringer (1993) considère qu'une forte vigueur initiale est souvent liée à une faible efficacité d'utilisation de l'eau, en particulier chez des plantes qui ont pour stratégie d'accomplir leur cycle rapidement, avant l'installation du stress hydrique. Par conséquent, W est généralement corrélé négativement à LAR , comme sur le tournesol (Virgona et al, 1990) et SLA , comme sur l'arachide (Nageswara et Wright, 1994 ; Wright et al, 1993). Nous avons effectivement obtenu une corrélation négative entre W et LAR , mais le fait le plus inattendu était que LAR fut corrélé négativement à la croissance (voir discussion plus haut).

- A Ouaga, W n'était pas corrélé aux variables de vigueur, ni à LAR .

- Dans les deux sites, W n'était pas corrélé à g .

Les classements pour W semblent très liés aux conditions expérimentales. La variabilité des relations entre W et les variables de vigueur, ou leurs descripteurs classiques (LMR , LAR , SLA) limite considérablement les potentialités de W comme critère sélection associé.

4.2.1.5 Nutrition azotée

Les variables de nutrition azotée n'ont été étudiées qu'à Ouaga.

Les provenances ont montré des différences importantes de nodulation, de $\delta^{15}N$ et de pourcentage d'azote fixé (%Ndfa) (figure 43). La méthode $\delta^{15}N$ (*Faidherbia* vs *Eucalyptus*) a donné des résultats acceptables en pots, excepté pour l'un des traitements (P0, sec), pour lequel $\delta^{15}N$ des eucalyptus apparaissait anormalement bas. Les pourcentages d'azote fixé (%Ndfa) estimés par $\delta^{15}N$ étaient de 9% pour Dossi (Burkina Faso), 13 % pour Matameye (Niger) et 45 % pour Gihanga (Burundi) dans le traitement optimal (fertilisé par P, témoin). Gueye et al (1997) ont rapporté une variabilité importante de %Ndfa entre sept provenances de *Faidherbia albida* (5 du Sénégal, et deux du Burkina Faso), élevées durant six mois en conteneurs et en serre : elle était comprise entre 0 et 38 %, voisine des 6-37 % rapportés par Sanginga et al, 1990b. Il est clair que tous ces chiffres ne doivent pas être comparés sans tenir compte des différences méthodologiques (matériel génétique hôte et souche microbienne, conditions environnementales, durée de croissance, etc.). En serre, Sanginga et al (1990a) ont trouvé une augmentation de %Ndfa dans le temps, avec 24 % à 12 semaines, 28 % à 24 semaines, et 45 % à 45 semaines, sur *faidherbias* d'origine non-précisée. Ndoye et al (1995) ont obtenu une valeur de 37 % après 5 mois, également sur des *faidherbias* d'origine non-précisée. Gueye et al (1997) ont obtenu un maximum de 38 % après 6 mois sur la provenance Kabrousse (Sénégal). Quand cette même provenance a été transplantée en champ sur un sable,

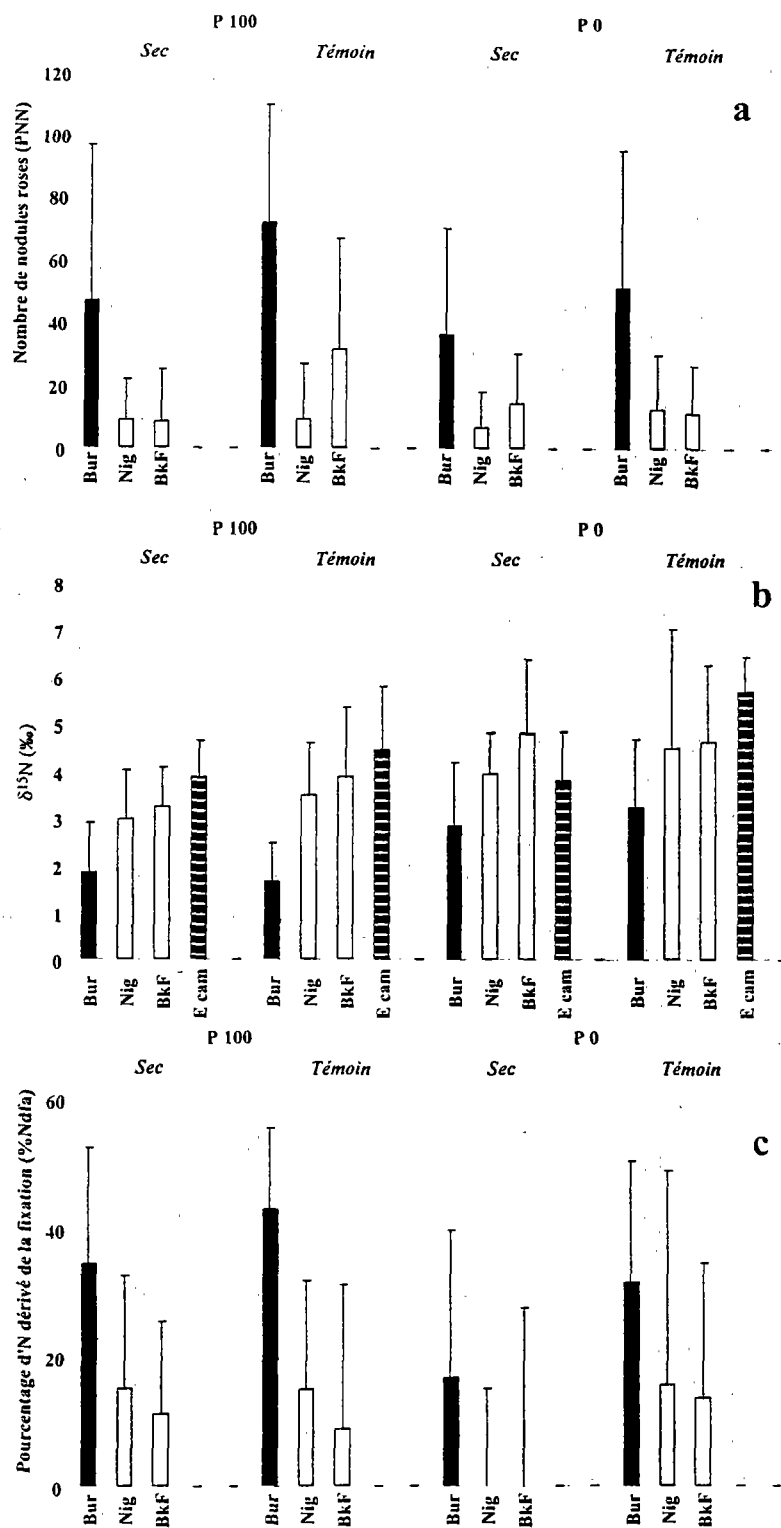


Figure 43: Fixation d'azote par des faidherbias juvéniles à Ouagadougou.

Pépinière ; 3 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol x 2 niveaux de fertilisation (P) ; âge = 6 mois. La plante de référence non-fixatrice est *Eucalyptus camaldulensis*, cultivée dans les mêmes conditions.

a/ Nombre de nodules roses.

b/ $\delta^{15}\text{N}$ de la plante.

c/ Pourcentage d'azote de la plante dérivé de la fixation.

La fixation d'azote est plus forte pour Burundi, la provenance la plus vigoureuse. $\delta^{15}\text{N}$ d'*Eucalyptus* est faible dans le traitement sec & non-fertilisé, et ne permet pas d'estimer %Ndfa des faidherbias du Niger et du Burkina Faso. Les valeurs négatives ont été considérées comme égales à 0.

Un point = moyenne de 14-20 répétitions par traitement pour PNN, ou 9-10 répétitions par traitement pour $\delta^{15}\text{N}$ et %Ndfa.

Barres d'erreur = SE. Niveaux de signification : *** : $p < 0,001$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$; n.s. : non significatif.

INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, 1995-1996.

%Ndfa est resté stable entre 3 et 15 mois de croissance à la valeur record de 55 %, tandis que la quantité totale d'azote fixé augmentait. Les auteurs ont souligné l'intérêt de prolonger ce type d'expérience.

En définitive, nous pensons que la méthode $\delta^{15}\text{N}$ choisie ici est pertinente, et qu'elle confirme bien les résultats de ces auteurs, obtenus par la méthode de la dilution.

Les provenances les plus vigoureuses étaient mieux nodulées. Ceci confirmait d'autres travaux sur la nodulation de provenances panafricaines de *Faidherbia albida* (Sneizko, 1987). Ces provenances avaient une plus grande biomasse foliaire, assimilaient et fixaient davantage d'azote, mais leur concentration en azote était moindre. Outre de probables différences génétiques pour l'efficacité de la fixation, nous pensons que la disponibilité en azote était plus limitante pour ces provenances à croissance rapide, et que cela a pu stimuler leur fixation. A n'était pas corrélé au pourcentage d'azote mesuré ici sur la plante totale, il serait judicieux de mesurer cette valeur pour les feuilles.

Il apparaît que les provenances vigoureuses présentaient une surface foliaire plus importante et assimilaient davantage d'azote (absorption + fixation). Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse de besoins en azote accrus chez des provenances à fort développement foliaire. Ces mêmes provenances seraient par ailleurs moins résistantes à la sécheresse. Sélectionner directement sur le critère de la quantité totale d'azote fixé nous paraît donc assez risqué pour une essence destinée aux zones sèches.

4.2.2 Effet Environnement

4.2.2.1 Croissance initiale

La croissance était supérieure à Nancy, sauf pour le diamètre. Nous en déduisons que les conditions environnementales étaient moins contraignantes à Nancy. Nous pensons que le fort VPD et la moindre fertilité du substrat à Ouaga sont de nature à expliquer les moindres performances des plants dans ce site.

On remarquera surtout que les variables foliaires ont été très affectées à Ouaga, d'un facteur 3,6 pour la biomasse foliaire, 1,8 pour la surface foliaire spécifique et en définitive presque 7 pour la surface foliaire totale. La biomasse totale n'a pas été diminuée en proportions de la surface foliaire, le facteur n'étant que de 1,5. L'efficacité de croissance (rapport croissance:biomasse foliaire) était donc supérieure à Ouaga : il faut rappeler que le rayonnement y était beaucoup plus important, en intensité et en valeur cumulée.

4.2.2.2 Échanges gazeux et consommation en eau

A Ouaga, la consommation totale et la transpiration foliaire, E, étaient doubles de celles de Nancy. A l'opposé, la conductance stomatique, g, était 1,6 fois inférieure à Ouaga. D'après les modèles climatiques de prévision de la conductance stomatique (Jarvis, 1976), On pourrait expliquer cette tendance par des effets VPD ou température, en gardant à l'esprit que g est aussi le résultat d'une acclimatation des plants.

Il est remarquable que les plants de *Faidherbia albida* aient montré une sensibilité stomatique au VPD aussi faible. En effet, la plupart des espèces tempérées ou tropicales humides ont les stomates entièrement fermés à partir de 20-30 hPa, alors que la valeur de Ouaga était de 70 hPa.

A était supérieur (presque de manière significative, $p = 0,08$) à Nancy. Ceci serait à mettre en relation pour le moins avec la conductance stomatique, g, plus forte à Nancy, et la meilleure fertilité du substrat.

4.2.2.3 Efficience d'utilisation de l'eau et Δ

A/g était supérieur à Ouaga (d'un facteur 1,37), et Δ inférieur (avec une différence importante de 2,27 %). L'écart de Δ entre les deux sites est le plus fort que celui que nous ayons jamais enregistré entre des provenances de *Faidherbia albida* ou entre des traitements sur le même site. A/E était supérieur à Nancy (d'un facteur 2,19), de même que W (d'un facteur 2,9). A/E et W ont évolué entre sites dans un sens opposé à A/g, à cause des différences de v entre sites.

4.2.3 Interactions *Génotype x Environnement*

Ces interactions sont résumées dans le tableau 10.

- Biomasse totale et surface foliaire ont montré des interactions *Provenance x Environnement* (figure 44). Le classement des provenances n'a pas été modifié, mais l'écart a été considérablement amoindri à Ouaga. Il est remarquable que BkF ait pu conserver la même biomasse à Ouaga qu'à Nancy, alors que Nig en avait perdu un tiers, et Bur la moitié.

- Les provenances à croissance initiale lente réduisaient davantage leur LMR (presque 3 fois pour BkF et Nig, contre 1,7 fois pour Bur).

- L'allocation vers les racines a augmenté en moyenne d'un facteur 1,3 à Ouaga par rapport à Nancy. Dans la situation la plus contraignante (Ouaga), Bur a réduit tous ses compartiments, dont le compartiment racinaire, Nig a maintenu son compartiment racinaire, et BkF l'a augmenté.

- On a observé une interaction *Provenance x Environnement* pour W, et non pour Δ . Ceci souligne que les différences de W entre provenances n'étaient pas seulement d'origine photosynthétique.

En situation peu contraignante (Nancy), certaines provenances expriment à plein leurs potentialités de croissance, alors qu'elles sont fortement restreintes en situation plus contraignante (Ouaga). Au contraire, les provenances à croissance lente maintiennent les mêmes performances dans les deux situations, faisant preuve de rusticité (exemple, la provenance Dossi, BkF). Le comportement contrasté des provenances Burundi et BkF (allocation vers les parties aériennes et racinaires, rusticité) pourrait contribuer à élucider leur aptitude à résister aux contraintes de l'environnement.

4.2.4 Effet Disponibilité en eau du sol

La sécheresse a réduit significativement la croissance initiale, la surface foliaire et la consommation en eau sur les deux sites (figure 39), bien qu'elle fut modérée et appliquée en fin d'expérience. Les plants ont détourné les assimilats depuis la tige vers l'appareil racinaire (tableaux 8 et 9). A Nancy, la surface foliaire spécifique a diminué, signifiant que les feuilles sont devenues plus épaisses en réponse au traitement sec, mais pas à Ouaga. La conductance stomatique a été réduite ainsi que l'assimilation nette, et A/g a augmenté sur les deux sites, conformément à la relation illustrée dans la figure 8. On a également enregistré une diminution de Δ . W a augmenté avec la sécheresse à Ouaga, conformément à la théorie et à l'exemple de la figure 9. Contre toute attente, W n'a pas été affecté par la sécheresse à Nancy. La sécheresse a réduit la nodulation et la fixation de l'azote.

Ces effets de la sécheresse édaphique sur les plantes sont assez classiques, et confirment que le traitement sécheresse a été correctement appliqué. On a rencontré assez peu d'interactions Provenance x Disponibilité en

eau du sol. Nous n'avons donc pas mis en évidence de différences marquantes dans les stratégies des provenances face à la sécheresse.

4.2.5 Effet Fertilisation par phosphates naturels

Ce facteur n'a été étudié qu'à Ouaga. L'effet fertilité était relativement faible (moins de 10 % en général), bien que significatif et positif sur la biomasse totale et la consommation en eau. Une variable clé comme la surface foliaire n'a pas été modifiée. Δ a été réduit par la fertilisation, comme escompté, mais seulement de 0,2 %. W et A/g ont augmenté, mais pas de manière significative.

Par contre, la fertilisation par P a nettement augmenté la fixation en accord avec l'effet généralement observé sur les nodules (Sanginga, 1992, Sa et Israel, 1995, Ribet et Drevon, 1996), sur l'apport de composés azotés aux parties aériennes et sur l'utilisation des sucres par les nodules (Sa et Israel, 1995), ou sur l'augmentation de l'activité de la nitrogénase (Ribet et Drevon, 1996).

L'effet de cette fertilisation par phosphates naturels a donc essentiellement porté sur les variables liées à la fixation de l'azote.

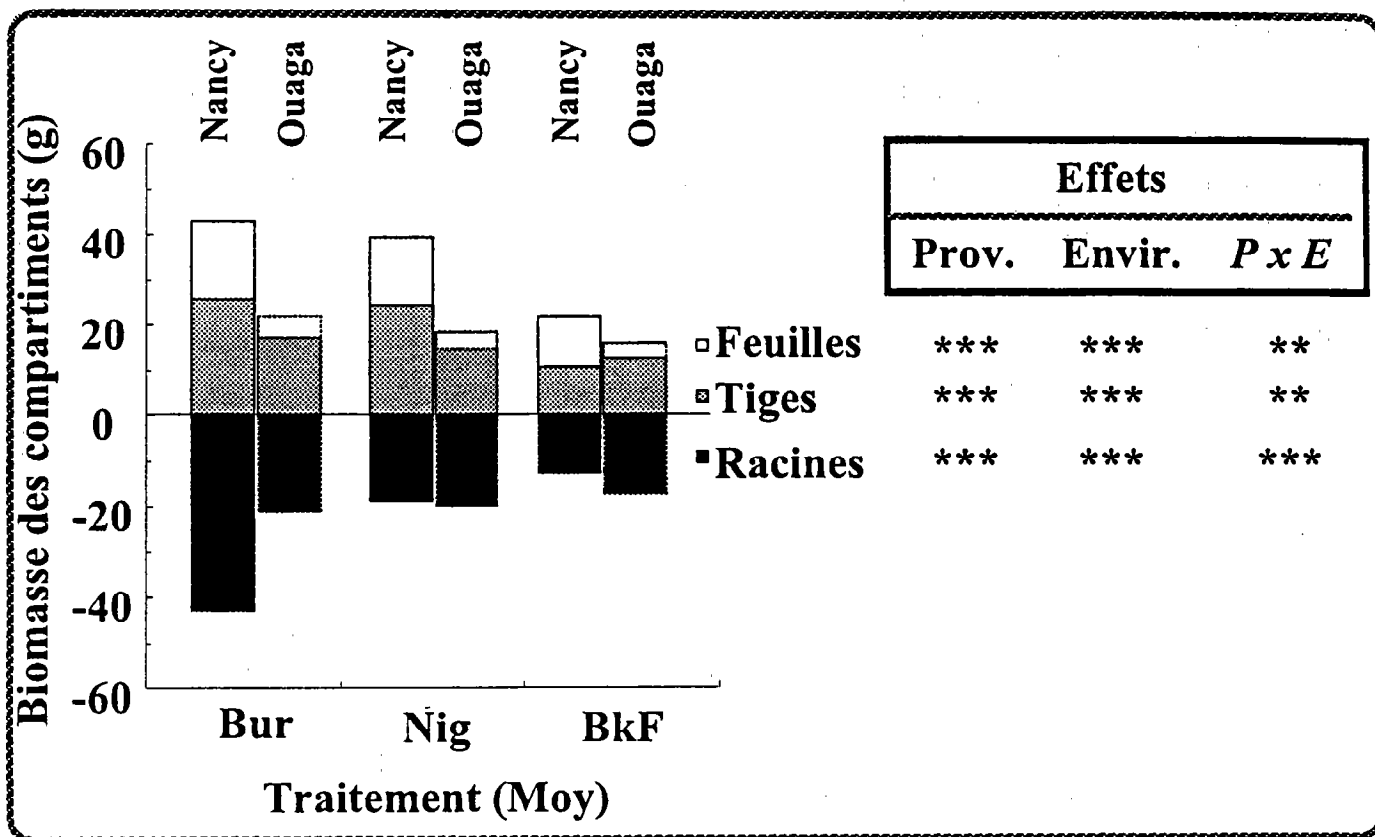


Figure 44 : Allocation de matière par compartiments pour trois provenances de *Faidherbia albida*, élevées en pot, dans deux sites contrastés.

Traitements maintenus à la capacité au champ et fertilisés.

Les écarts entre provenances étaient plus faibles sur le site le plus contraignant de Ouagadougou. La provenance la plus vigoureuse (Burundi) a le plus fortement réduit sa croissance à Ouagadougou. Toutes les provenances ont réduit leur biomasse foliaire à Ouagadougou, mais les provenances plus rustiques (Niger, Burkina Faso) ont conservé leur biomasse racinaire, contrairement à Burundi.

Pour les conditions de croissance, voir tableau 6. Pour les statistiques, voir tableau 9.

INRA-Nancy, été 1994 & INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, 1995-1996.

4.2.6 Variabilité des relations entre efficacité d'utilisation de l'eau et Δ

Quelle est l'influence des facteurs Environnement, Disponibilité en eau, Fertilisation, sur la relation entre efficacité de l'eau (W , A/g) et Δ ?

4.2.6.1 Effet Environnement

- Bien que A/g et Δ pris séparément aient été affectés par l'environnement (figure 45a), leurs deux relations sont presque colinéaires. La relation $A/g = f(\Delta)$ est théoriquement indépendante de v .

Les relations sont d'assez bonne qualité malgré les changements d'échelle. Δ de la plante totale reflète donc correctement A/g . Peut-on en penser pour autant que $\delta^{13}C$ des feuilles va réellement estimer A/g en conditions naturelles ? La condition de passage serait que la composition des feuilles ne soit pas trop influencée par la composante structurale et par les exportations de carbone assimilé.

La relation $A/g = f(\Delta)$ était de meilleure qualité à Ouaga. Les variations de A/g qui s'opèrent en conditions de faible assimilation ne sont pas retranscrites par Δ : Δ est pondéré par la quantité de carbone assimilé, mais pas A/g . Nous pensons que les conditions climatiques qui régnaient lors des mesures d'échanges gazeux à Ouaga correspondaient bien à la moyenne des conditions sur l'ensemble de la période de croissance (conditions climatiques très stables à Ouaga, avec majorité de journées de très beau temps). A Nancy par contre, les conditions climatiques étaient beaucoup plus variables, et leur moyenne (affectant Δ) pouvait différer de façon notable des conditions observées durant les mesures d'échanges gazeux (A/g).

Ces bonnes relations entre A/g et Δ nous conduisent à penser que les variations de $\delta^{13}C$ mesurées en parc peuvent être représentatives des échanges gazeux (à condition que la composante structurale des feuilles ne perturbe pas la mesure) et qu'elles peuvent raisonnablement être interprétées dans le sens des modifications saisonnières ou stationnelles de C_i .

- W était corrélé négativement à Δ dans les deux sites, que ce soit entre moyennes des traitements (figure 45b), ou le plus souvent aussi à l'échelle individuelle (données non illustrées). Ce résultat indique que les processus photosynthétiques ont un poids assez important dans le déterminisme de W .

Il faut insister sur le fait que la relation était très susceptible aux conditions environnementales. En effet, des relations différentes sont apparues entre niveaux de disponibilité en eau du sol à Nancy, et les relations étaient très éloignées à Nancy et à Ouaga. Nous venons de montrer que la qualité de la relation entre A/g et Δ n'était pas en cause.

Considérons l'équation 15 reliant W à Δ , que nous simplifions sous la forme linéaire suivante :

$$W = -[\alpha/(b-a)] \cdot \Delta + [\alpha b/(b-a)]$$

$$\text{avec } \alpha = C_a/(1,6 \cdot v) \cdot (1-\Phi_c)/(1+\Phi_w) \cdot 2/3k$$

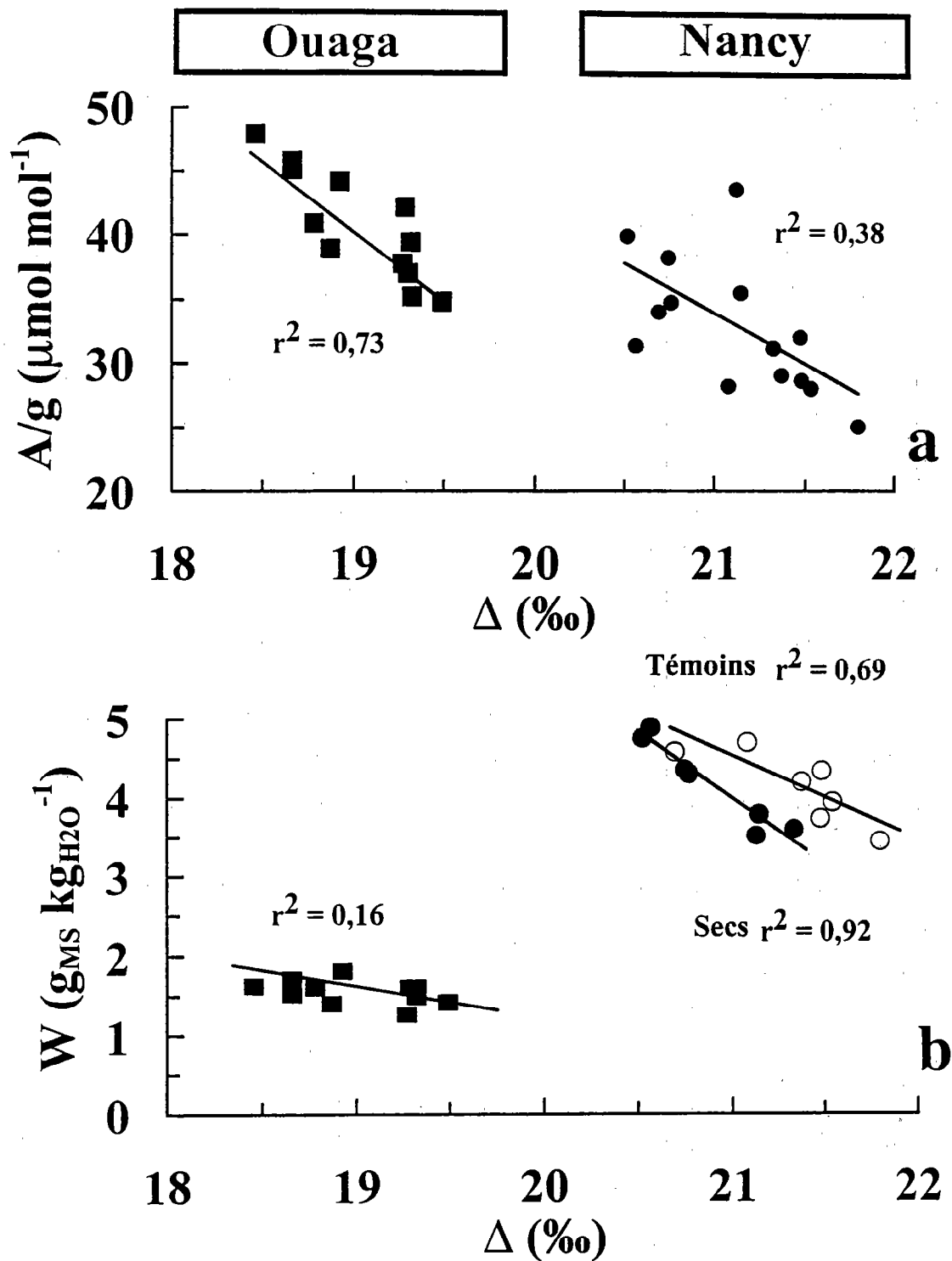


Figure 45: Relations entre W , Δ , et A/g dans deux sites expérimentaux contrastés, Nancy, (serre) et Ouagadougou, (pépinière).

3 provenances, Bur (Gihanga, Burundi), Nig (Matameye, Niger) et BkF (Dossi, Burkina Faso). Tous les plants étaient arrosés à la capacité au champ et fertilisés.

a/ Relations entre A/g et Δ .

b/ Relations entre W et Δ .

A Nancy, Δ était plus élevé, car la conductance stomatique était supérieure. W était plus élevé également, car le déficit de saturation était moindre. L'essentiel des différences entre les deux relations peut s'expliquer par des différences de déficit de saturation de l'air. Les relations entre A/g et Δ sont assez proches.

Voir les différences expérimentales entre les deux sites dans le tableau 7.

INRA-Nancy, été 1994 & INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, 1995-1996.

La pente ($P = \alpha/(b-a)$) était plus négative, et l'ordonnée à l'origine ($O = \alpha b/(b-a)$) supérieure à Nancy. Si l'on fait l'hypothèse (en première approximation) que les différences de α entre les deux sites sont dues uniquement aux différences de déficit de saturation, v , peut écrire :

$$P_{\text{Nancy}}/P_{\text{Ouaga}} = O_{\text{Nancy}}/O_{\text{Ouaga}} = v_{\text{Ouaga}}/v_{\text{Nancy}}$$

Par ce calcul, on trouve que $P_{\text{Nancy}}/P_{\text{Ouaga}} = 2,71$ et que $O_{\text{Nancy}}/O_{\text{Ouaga}} = 2,95$. Ces deux valeurs sont effectivement très similaires. $v_{\text{Ouaga}}/v_{\text{Nancy}}$ calculé d'après les valeurs instantanées obtenues au cours des mesures d'échanges gazeux était de 3,0 également (tableau 7). Nous formulons donc l'hypothèse qu'une forte part des différences de pente et d'ordonnée à l'origine des relations $W = f(\Delta)$ entre les deux sites puisse s'expliquer par des différences de v .

La variabilité des relations entre W et Δ va certainement limiter considérablement la prédictibilité de W . Des mécanismes non-photosynthétiques, intervenant pendant (v) ou après l'étape des échanges gazeux (pertes de carbone, Φ_c , par exemple) peuvent altérer secondairement la relation entre W et Δ . Ces aspects seront discutés plus loin.

4.2.6.2 Effet Provenance

L'effet *Provenance* sur la relation $W = f(\Delta)$ différait sur les deux sites. A Nancy, la relation était unique pour toutes les provenances (figure 45). A Ouaga, la relation englobant tous les traitements était très faible. Nous avons redécoupé cette relation par provenances (figure 46), pour obtenir des relations de bien meilleure qualité. Le (ou les) mécanisme(s) responsable(s) seraient à rechercher dans le paramètre α , incluant v (influencé potentiellement par les différences inter-provenances de température foliaire, liées à la transpiration), Φ_c , Φ_w ou encore k . On a fait l'hypothèse que v ne variait pas beaucoup dans un même environnement : la fixation d'azote a alors pu affecter Φ_c : en effet, Burundi, la provenance qui fixait le plus d'azote présentait à Ouaga un W relativement plus faible pour un même Δ , et un W plus fort en conditions non-nodulantes à Nancy. Ceci pourrait s'expliquer au moins en partie par de l'allocation de carbone vers la symbiose.

4.2.6.3 Effet Disponibilité en eau

La disponibilité en eau n'a pas modifié la relation $W = f(\Delta)$ à Ouaga. A l'inverse, à Nancy, nous avons obtenu deux relations distinctes entre les sept provenances pour les deux traitements hydriques (figure 45), de même que Hubick et Gibson (1993) sur des cultivars de coton, ou Virgona et al (1990) sur *Helianthus*. W n'avait pas été affecté durant la sécheresse à Nancy, contrairement à Δ et à A/g . Pour l'expliquer, nous avons envisagé :

- que la sécheresse ait augmenté v (fermeture des stomates, augmentation de la température foliaire, voir Condon et Richards 1993), un mécanisme susceptible de contrecarrer l'accroissement de W .
- que Φ_c ait diminué : l'ordonnée à l'origine de la relation était supérieure, et la pente plus négative signifiant que α avait augmenté. Ceci pourrait provenir d'une diminution de Φ_c ou de Φ_w dans le traitement sec, car k restait inchangé, et il est très peu probable que v ait diminué.

4.2.6.4 Effet Fertilisation par le KRP (phosphate naturel)

Cette fertilisation, appliquée seulement à Ouaga, n'a pas modifié les relations entre W et Δ .

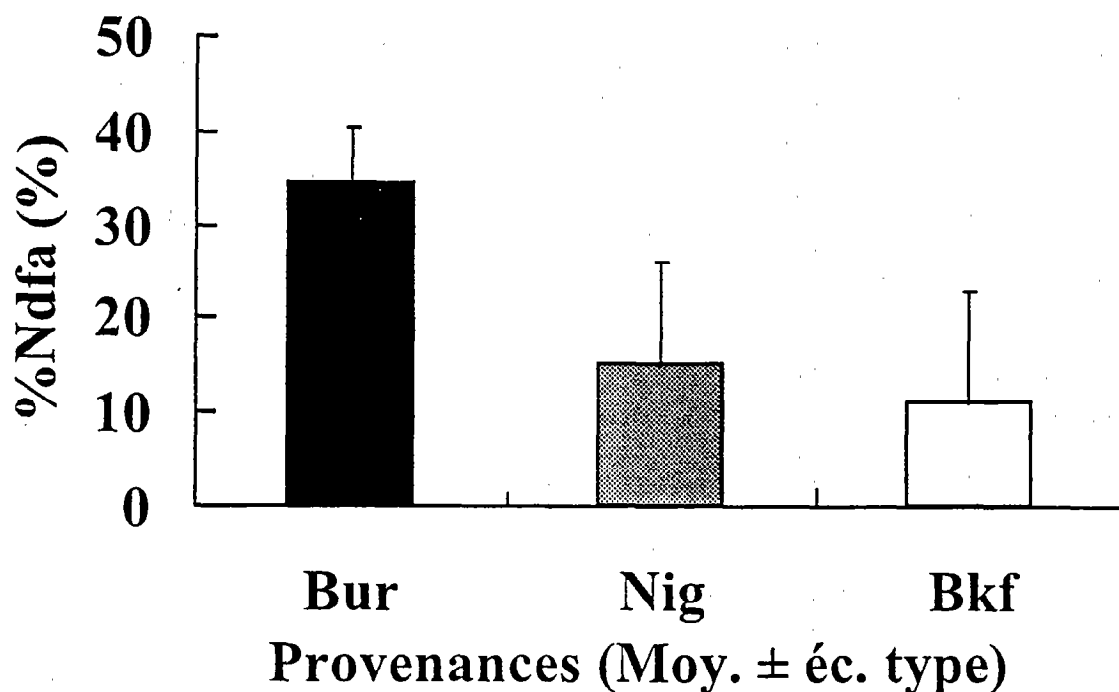
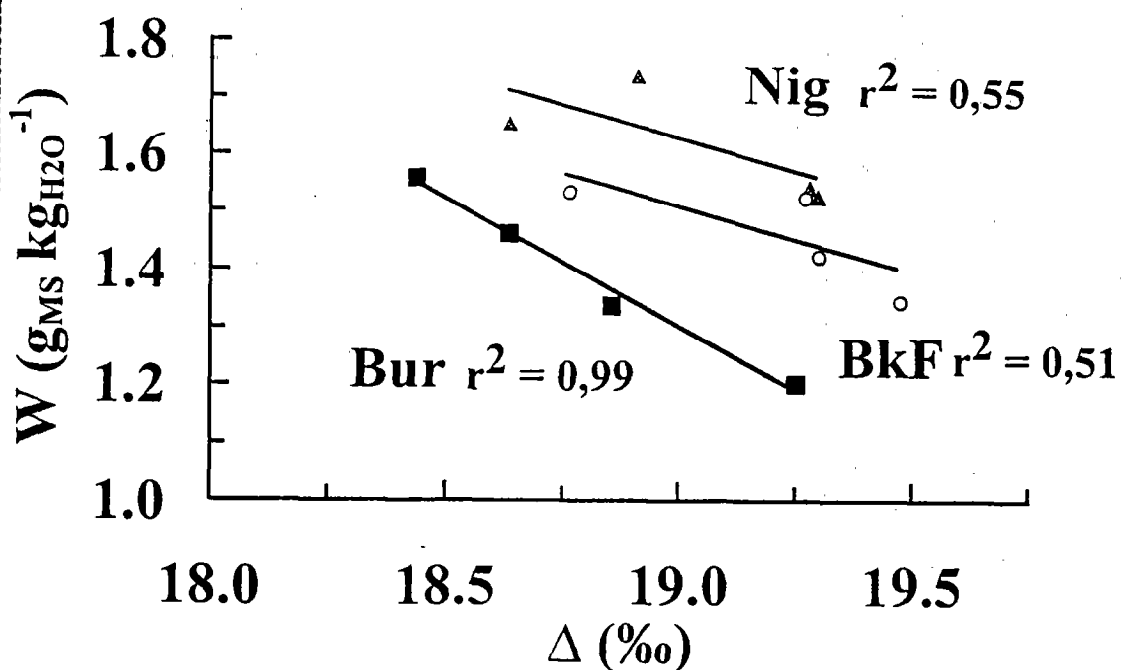


Figure 46 : Relation entre W et Δ et classement des provenances pour le pourcentage d'azote fixé, %Ndfa, dans l'expérimentation de Ouagadougou.

Pépinière ; 3 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol x 2 niveaux de fertilisation (P) ; âge = 6 mois.

Pour une même valeur de Δ , Burundi montre un W plus faible. Les pertes de carbone Φ_c de Burundi pourraient être plus élevées. Burundi présente justement la plus forte proportion d'azote fixé (valeurs du traitement témoin et fertilisé). Burundi pourrait dériver une partie importante de son carbone assimilé vers la symbiose.

INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, 1995-1996.

4.2.7 Fixation d'azote et efficience d'utilisation de l'eau

A l'échelle individuelle, nous n'avons pas détecté de relation entre $\delta^{15}\text{N}$ (ou %Ndfa) et Δ (ou A/g ou W) sur des juvéniles de *Faidherbia albida*.

En revanche, nous avons obtenu une relation positive significative entre $\delta^{15}\text{N}$ et Δ calculée sur les moyennes (figure 46). Il n'y avait pas de relation entre $\delta^{15}\text{N}$ et W. Il semblerait donc que les traitements qui fixent davantage d'azote ont une meilleure efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau. Il serait judicieux de vérifier si la teneur en azote foliaire a été augmentée par la fixation d'azote. Burundi, qui fixe le mieux l'azote, présente effectivement des valeurs d'A/g plus élevées, et de Δ plus faibles. Mais ce gain de carbone a vraisemblablement un coût. Il serait intéressant de tenter de modéliser ces budgets de carbone.

En définitive, l'intérêt de suivre W dans l'étude de la tolérance à la sécheresse de Faidherbia albida doit être discuté. W a présenté une variabilité modérée. Les relations entre W et les caractères de croissance apparaissent sensibles aux modifications de l'environnement, ce qui restreint le domaine de validité de chaque résultat à l'environnement correspondant. Enfin, on ne peut prédire W simplement par Δ . Pour l'ensemble de ces raisons, W apparaît peu prometteur comme critère de sélection. En revanche, W est une variable intégratrice qui permet de pousser assez loin certaines investigations écophysiologiques, par exemple pour estimer les pertes de carbone à partir de la relation $W = f(\Delta)$.

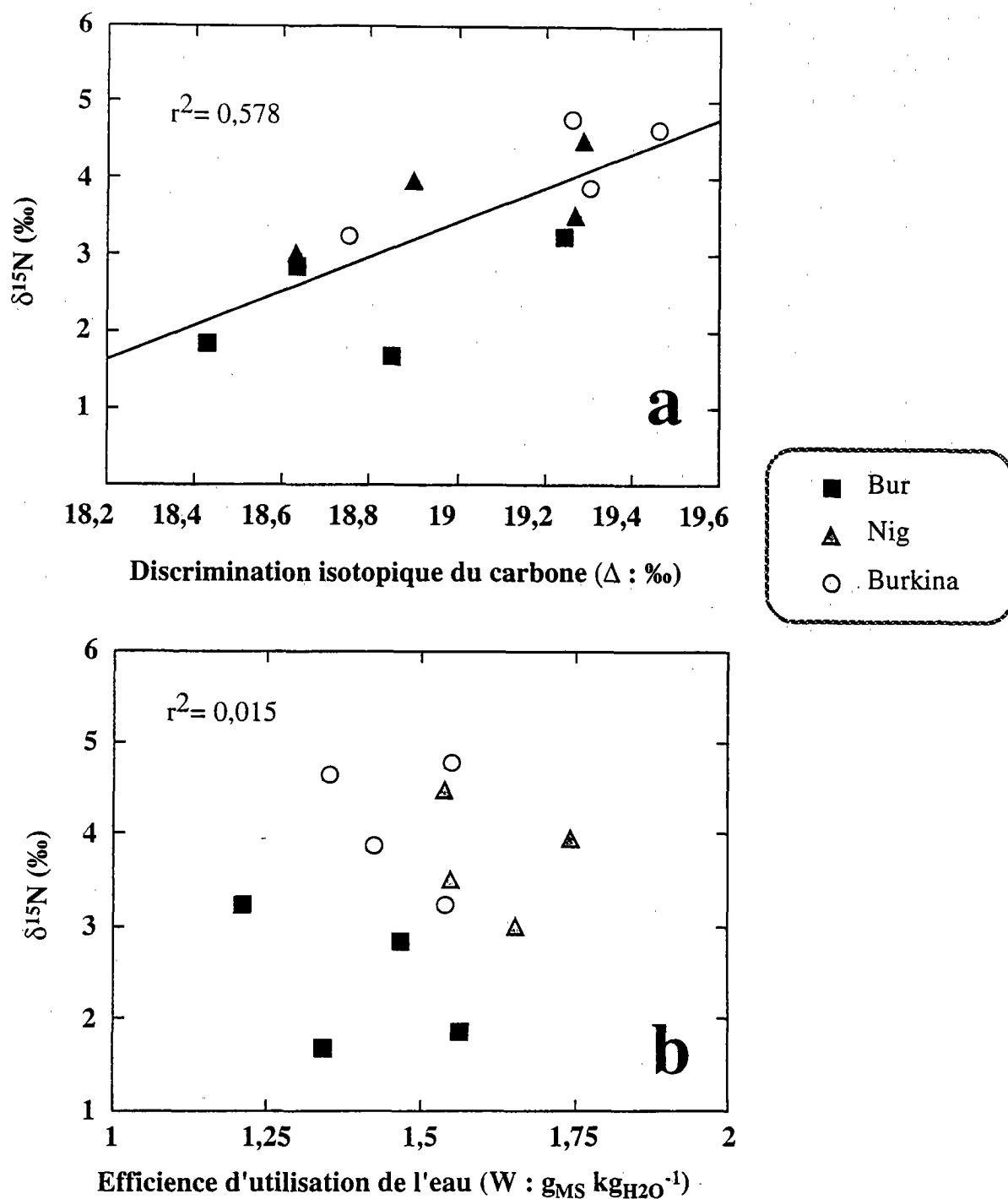


Figure 47 : Relation entre $\delta^{15}\text{N}$, Δ et W dans l'expérimentation de Ouagadougou.

Pépinière ; 3 provenances x 2 niveaux de disponibilité en eau du sol x 2 niveaux de fertilisation (P) : âge = 6 mois.

La relation entre $\delta^{15}\text{N}$ et Δ calculée sur les moyennes est positive (a). Il semblerait donc que les traitements qui fixent davantage d'azote aient une meilleure efficacité intrinsèque de l'eau. Burundi, qui fixe le mieux l'azote, présente effectivement des valeurs d'A/g plus élevées, et de Δ plus faibles, mais pas les valeurs de W les plus élevées (figure 42). Burundi pourrait dériver une partie importante de son carbone assimilé vers la symbiose.

INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, 1995-1996.

4.3 Conclusions partielles sur la partie II

Des différences génétiques importantes pour la croissance initiale ont été observées entre provenances de *Faidherbia albida*. La surface foliaire était le déterminant majeur de la croissance initiale et de la consommation en eau. Nous avons confirmé au moins dans un site que les provenances à croissance lente investissaient davantage dans l'appareil racinaire. Il n'existait que de faibles différences de conductance stomatique et d'assimilation nette entre provenances, et ceci sans corrélation avec la vigueur. Les différences d'efficacité d'utilisation de l'eau étaient réelles, mais leur corrélation avec la vigueur variait suivant les conditions expérimentales. En définitive, les différences de surface foliaire et d'allocation racinaire apparaissent de toute première importance pour expliquer la stratégie des provenances, et pour interpréter leurs performances inégales au champ pour la croissance initiale et la résistance à la sécheresse.

La sécheresse édaphique a affecté les échanges gazeux, la surface foliaire, la vigueur et la transpiration. Elle a augmenté A/g et réduit Δ , et W a été augmenté au moins dans un site. Nous avons observé peu d'interactions Provenance $\times$ Disponibilité en eau du sol, et donc ce traitement n'a pas permis de montrer des stratégies contrastées des provenances face à la sécheresse.

Dans le site le plus favorable (Nancy, humidité de l'air et températures moyennes, bonne fertilité du sol), les différences de vigueur étaient très marquées entre les provenances pour l'ensemble des variables. Dans le site le plus contraignant (Ouaga, sécheresse de l'air, rayonnement fort et températures élevées), elles étaient beaucoup plus faibles. La croissance a été réduite à Ouaga, sauf pour la provenance locale, qui montre ici une très forte rusticité. À Ouaga, les plants ont considérablement réduit leur surface foliaire. L'efficacité de croissance a été fortement augmentée. Le déficit de saturation de l'air expliquerait l'essentiel de la forte transpiration mesurée à Ouaga. La conductance stomatique y était plus faible. En conséquence, A/g était supérieur, et Δ inférieur. Mais W était fortement affecté à cause du déficit de saturation.

Les provenances les plus vigoureuses nodulaient mieux, assimilaient et fixaient davantage d'azote, jusqu'à 45 % de leur azote total environ. La sécheresse édaphique réduisait la fixation, et l'apport de P la stimulait. Burundi, une provenance à croissance initiale rapide, fixait davantage d'azote. Elle présentait des valeurs de A/g plus élevées, de Δ plus faibles, mais des valeurs de W étonnamment faibles. Nous faisons donc l'hypothèse que Burundi dérivait une part importante de son carbone assimilé vers la symbiose.

Nous avons obtenu entre W , Δ et A/g les relations prévues par les modèles, mais le classement pour W , l'effet de la sécheresse sur W et les relations entre W et Δ variaient avec l'environnement. La prédictibilité de W par Δ est donc à décliner selon les environnements, à cause peut-être de différences dans les processus non-photosynthétiques. En revanche, la relation entre Δ et A/g était assez bien conservée entre environnements, ce qui accrédite l'usage que nous avons fait de $\delta^{13}C$ sur le terrain pour l'estimation des variations saisonnières et stationnelles de C_i .

5. CONCLUSION GENERALE

Nos travaux sont partis du paradoxe de *Faidherbia albida*, une espèce des zones semi-arides, mais à phénologie inversée.

Au stade adulte, il s'agissait de vérifier que le comportement phréatophyte soupçonné par de nombreux auteurs pour les faidherbias en peuplement naturel (bord de rivière) était également la règle en parc agroforestier. Une description globale de l'écophysiologie de ces arbres, des variations saisonnières et stationnelles a également été tentée.

Au stade juvénile, il s'agissait de proposer des caractères pertinents pour interpréter la moindre résistance à la sécheresse des provenances à croissance rapide. La variabilité génétique d'un grand nombre de caractères écophysiologiques a été explorée dans des environnements variés.

Nous avons étudié les potentialités de l'efficacité d'utilisation de l'eau, comme critère de sélection au stade juvénile, et comme indicateur de l'état physiologique des arbres en parc agroforestier.

Nous avons aussi recueilli quelques informations de base sur la nutrition azotée, incluant la fixation de l'azote.

5.1 Fonctionnement hydrique et croissance

5.1.1 Adultes

Les mesures ont été réalisées dans un parc agroforestier correspondant à une zone assez humide pour *Faidherbia albida*. Les arbres étaient grands, avec des taux de croissance sur le rayon importants, et des rejets vigoureux en saison sèche.

Sachant que sols dessèchent rapidement en surface, il est nécessaire que les arbres puissent prélever l'eau à grande profondeur. Leur système racinaire était effectivement profond, et atteignait le voisinage de la nappe phréatique. Mais il était aussi développé en surface, et dans les horizons intermédiaires, indiquant des prélèvements multiples. Les sols à texture fine présentaient des réservoirs hydriques importants en profondeur, dont les potentiels hydriques baissaient modérément en cours de saison sèche. Le traçage isotopique de l'eau dans le profil du sol et dans la sève brute indiquait que les arbres prélevaient majoritairement dans la nappe tout au long de la saison sèche. Mais les niveaux de prélèvements variaient au cours du cycle annuel : au retour des pluies, ils basculaient vers les horizons de surface, et il est vraisemblable que ce phénomène se produisait également en fin de saison des pluies. La stratégie tendant à coloniser des nappes même profondes, aurait pour les plantes des zones sèches l'énorme avantage de favoriser leur survie. En effet, les nappes constituent des réservoirs durables, convenant particulièrement bien aux plantes pérennes.

Pour cette espèce phréatophyte, la contrainte hydrique édaphique restait modérée tout au long de la saison sèche, malgré sa phénologie inversée. En revanche, la sécheresse de l'air devenait extrêmement intense en fin de saison sèche. Nous avons pu établir que la transpiration était également très intense, surtout en début de saison sèche. Mais compte-tenu de la faible densité des arbres, leur transpiration relative à la parcelle ne représentait que

quelques pour-cent du cumul annuel des pluies. Les cinétiques journalières ne montraient pas de dépression de midi, même au plus fort de la saison sèche.

Au cours de la saison sèche, le déficit de saturation augmentait mais pas la transpiration des arbres. Comme la surface foliaire était conservée, nous faisons deux hypothèses : soit la conductance stomatique diminuait globalement, soit certaines feuilles de la canopée réduisaient leur transpiration. L'estimation des variations saisonnières de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, A/g , par la composition isotopique du carbone, $\delta^{13}C$, ne confirmait pas que les stomates se soient fermés.

La sécheresse édaphique ne provoquerait pas la chute des feuilles, mais affecterait peut-être la croissance. Ce fonctionnement semblait peu varier à l'échelle du parc, même dans des sites où la nappe était très profonde.

En raison de leur phénologie inversée, de leur comportement phréatophyte et de leur faible densité, il apparaît que les *faidherbias* exercent une compétition très faible avec les cultures pour l'eau.

5.1.2 Juvéniles

Les provenances élevées en pot montraient des différences très importantes de croissance initiale. Ceci confirmait l'existence d'une variabilité génétique inter-provenances, avec une vigueur initiale plus élevée des provenances d'Afrique australe et orientale, relativement aux provenances d'Afrique occidentale.

La transpiration, la surface foliaire, l'allocation par compartiment, l'efficacité de l'utilisation de l'eau, W , présentaient également une variabilité importante. Par contre, A/g et la discrimination isotopique du carbone, Δ , montraient une faible variabilité.

Les provenances plus vigoureuses présentaient une plus grande surface foliaire, et transpiraient davantage. Les provenances à croissance lente investissaient davantage dans l'appareil racinaire, au moins dans l'une de nos deux expériences. Ces deux résultats nous paraissent être d'une importance primordiale pour expliquer les différences de stratégie des provenances en termes de croissance et d'utilisation de l'eau, et pour interpréter les résultats de terrain. Nous faisons l'hypothèse que les provenances à croissance aérienne plus lente épuisent moins vite le réservoir d'eau à leur disposition, peuvent continuer de transpirer plus longtemps après la saison des pluies, et ainsi prolonger leurs réserves. En outre, leur chance d'atteindre une nappe, de pouvoir renverser leur phénologie et démarrer plus activement leur croissance aérienne serait augmentée du fait de leur croissance racinaire plus rapide.

La sécheresse édaphique a affecté la croissance, la surface foliaire, la surface foliaire spécifique, les échanges gazeux, et les plants ont alloué davantage de biomasse à l'appareil racinaire. Mais peu d'interactions *provenance x sécheresse du sol* ont été détectées.

En revanche, la conduite des essais dans deux environnements radicalement différents, notamment pour le déficit de saturation de l'air et la fertilité du sol a montré que les écarts entre provenances se sont considérablement réduits dans le site le plus chaud et sec (Ouagadougou). Les provenances ont considérablement réduit leur surface foliaire à Ouagadougou, leur conductance stomatique était plus faible, mais leur transpiration était plus grande, en raison du fort déficit de saturation. L'efficacité de croissance était bien meilleure dans ce site probablement en raison du fort rayonnement global. La provenance locale, plus rustique, n'a pas perdu en biomasse, contrairement aux autres. Si le classement final pour la biomasse totale a été peu modifié, d'importantes interactions sont apparues, surtout pour l'allocation de matière par compartiment. Les provenances

à croissance plus lente ont largement investi dans la croissance racinaire, contrairement à la provenance à croissance rapide. Ces interactions corroborent très bien les résultats des essais multi-locaux de provenances, qui indiquaient que les provenances à croissance rapide étaient surtout avantagées dans les sites relativement humides.

5.2 Tolérance à la sécheresse des adultes et des juvéniles

En conditions contrôlées, des juvéniles en pot ferment très rapidement leurs stomates en réponse à une sécheresse édaphique modérée. Cette stratégie, à mettre en rapport avec le comportement phréatophyte, s'apparenterait à un évitement de la sécheresse édaphique.

En revanche, le fonctionnement stomatique apparaît particulièrement peu sensible aux forts déficits de saturation de l'air, à la fois pour des arbres adultes et des juvéniles en pot. Il se pourrait que les *Faidherbia* transpirent beaucoup en conditions naturelles pour prévenir un trop grand échauffement foliaire.

On note la cohérence générale de cette stratégie : l'espèce évite la sécheresse édaphique à l'état juvénile en fermant rapidement ses stomates, en croissant en saison humide, et en fouissant vers une nappe, puis sa phénologie inversée est rendue possible par l'accès à une ressource en eau durable, qui est un avantage écologique en soi, et permet de garder les stomates ouverts, donc de croître en saison sèche.

5.3 Efficience d'utilisation de l'eau

Nous avons montré l'existence d'une variabilité inter-provenances réelle mais modérée pour l'efficience d'utilisation de l'eau, W . Elle était faible pour A/g et Δ .

Les classements pour Δ de la biomasse totale des juvéniles étaient cohérents dans différents environnements, de même que ceux pour A/g . Les corrélations entre ces variables indiquaient que les modèles théoriques s'appliquaient effectivement à *Faidherbia albida*. Nous pensons donc que l'usage que nous avons fait de $\delta^{13}C$ sur les arbres adultes en parc était justifié pour intégrer les variations de A/g , à une condition près : que $\delta^{13}C$ des feuilles soit aussi représentatif de A/g que $\delta^{13}C$ de la biomasse totale.

La composante photosynthétique de W serait donc bien prise en compte dans Δ . Pourtant, il faut insister sur trois points délicats :

- les relations entre W et les variables de vigueur variaient en fonction des conditions environnementales,
- nous avons montré une interaction *génotype x environnement* pour W ,
- dans l'environnement le plus sec, les corrélations entre W et Δ étaient surtout valables à l'intérieur des provenances, et non entre elles. Après l'étape des échanges gazeux, des mécanismes pouvaient donc altérer la relation entre W et Δ . Des différences de pertes de carbone (respiration nocturne, turnover des racines, exsudats racinaires, allocations aux symbiontes, etc.) pourraient en être à l'origine. La fixation d'azote a été soupçonnée.

W n'apparaît pas comme un critère recommandable pour les programmes de sélection de *Faidherbia albida*. La variabilité de W est modérée, et les relations entre W et la vigueur varient selon les environnements. La relation entre W et la tolérance à la sécheresse est très controversée : à Nancy, les provenances qui présentaient les valeurs de W les plus fortes étaient aussi les plus vigoureuses, mais on sait aussi qu'elles survivent mal dans les zones sèches. De plus, W est très difficile à mesurer au champ, et ne semble pas pouvoir être estimé de façon univoque par Δ . En revanche, W est une variable intégratrice de choix, qui permet de pousser les investigations écophysiologiques, en particulier pour l'estimation des différences de pertes de carbone.

En parc, nous avons proposé une hypothèse pour expliquer les variations saisonnières de A/g : il semble que la baisse de la teneur en azote foliaire ait fortement influencé les variations de la capacité photosynthétique, tout au moins durant la première phase de la saison sèche ; dans la seconde phase, les teneurs en azote foliaire n'ont plus évolué, et A/g a effectivement augmenté, vraisemblablement en réponse à la fermeture des stomates. Par contre, nous n'avons pas pu cerner l'origine de la variabilité spatiale de A/g car la cause ne semblait être ni stomatique, ni nutritionnelle.

5.4 Nutrition azotée

La phénologie inversée aurait des conséquences très importantes sur la nutrition azotée. L'azote n'est disponible qu'en surface des sols, et n'est assimilable qu'en cours de saison des pluies. Les arbres sont alors défeuillés, et il est vraisemblable que l'absorption racinaire est faible en phase de repos végétatif. En début de feuillaison, quand ces horizons sont encore humides, l'absorption est vraisemblablement la plus intense. La fixation quant-à-elle est probablement limitée à une « étroite fenêtre » de quelques semaines seulement, survenant après le débourrement, en fin de saison des pluies, moment où les nodules sont abondants. Les taux d'azote fixés par les arbres adultes sont probablement très faibles, à la fois pour des raisons de faible efficacité de la symbiose, et pour des raisons phénologiques. En outre, en raison de l'existence de pools d'azote nombreux dans le sol, et des différences entre espèces pour l'absorption azotée, l'usage de $\delta^{15}\text{N}$ pour l'estimation du pourcentage d'azote fixé nous paraît être très peu prometteur. Les teneurs foliaires en azote déclinent rapidement en cours de saison sèche, et pourraient expliquer que les feuilles soient prêtes à chuter en fin de saison des pluies.

En pot, les juvéniles de diverse provenances montrent des fortes différences de nodulation et de fixation d'azote. Les provenances à croissance rapide assimilent davantage d'azote, tout en fixant davantage. Les conséquences écophysologiques d'une sélection directe sur l'efficacité de la fixation vont être discutées plus loin.

5.5 Conséquences de la feuillaison tardive

Nous concluons que la phénologie inversée de *Faidherbia albida* a autant, sinon plus, de conséquences sur la nutrition minérale que sur le fonctionnement hydrique. Nous proposons un déterminisme endogène nouveau pour expliquer la défeuillaison en début de saison humide : elle serait la conséquence normale de la sénescence foliaire, accentuée par un déficit d'assimilation minérale (en azote en particulier, mais vraisemblablement plus général). Ce déficit d'absorption serait la conséquence d'une feuillaison très tardive, qui limite l'extension de la période où l'azote du sol de surface est réellement mobilisable.

En définitive, nous pouvons distinguer deux stades physiologiques contrastés pour Faidherbia albida, juvénile (facteur limitant = ressource en eau) et adulte (facteur limitant = ressource minérale) (voir planche ci-contre).

CONCLUSIONS GENERALES

Phase d'installation

- . Croissance aérienne lente
- . Limitation de la surface foliaire
- . Mise en place des pivots
- . Rusticité
- . Exploitation des eaux de surface et des réservoirs intermédiaires ?
- . Forte sensibilité stomatique à la sécheresse édaphique
- ⇒ Probablement phénologie normale, centrée sur la saison humide
- ⇒ Stratégie d'évitement de la sécheresse édaphique
- ⇒ Facteur limitant principal = ressource en eau

Phase adulte

- . Phénologie inversée
- . Autonomie pour l'eau
- . Forte productivité
- . Multiplication végétative (drageonnement sur racines latérales)
- ⇒ Stratégie de contournement de la sécheresse édaphique
- ⇒ Facteur limitant principal = nutrition ?
- ⇒ Pourquoi feuillaison aussi tardive ?
- non tolérance à l'engorgement des sols en saison humide ?
- faible compétitivité par rapport aux annuelles pour la nutrition minérale ?

Phase de transition

- . Très peu d'informations disponibles
- Acquisition de la phénologie inversée ?
- Bouleversement physiologique ?

L'aménagement des parcs et la sélection des génotypes doivent tenir compte de ces stades physiologiques très marqués
--

6. PERSPECTIVES ET APPLICATIONS

6.1 En écophysiologie

6.1.1 Domaine de validité des résultats sur arbres adultes

Les caractères du fonctionnement hydrique de *Faidherbia albida* que nous avons décrits dans une zone relativement humide de son aire de répartition mériteraient d'être déclinés dans d'autres environnements, pour en estimer la variabilité géographique. On pourrait mettre à profit des gradients pluviométriques, nutritionnels, des différences génétiques entre peuplements, ou d'intervention humaine (densité des peuplements d'arbres, exploitation).

Ceci supposerait d'établir des collaborations, par approches pluridisciplinaires, en incluant des mesures sur les cultures, la Pédologie, l'Hydrogéologie, la Diversité génétique des peuplements, la Socio-Economie.

6.1.2 Fonctionnement des semis

Nous avons très peu d'information sur le fonctionnement des juvéniles en milieu naturel. L'étape de l'installation serait la plus délicate, et soumise à une forte pression de sélection. Il est vraisemblable que les juvéniles adoptent une phénologie normale, utilisant les eaux de pluies tant qu'ils n'ont pas atteint un réservoir profond. Ainsi, ces réservoirs hydriques que nous avons observé, intermédiaires entre la surface et la nappe, pourraient favoriser leur survie pendant les quelques années nécessaires à leur installation. Le fonctionnement hydrique au cours de l'installation mériterait d'être étudié dans le cadre des questions de régénération. Il faudrait inclure des suivis phénologiques à pas de temps court, estimer les variations de surface foliaire, mesurer les consommations d'eau (par exemple par des capteurs adaptés à des tiges de faible diamètre, connaître les profondeurs de prélèvement (méthodes isotopiques). Il serait particulièrement bienvenu de monter si le renversement de phénologie correspond effectivement à l'accès à la nappe, et s'accompagne de bouleversements physiologiques : allocation par compartiments, conductances stomatiques, discrimination du carbone, phénologie de l'assimilation minérale, fixation d'azote, etc.

Comme il apparaît que l'importance du développement foliaire est corrélé à celui de la nodulation et de la fixation d'azote, il serait très indiqué de suivre le potentiel de fixation au cours de la croissance, en relation avec les niveaux atteints par les racines, et l'inversion de phénologie.

Il serait recommandable de procéder aussi à des mesures en conditions semi-contrôlées, en simulant une nappe dans des rhizotrons. La vitesse de croissance racinaire, et sa variabilité entre provenances pourrait être étudiée.

De ce point de vue, *Faidherbia albida* nous semble être un modèle végétal tout-à-fait prometteur pour illustrer deux stratégies physiologiques contrastées au sein d'une même espèce, et leur transition.

6.1.3 Fonctionnement des drageons

Faidherbia albida montre une très forte aptitude au drageonnement, le plus souvent favorisée par les pratiques agricoles. Les drageons ont souvent une productivité annuelle très importante, et sont extrêmement

envahissants, vraisemblablement parcequ'ils restent connectés à un système racinaire central leur permettant d'accéder à la nappe. Il serait particulièrement intéressant de comparer la physiologie des drageons à celle des semis d'une part, celle des semis ayant inversé leur phénologie, et enfin celle des jeunes arbres. Une des questions que nous nous posons est de savoir si ces drageons développent un pivot qui leur est propre, et finissent par s'affranchir. Une telle étude mériterait d'être menée conjointement avec celle de la diversité génétique associée.

6.1.4 Contrôle de la phénologie

Nous avons suggéré que le fait d'atteindre une nappe était nécessaire à l'adoption de la phénologie inversée, et confirmé le lien entre l'intensité de la défeuillaison et le régime des pluies. D'autres facteurs semblent influencer la feuillaison.

6.1.4.1 Effet nutritionnel

Si des feuilles sénescentes ne peuvent se recharger en azote à la saison des pluies suivantes, il semble logique qu'elles soient éliminées. C'est pourquoi nous suggérons que la baisse de la teneur en azote des feuilles au cours de la saison sèche soit un facteur prédisposant à leur chute.

Pourquoi les arbres perdent-ils ou remobilisent-ils aussi rapidement leur azote, sachant qu'ils pourraient *a priori* continuer leur croissance plus longtemps dans la saison sèche ? Est-ce l'impossibilité d'assimiler en cours de saison sèche qui explique cette chute de teneur foliaire en azote ? Au contraire, la remobilisation précoce est-elle responsable ? Il est frappant de constater que cette baisse rapide de la teneur en azote foliaire s'opère précisément dans un contexte où l'arbre risque d'être émondé par l'homme. Se pourrait-il que les arbres aient développé une réaction de défense face à l'émondage ?

Le fait le plus surprenant serait que *Faidherbia albida* refeuille si tardivement, en fin de saison des pluies. *Faidherbia albida* est généralement absent dans les savanes où sévit une forte compétition entre les arbustes et les herbacées pour l'alimentation hydrique et minérale. A titre d'hypothèse, nous suggérons que *Faidherbia albida* est peut-être un piètre compétiteur pour l'assimilation minérale, ce qui pourrait le forcer à débourrer et assimiler massivement au moment où les cultures déclinent. Cette stratégie ne serait bien sûr permise que grâce à son alimentation hydrique profonde. Cette hypothèse mériterait d'être testée, par exemple en éliminant tout compétiteur au voisinage de l'arbre, et en irriguant le sol en surface à la fin de la saison sèche, après la chute des feuilles.

6.1.4.2 Effet de l'émondage

Depommier (1996) a rapporté que les pratiques d'émondage avaient pour effet remarquable de décaler la phénologie : les arbres émondés en saison sèche rejettent très rapidement et avec vigueur, puis restent feuillés généralement en cours de saison humide. On ne sait pas si ces arbres assimilent ou non l'azote pendant la phase de compétition avec les cultures. Se peut-il que l'émondage, qui doit affecter le pool d'azote total de l'arbre stimule la reprise de végétation à cause d'une "faim" en azote ? Il serait extrêmement bienvenu de suivre les pourcentages d'azote foliaire avant et après un émondage des arbres, éventuellement en marquant l'azote du sol, de façon à comprendre la stratégie d'assimilation et de remobilisation de l'azote.

6.1.5 Variabilité génétique de W et Δ , et effets environnementaux

Nous avons discuté plus haut les avantages et les limites de Δ comme estimateur de W pour *Faidherbia albida*. La source de la variabilité affectant leur relation doit être expliquée pour pouvoir généraliser l'utilisation de Δ . A ces fins il est nécessaire d'illustrer encore davantage la variabilité de leur relation :

- Pour l'avenir, il reste à explorer l'effet d'autres facteurs de l'environnement sur W , et sur la relation unissant W à Δ , nous pensons en particulier à l'effet de la fertilisation.

- Il serait également envisageable de procéder à des échantillonnages (feuilles, rondelles) dans les essais de comparaison de provenance en champ

Enfin, l'héritabilité de l'efficacité de l'eau doit être appréhendée, dans le cadre d'un test de descendance.

6.2 Pour intégrer les approches de l'écophysiologie et de la fixation d'azote

Nous proposons un certain nombre de réflexions sur l'intérêt d'inclure la diversité des caractères écophysiologiques dans les programmes de sélection pour la fixation d'azote.

6.2.1.1 Perspectives d'amélioration de la quantité d'azote fixé

En jouant sur la "fenêtre" de fixation de l'azote

Nous avons suggéré qu'en raison de sa nodulation superficielle, et de sa phénologie inversée, *Faidherbia albida* est limité à quelques semaines favorables de fixation en fin de saison humide, dans le meilleur des cas.

Il nous semble envisageable de tester l'incidence d'un décalage de la phénologie vers la saison humide sur l'extension de cette fenêtre de nodulation. Ce décalage se produit naturellement lorsque les pluies sont moins abondantes en saison humide (mini saisons-sèches), et nous avons pu observer une refeuillaison précoce en juin 1996. Mais ce décalage peut aussi être provoqué artificiellement par l'émondage des arbres en cours de saison sèche (pratique traditionnelle des pasteurs). Depommier (1996) a décrit l'influence de la date et de l'intensité de l'émondage sur la période et l'intensité de la refeuillaison. Il a constaté que les arbres émondés en saison sèche pouvaient refeuiller abondamment en cours de saison humide.

Il reste au demeurant que décaler le cycle phénologique de *Faidherbia albida* aurait des conséquences incertaines sur l'agriculture, et n'aurait d'intérêt que si les nodules fixaient réellement. Néanmoins, cela présenterait un intérêt fondamental réel, et pourrait s'accompagner de mesures écophysiologiques sur les arbres.

En recherchant une fixation profonde au voisinage des nappes

Le cas de *Prosopis* est extrêmement intéressant en termes de potentialités de fixation par une espèce phréatophyte. Se pourrait-il que le facteur limitant de la fixation profonde soit la nature des souches ? Dans ce cas, pourrait-on tester l'effectivité des souches nodulant naturellement en profondeur avec *Prosopis* sur une espèce comme *Faidherbia albida*, ou les souches sont-elles trop spécifiques ? Dans ce cas, quels sont les facteurs qui limitent la nodulation profonde chez *Faidherbia albida* ?

En sélectionnant des génotypes à fort potentiel fixateur

L'existence d'une assez large variabilité inter-provenance de la fixation rendrait possible la sélection de génotypes de *Faidherbia albida*. Les valeurs les plus élevées de pourcentage d'azote fixé par *Faidherbia albida*

(Gueye et al, 1997) apportent un éclairage nouveau sur ce que seraient les potentialités de l'espèce, après sélection. Il nous semble essentiel de prendre en compte la variabilité génétique de *Faidherbia albida* à l'échelle panafricaine.

6.2.1.2 Risques liés à une tentative de sélection directe sur la quantité d'azote fixé

Nous avons rencontré une relation positive entre la quantité totale d'azote fixé, la quantité d'azote totale, et le pourcentage d'azote fixé. Mais ce résultat n'est pas général (Sanginga et al ; 1990b). Sélectionner les génotypes sur le pourcentage d'azote fixé nous paraît louable en toutes situations. En revanche la tentation est grande de sélectionner aussi sur la quantité totale d'azote assimilé, pour augmenter *in fine* la quantité totale d'azote fixé. Cette dernière démarche présente de notre point de vue certains risques, compte-tenu de ce que nous percevons du fonctionnement de *Faidherbia albida*.

Il existe très vraisemblablement des liens fonctionnels entre la vitesse de croissance initiale des plantes fixatrices, et leur pouvoir d'assimilation. Les provenances à haut rendement investissent préférentiellement dans l'appareil aérien, avec un développement foliaire supérieur, une quantité d'azote totale plus élevée. Nous avons rappelé les moindres survies de ces provenances quand elles sont implantées dans les zones les plus sèches, en raison pensons-nous de leur consommation en eau plus importante, et de leur croissance racinaire plus faible. Il nous paraît donc risqué de sélectionner directement des provenances de *Faidherbia albida* sur le critère de quantité d'azote assimilé pour les zones sèches. Pour les zones humides, nous ne voyons pas d'inconvénient.

En outre, sélectionner des provenances à forte croissance foliaire dans les jeunes stades ne présente un avantage en termes de quantité totale fixation d'azote fixé qu'au début de l'implantation. Nous pensons que les génotypes à croissance aérienne initiale plus lente sont potentiellement de bons producteurs de fourrage dès lors qu'ils ont atteint une nappe. Il se pourrait que dans leur phase adulte, ils rattrapent le développement foliaire des génotypes à stratégie opposée, et présentent des quantités d'azote fixé semblables.

En définitive, nous proposons de centrer la sélection sur le pourcentage d'azote fixé dans tous les cas, et de réserver le critère de la quantité d'azote fixé aux génotypes destinés aux secteurs les plus humides.

6.3 Pour le fonctionnement des écosystèmes agroforestiers

6.3.1 Utilisations possibles des isotopes

Les isotopes, stables notamment sont des outils puissant pour comprendre de fonctionnement hydrique et photosynthétique des plantes, soit par des mesures en abondance naturelle, soit après marquage. Il est clair que s'offrent des perspectives nouvelles sur l'analyse du fonctionnement des plantes dans leur environnement naturel, en particulier dans les parcs agroforestiers. Les informations peuvent porter sur :

- l'assimilation carbonée, minérale, hydrique,
- la fixation symbiotique de l'azote,
- l'efficacité d'utilisation de l'eau, ses relations avec le climat actuel ou passé (composition isotopique des cernes), avec la structure des couverts, avec l'écologie, avec la nutrition,
- l'allocation du carbone et de l'azote par compartiments,
- les productions secondaires, fructification, gommages, mucilages,

- la constitution et la mobilisation des réserves carbonées et azotées,
- les interactions entre plantes, par exemple l'échange d'azote fixé par la voie des litières, ou encore l'estimation de la densité d'enracinement entre une plante C_3 et C_4 ,
- les interactions entre symbiontes,
- la nature des réservoirs hydriques exploités, sol, nappe, rivière, étangs,
- les flux à l'échelle des plantes ou des parcelles.

6.3.2 Consommation de la composante arbre des parcelles

Il nous paraît clair tout d'abord que le choix de *Faidherbia albida* ne peut être recommandé que dans des sites où une nappe est effectivement présente, et que le temps mis pour obtenir des croissances aériennes importantes va dépendre de la profondeur de celle-ci.

En outre, il existe un réel besoin de connaissances sur la participation des arbres et des autres composantes des agrosystèmes, biologiques, humaines, climatiques à des phénomènes tels que la baisse du niveau des nappes, ou la réduction de la fertilité. Estimer la consommation d'eau des arbres des parcelles, en intégrant la variabilité liée à la dimension ou à l'âge des arbres, les interventions humaines, fournirait une donnée d'entrée pour les bilans hydriques des parcelles, incluant arbres et cultures. Ceci permettrait éventuellement de proposer des solutions d'Aménagement (densité à l'hectare, sylviculture, etc.) pour la gestion durable des eaux de profondeur. Cette remarque est également valable pour les aspects fertilité des sols.

6.3.3 Interactions arbres-cultures

Les modèles de compétition pour l'eau entre arbres et herbes supposent généralement qu'il existe une homogénéité spatiale des propriétés hydrodynamiques du sol, ce qui n'est pas nécessairement vérifié dans les écosystèmes agroforestiers, la présence des arbres pouvant augmenter la réserve du sol par modification de la structure (par exemple parcs à chêne-pâturage ou dehesas ibériques : Joffre et Rambal, 1988 ; Joffre, 1993). Les interactions arbres-cultures pour la consommation d'eau et la nutrition, notamment aux périodes où les deux couverts se chevauchent (fin de saison sèche, et fin de saison des pluies) est très peu connue. La combinaison de méthodes de bilan hydrique, de suivi de dynamique des éléments minéraux et d'outils isotopiques permettrait de décrire par exemple la proportion des racines de la plante C_3 et C_4 dans un sol, de mettre en évidence des échanges d'azote fixé entre une légumineuse et une plante non-fixatrice, d'indiquer les niveaux de prélèvement de l'eau, d'étudier les phénomènes de remontée d'eau profonde par les racines des arbres, et le relargage dans les horizons de surface. Au-dessus du couvert, on peut également envisager de mesurer le bilan d'énergie et le flux de chaleur latente (évapotranspiration des parcelles mesurée par la méthode des fluctuations ou eddy covariance), d'en retrancher la transpiration de la composante-arbre (mesurée par flux de sève), pour estimer la part de l'évapotranspiration des cultures.

7. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexandre DY, Ouedraogo JS, 1992. Variations in roots morphology of *Faidherbia albida* in relation to soil and agronomic effects. In: "*Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics". Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991. Vandenbeldt ed., ICRISAT-ICRAF: 107-110
- Aussenac G, 1975. Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysiologiques chez quelques résineux. *Thèse de Doctorat ès Sciences*, Univ. Nancy I, 234p.
- Aussenac G, Granier A, Bréda N, Cochard H, 1993. Drought induced dysfunctions in the water transport in oak trees. In: "*Recent advances in studies on oak decline*". Proceedings of the symposium, Selva di Fasano (Brindisi), Italy, September 13-18, 1992: 413-423
- 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
- Bastide B, Diallo B, 1996. Comparaison de provenances de *Faidherbia albida* en plantation au Burkina Faso. In: "*Les Parcs à Faidherbia*". Cahiers scientifiques n°12, CIRAD-Forêt ed.: 259-268
- Bender MM, 1968. Mass spectrometry studies of carbon-13 variations in corn and other grasses. *Radiocarbon*, 10: 468-472
- Billand A, De Framond H, 1991. Variabilité génétique d'*Acacia albida* (synonyme *Faidherbia albida*) en essais comparatifs de provenances au Burkina Faso. In : Riedacker A, Dreyer E, Joly HI et Bory G, (eds.) *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides. John Libbey Eurotext, Paris* : 235-248
- Billand A, Diallo B, 1991. Amélioration des ligneux soudano-sahéliens. Activités 1990-1991. Stratégies et perspectives, IRBET/CNRST, 195 p.
- Bishop K, Dambrine E, 1995. Localization of tree water uptake in Scots Pine and Norway spruce with hydrological tracers. *Can. J. For. Res.*, 25: 286-297
- Bobay V, 1990. Influence d'une éclaircie sur le flux de sève et la transpiration du taillis de châtaigner. *Thèse de Doctorat*, Université d'Orsay, France, 142 p.
- Bonkougou EG, 1987. Monographie de *Acacia albida* Del, espèce agroforestière à usages multiples, IRBET/CNRST, 92 p + annexes
- Bonnot M, 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Ed. ENGREF.
- Bréda N, 1994. Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. *Thèse de doctorat*. Université de Nancy I : 62 p + annexes.
- Bréda N, Granier A, Aussenac G, 1994. Effects of thinning on soil water balance and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*). *Tree Physiol.*, 15: 295-306
- Bréda N, Granier A, Barataud F, Moyne C, 1995. Soil water dynamics in an oak stand. Part 1. Soil moisture, water potentials and water uptake by roots. *Plant and Soil*, 172: 17-27

- Bréda N, Granier A, Dreyer E, Cochard H, 1993. Effects of soil water depletion on water relation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under natural conditions at Champenoux forest (France). *Ann Sci For*, **50** : 571-582
- Brenan JPM, 1959. Flora of Tropical East Africa: Leguminosae Mimosoidea. Crown agents for oversea Governments and Administrations. London, 1959.
- Briggs LJ, Shantz HL, 1914. Relative water requirements of plants. *J. Agric. Sci.*, **3**: 1-64
- Cazet M, 1989. Les plantations linéaires denses sur les sols sableux dégradés de la zone Centre-Nord du Sénégal. *Bois et Forêts des Tropiques*, **222**: 27-37
- Charreau C, Vidal P, 1965. Influence de l'*Acacia albida* (Del.) sur le sol, la nutrition minérale et les rendements des mils *Pennisetum* au Sénégal. *L'agronomie Tropicale*, **6-7**: 600-625
- Chevalier A, 1934. Nouvelles observations sur quelques acacias de l'Afrique occidentale. *Rev. Bot. Appliq.*, **14**: 875-884
- CIRAD-Forêt, 1996. Les parcs à faidherbia. *Cahiers scientifiques n°12 du CIRAD-Forêt*. CIRAD-CORAF-ORSTOM, 311p.
- Cochard H, 1991. Vulnérabilité à la cavitation de quelques espèces forestières feuillues et résineuses: aspects méthodologiques, importance écophysologique. *Thèse de Doctorat*, Université Paris-Sud Orsay.
- Cohen Y, Moreshet S, Fuchs M, 1987. Changes in hydraulic conductance of citrus trees following a reduction in wetted volume. *Plant Cell Environ.*, **10**: 53-57
- Condon AG, Richards RA, 1993. Exploiting genetic variation in transpiration efficiency in wheat: an agronomic view. In : *Stable isotopes and Plant Carbon-Water relations* (Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds) Academic Press, San Diego: 435-450
- Cruziat P, 1978. La circulation de l'eau dans la plante en flux non conservatif : quelques faits et problèmes. *Houille blanche*, **34** : 243-253
- CTFT, 1988. *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Synonyme: *Acacia albida* Del.). Monographie CTFT : 71p.
- Daansgaard W, 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, **16**: 436-468
- Damesin C, 1996. Relations hydriques, photosynthèse et efficacité d'utilisation de l'eau chez deux chênes méditerranéens caduc et sempervirent cooccurrents. *Thèse de Doctorat*. Université de Paris-Sud Orsay. 98 p + annexes.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1997a. Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia*, **111**: 25-35
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1997b. Seasonal and annual changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ in two co-occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. *Funct. Ecol.* sous presse
- Danso SKA, Bowen GD, Sanginga N, 1992. Biological nitrogen fixation in trees in agro-ecosystems. *Plant and Soil*, **141**: 177-196

- Davies WJ, Tardieu F, Trejo CL, 1994. How do chemical signals work in plants that grow in drying soils ? *Plant Physiol.*, **104**: 309-314
- Dawson TE, Ehleringer JR, 1991. Streamside trees that do not use stream-water: evidence from hydrogen isotopes ratios. *Nature*, **350**: 335-337
- Deleens E, Barthes L, Prioul JL, 1995. Modélisation du fractionnement isotopique du flux de C photosynthétique chez les végétaux à métabolisme C₃ et C₄ et les applications obtenues en chambre d'assimilation. In: "*Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes*" Les Colloques, n°70, INRA ed., Paris: 43-64
- Depommier D, 1996. Structure, dynamique et fonctionnement des parcs à *Faidherbia albida* (Del.) A Chev. Caractérisation et incidence des facteurs biophysiques et anthropiques sur l'aménagement et le devenir des parcs de Dossi et de Watinoma, Burkina Faso. *Thèse de doctorat*. Université Paris VI. 2 tomes : 519 p + annexes.
- Depommier D, Détéienne P, 1996. Croissance de *Faidherbia albida* dans les Parcs du Burkina Faso. Etude des cernes annuels dans la tige et le pivot racinaire. In: "*Les Parcs à Faidherbia*" Cahiers scientifiques n°12, CIRAD-Forêt ed. : 23-53
- Do F, Rocheteau A, Diagne AL, Grouzis M, 1997. Flux de sève et consommation en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord Ferlo. L'*Acacia* au Sénégal. Dakar, 3-5 décembre 1996. Réunion thématique ORSTOM-ISRA. ORSTOM, Colloques et Séminaires.
- Dreyer E, Tardieu F, Schulze E.D, Stiller V, Dizengremel P, Sehmer L, Label P, 1995. Regulation of photosynthetic activity in forest trees during drought. In: "*Contribution to forest tree physiology*". Eurosilva.
- Dreyer E, 1997. Photosynthesis and drought in forest trees. In: "*Trees, contribution to modern tree physiology*". Rennenberg H, Eschrich W, Ziegler H (eds): 215-238
- Dugas WA, 1990. Sapflow in stems. In: "*Remote sensing reviews*". Instrumentation for a studying vegetation canopies for remote sensing in optical and thermal infrared regions. Eds. NS Goel, JM Norman, **5**: 225-235
- Dunham KM, 1991. Phenology of *Acacia albida* trees in Zambezi riverine woodlands. *Afr. J. Ecol.*, **29**: 118-129
- Dupuy NC, Dreyfus BL, 1992. *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Applied Environmental Microbiology*, vol. **58** (8): 2415-2419
- Ehdaie B, Barnhart D, Waines JG, 1993. Genetic analyses of transpiration efficiency, carbon isotope discrimination and growth characters in breadwheat. In: "*Stable isotopes and Plant Carbon-Water relations*" Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds. Academic Press, San Diego: 419-434
- Ehleringer JR, 1988. Correlations between carbon isotope ratio, water-use efficiency and yield. In: "*Research and Drought Tolerance in Common Bean*". J White, G Hoogenboom, F Ibarra, and SP Singh (eds.) Proceedings Int. Bean Drought Workshop, Cali. 19-21 Oct 1987. International Centre for Tropical Agriculture (CIAT), Cali, Colombia.

- Ehleringer JR**, 1993. Gas-exchange implications of isotopic variation in arid-land plants. In: "*Water deficits-Plant responses from cell to community*". Smith JAC & Griffiths H (eds) Bios Scientific Publishers, Oxford: 265-284
- Ehleringer JR, Cook CS**, 1991. Carbon isotope discrimination and xylem D/H ratios in desert plants. In: "*Stable isotopes in plant nutrition, soil fertility, and environmental studies*". IAEA, Vienna: 489-497
- Ehleringer JR, Dawson TE**, 1992. Water uptake by plants: perspective from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 1073-1082
- Ehleringer JR, Vogel JC**, 1993. Historical aspects of stable isotopes in plant carbon and water relations. In: "Stable isotopes and Plant Carbon-Water relations". Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds. Academic Press, San Diego: 9-18
- Ewers FW, Cruiziat P**, 1990. Measuring water transport and shortage. In: "*Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*". Eds. Lassoie JP et Hinckley TM. CRC Press, Boca Raton, Ann. Arbor., Boston: 91-115
- Fagg CW, Barnes RD**, 1990. African *acacias*: study and acquisition of the genetic resources. Final Report on ODA Research Scheme R. 4348. *Oxford Forestry Institute, Oxford*, 99 p.
- FAO, UNESCO**, 1982. Carte Mondiale des Sols. Légende révisée: 125 p
- Farquhar GD, Ehleringer JR and Hubick KT**, 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **40**: 503-537
- Farquhar GD, Lloyd J**, 1993. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In: "*Stable isotopes and carbon water relations*", Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds. Academic press: 47-70.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA**, 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust J Plant Physiol*, **9**: 121-137
- Farquhar GD, Richards**, 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol*, **11**: 539-552
- Farquhar GD, Wong SC**, 1984. An empirical model of stomatal conductance. *Aust J Plant Physiol*, **11**: 191-210
- Field C, Mooney HA**, 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. "On the economy of *Plant Form and Function*". Givnish TJ, ed. New York Cambridge University Press: 25-55
- Flanagan LB, Ehleringer JR**, 1991. Stable isotope composition of stem and leaf water: applications to the study of plant water use. *Functional Ecology*, **5**: 270-277
- Flanagan LB, Ehleringer JR, Marshall JD**, 1992. Differential uptake of summer precipitations among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant Cell Environ*., **15**: 831-836
- Fontes J-Ch**, 1980. Environmental isotopes in groundwater hydrology. In: "*Handbook of environmental isotope geochemistry, vol I. The terrestrial environment*". Eds. P Fritz, JC Fontes. Elsevier, Amsterdam: 75-140

- Fort C, 1997. Régulation des échanges hydriques de jeunes plants de différentes espèces forestières feuillues et résineuses : effet de la contrainte hydrique, rôle du substrat et implication de signaux d'origine racinaire dans la régulation stomatique. *Thèse de Doctorat*, Nancy I: 50 p. + annexes.
- Gauthier D, Diem YR, Dommergues YR, Ganry F, 1985. Assessment of N₂ fixation by *Casuarina equisetifolia* inoculated with Frankia ORS 021001 using 15N methods. *Soil Biology and Biochemistry*, **17**: 375-379
- Granier A, 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.*, **42**: 193-200
- Granier A, 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.*, **3**: 309-320
- Granier A, Bréda N, Claustres JP, Colin F, 1989. Variation of hydraulic conductance of some adult conifers under natural condition. In: "Forest Tree Physiology". *Ann. Sci. For* **46**: 357-369
- Granier A, Claustres JP, 1989. Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Oecol. Plant.*, **10**: 295-310
- Green TH, Mitchell RJ, 1992. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to water stress. *New Phytol*, **122**: 627-633
- Guehl JM, Fort C, Ferhi A, 1995. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak. *New Phytol*, **131**: 149-157
- Guehl JM, Picon C, Aussenac G, Gross P, 1994. Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiol.*, **14**: 707-724
- Gueye M, Ndoye I, Dianda M, Danso SKA, Dreyfus B, 1997. Active N₂ fixation in several *Faidherbia albida* provenances. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, **11**: 63-70
- Guinko S, 1984. Végétation de Haute-Volta. *Thèse pour le grade de docteur ès Sciences Naturelles*. Université de Bordeaux III/UER Aménagement et ressources naturelles. Département de l'homme et son environnement : 318 p
- Hall AE, Ismail AM, Menendez CM, 1993. Implications for plant breeding of genotypic and drought-induced differences in water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and gas exchange. In: "Stable isotopes and Plant Carbon-Water relations". Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds. Academic Press, San Diego: 349-369
- Hall AE, Mutters RG, Hubick KT, Farquhar GD, 1990. Genotypic differences in carbon isotope discrimination by cowpea under wet and dry field conditions. *Crop. Sci.*, **30**: 300-305
- Handley LL, Odee D, Scrimgeour CM, 1994. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ patterns in savanna vegetation: dependance on water availability and disturbance. *Funct. Ecol.*, **8**: 306-314
- Handley LL, Raven JA, 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell Environ*, **15**: 965-985

- Harmand JM, Njiti CF**, 1992. *Faidherbia albida* in Northern Cameroon : Provenance trials and crop associations. In : "*Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics". *Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991*. Vandenbeldt ed., ICRISAT-ICRAF: 79-82
- Hubick KT**, 1990. Effects of nitrogen source and water limitation on growth, transpiration efficiency and carbon isotope discrimination in peanut cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.*, **17**: 413-430
- Hubick KT, Farquhar GD, Shorter R**, 1986. Correlation between water use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm. *Aust. J. Plant Physiol.*, **13**: 803-816
- Hubick KT, Gibson A**, 1993. Diversity in the relationship between carbon isotope discrimination and transpiration efficiency when water is limited. In: "*Stable isotopes and carbon water relations*", Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds. Academic press: 311-326
- Hubick KT, Shorter R and Farquhar GD**, 1988. Heritability and genotype x environment interactions in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency of peanuts (*Arachis hypogea* L.). *Aust. J. Plant Physiol.*, **15**: 799-813
- ICRAF**, 1989. Potentialités agroforestières de la zone semi-aride du Burkina Faso. *Rapport AFRENA/SALWA*, n°24, J. Pégorié, éd. : 117 p
- Ismail AM, Hall AE**, 1993. Inheritance of carbon isotope discrimination and water use efficiency in cowpea. *Crop Sci.*, **33**: 498-503
- Jarrell WM, Virginia RA**, 1990. Soil cation accumulation in a mesquite woodland: sustained production and long-term estimates of water-use and nitrogen fixation. *J. Arid Envi.*, **18**: 51-58
- 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. London*, **273**: 593-610
- Jenkins MB, Virginia RA, Jarrel, WM**, 1988. Depth distribution and seasonal populations of mesquite-nodulating rhizobia in warm desert ecosystems. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, **52**: 1644-1650
- Joffre R**, 1993. How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands. *Ecology*, **74**(2): 570-582
- Joffre R, Rambal S**, 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica Oecol. Plant.*, **9** (4): 405-422
- Johnson DA, Asay KA, Read JJ**, 1993. Genotypic and environmental variations for carbon isotope discrimination in crested wheatgrass, a perennial forage grass. In: "*Stable isotopes and carbon water relations*". Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds., Academic press: 268-280
- Joly H**, 1991. *Acacia albida* ou *Faidherbia albida* ? Taxonomie : potentialités de l'électrophorèse enzymatique, *Bois For Trop*, **230** : 33-37
- Jones HG, Sutherland RA**, 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ*, **14**: 607-612
- Jusserand C**, 1980. Extraction de l'eau intersticielle des sédiments et des sols. Comparaison des valeurs de l'oxygène 18 par différentes méthodes. Premiers résultats. *Catena*, **7**: 87-96

- Knight JD, Thies JE, Singleton PW, van Kessel C**, 1995. Carbon isotope composition in N₂-fixing and N-fertilized legumes along an elevational gradient. *Plant and Soil*, **177**: 101-109
- Knight JD, Verhees F, van Kessel C, Slinkard AE**, 1993. Does carbon isotope discrimination correlate with biological nitrogen fixation ? *Plant and Soil* : 151-153
- Kramer J, Boyer JS**, 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press: 495 p
- Kumarasinghe KS, Kirda C, Mohamed ARAG, Zapata F, Danso SKA**, 1992. ¹³C isotope discrimination correlates with biological nitrogen fixation in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Plant and Soil*, **139**: 145-147
- Küppers M**, 1984. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow II. Stomatal responses, water use, and hydraulic conductivity in the root/leaf pathway. *Oecologia*, **64**: 344-354
- Lambers H, Poorter H**, 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, **23**: 187-261
- Le Roux X, Bariac T, Mariotti A**, 1995. Spatial partitioning of the soil water resources between grass and shrub components in a West African humid savanna. *Oecologia*, **104**: 147-155
- Lemaître C**, 1954. *Le Faidherbia albida*. Thèse présentée au concours de Principalat d'Ingénieur Agr. F.O.M.; 51 p
- Loustau D, Granier A, El Hadj Moussa F**, 1990. Evolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Ann. For. Sci.*, **21**: 599-618
- Lu P**, 1992. Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (*Abies alba* Miller, *Picea abies* (L.) Karsten et *Pinus sylvestris* L.) ; effet de l'âge. *Thèse de Doctorat*, Université de Nancy I, 116 p.
- Marino BS and Mc Elroy MB**, 1991. Isotopic composition of atmospheric CO₂ inferred from carbon in C₄ plant cellulose. *Nature*, **349**: 127-131
- Marunda CT**, 1993. Geographical variation and physiological studies in *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (*syn Acacia albida* Del.). *M.Sc. Thesis*, Australian National University Department Forestry.
- Mathieu R, Bariac T**, 1996. An isotopic study (²H and ¹⁸O) of water movements in clayey soils under a semiarid climate. *Water Resources Research* vol. **32**: 779-789
- Meinzer FC, Grantz DA**, 1991. Coordination of stomatal, hydraulic and canopy boundary layer properties: do stomata balance conductances by measuring transpiration ? *Physiol Plant*, **83**: 324-329
- Meinzer OE**, 1927. Plants as indicators of groundwater. *U.S.G.S. Water Supply paper*, 577. U. S. Government Printing Office. Washington D.C.
- Mitchell AK, Hinckley TM**, 1993. Effects of foliar nitrogen concentration on photosynthesis and water-use efficiency in Douglas-fir. *Tree Physiol.*, **12**: 403-410
- Monteith JL**, 1965. Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Bot.*, **19**: 206-234

- Nageswara Rao RC, Wright GC, 1994. Stability of the relationship between specific leaf area and carbon isotope discrimination accross environment in peanut. *Crop Science*, **43**: 98-103
- Näsholm T, 1994. Removal of nitrogen during needle senescence in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia*, **99**: 290-296
- Ndoye I, Gueye M, Danso SKA, Dreyfus B, 1995. Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ^{15}N isotope dilution technique. *Plant and Soil*, **172**: 175-180
- Nongonierma A, 1979. Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. X Phénologie en culture et dans la nature, types biologiques, nombres chromosomiques. Bull IFAN, t 41 série A, n°4: 732-760
- O'Leary MH, 1993. Biochemical basis of carbon isotope fractionation. In : *Stable isotopes and Plant Carbon-Water relations* (Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds). Academic Press, San Diego: 19-28
- Ouedraogo JS, 1994. Dynamique et fonctionnement des parcs agroforestiers traditionnels du Plateau Central Burkinabè. Influence des facteurs biophysiques et anthropiques sur la composante arborée. *Thèse de Doctorat*, Univ Paris 6 : 222 p.
- Passioura JB, 1977. Grain yield, harvest index and water use index of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, **13**: 191-201
- Passioura JB, 1982. Water in the soil-plant atmosphere continuum. *Encycl. Plant Physiol.*, New Series **12B**: 5-33
- Pearcy REW, Schulze ED, Zimmermann R, 1989. Measurement on transpiration and leaf conductance. In: "Plant Physiological Ecology: Field methods and Instrumentation". Eds. Pearcy REW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW. Chapman and Hall: 137-160
- Pélissier P., 1980. L'arbre en Afrique tropicale. La fonction et le signe. *Cahiers ORSTOM, Sci. Hum.*, **3-4**: 127-130
- Penman HL, 1948. Natural evaporation from open water, bare soils and grass. *Proc. R. Soc. Ser. A*. **193**: 120-145
- Picon C, 1996. Effets combinés d'un doublement de la concentration en CO_2 de l'air et de sécheresses édaphiques sur la croissance et l'efficience d'utilisation de l'eau de *Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Pinus pinaster*. *Thèse de Doctorat*, Université de Nancy I : 49 p + annexes
- Poorter H, Remkes C, 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, **83**: 553-559
- Rambal S, 1984. Water balance of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia*, **62**: 18-25
- Rapidel B, 1995. Etude expérimentale et simulation des transferts hydriques dans les plantes individuelles. Application au caféier (*Coffea arabica* L.). *Thèse de Doctorat*, Université de Montpellier II. 238 p + annexes

- Raschke K, 1975. Simultaneous requirement of carbon dioxide and abscissic acid for stomatal closing in *Xanthium strumarium* L. *Planta*, **125**: 243-259
- Raven JA, Farquhar GD, 1990. The influence of N metabolism and organic acid synthesis on the natural abundance of isotopes of carbon in plants. *New Phytol.*, **116**: 505-529
- Reich PB, Hinckley TM, 1989. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf conductance in two oak species. *Funct. Ecol.*, **3**: 719-726
- Reich PB, Walters MB, Tabone TJ, 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status: 2. Water and nitrogen use efficiency in photosynthesis. *Tree Physiol.*, **5**: 173-184
- Ridolfi M, 1995. Fonctionnement stomatique d'arbres forestiers en situation de carence calcique, et dans le cas d'une insensibilité à l'acide abscissique : conséquences pour l'assimilation de carbone. *Thèse de Doctorat*, Université de Nancy I: 58 p + annexes
- Robbertse PJ, Venter G, Janse Van Rensburg H, 1980. The wood anatomy of the south african Acacias. *IAWA Bull.*, **1**, **3**: 93-103
- Sa TM, Israel DW, 1995. Nitrogen assimilation in nitrogen-fixing soybean plants during phosphorous deficiency. *Crop Sci.*, **35**: 814-820
- Sanginga N, 1992. Early growth and N₂-fixation of *Leucaena* and *Gliricidia* at different levels of phosphorus application. *Fertilizer Research*, **31**: 165-173
- Sanginga N, Bowen GD, Danso SKA, 1990a. Assessment of genetic variability for N₂ fixation between and within provenances of *Leucaena leucocephala* and *Acacia albida* estimated by ¹⁵N labelling techniques. *Plant and Soil*, **127**: 168-178
- Sanginga N, Danso SKA, Zapata F, Bowen GD, 1990b. Influence of reference trees on N₂-fixation estimates in *Leucaena leucocephala* and *Acacia albida* using ¹⁵N-labelling techniques. *Biol. Ferti. Soils*, **9**: 341-346
- Sanginga N, Mulongoy K, Ayanaba A, 1989. Nitrogen of field inoculated *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit estimated by the nitrogen-15 and the difference method. *Plant and Soil*, **117**: 269-274
- Schulze ED, Cermak J, Mattyssek R, Penka M, Zimmermann R, Vasicek F, Gries W, Kucera J, 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees: a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, **66**: 475-483
- Schulze ED, Gebauer G, Ziegler H, Lange OL, 1991. Estimates of nitrogen fixation by trees on an aridity gradient in Namibia. *Oecologia*, **88**: 451-459
- Shearer G, Kohl DH, 1988. Estimates of N₂ fixation in ecosystems: the need for a basis of the ¹⁵N natural abundance method. In: "Stables isotopes in ecological research". Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (Eds), Springer Verlag: 343-374
- Shearer G, Kohl DH, Virginia RA, Bryan BA, Skeeters JL, Nielsen ET, Sharifi MR, Rundel PW, 1983. Estimates of N₂ fixation from variation in the natural abundance of ¹⁵N in Sonoran Desert Ecosystems. *Oecologia*, **56**: 365-373

- Shuttleworth J, Wallace JS, 1985. Evaporation from sparse crops - an energy combination theory. *Q.J.R. Meteorol. Soc.*, **111**: 839-855
- Smith DM, Allen SJ, 1996. Measurement of sapflow in plant stems. *J. Exp. Bot.*, Vol 47, n° 305: 1833-1833
- Sneizko RA, 1987. Range-wide provenance variation in nodulation of *Acacia albida* seedlings. *NFTA research report*, vol 5: 20-21
- Sneizko RA, Stewart HTL, 1989. Range-wide provenance variation in growth and nutrition of *Acacia albida* seedlings propagated in Zimbabwe. *Forest Ecol. Manage.*, **27**: 179-197
- Sprent J, 1979. The biology of nitrogen fixation. Mac Graw-Hill, New York: 91-94
- Stark N, 1992. The effects of water and multi-nutrient stress on xylem sap chemistry, photosynthesis and transpiration of seedlings of two eucalyptus. *Trees Structure and Function*, **6**: 7-12
- Taylor HP, 1974. The application of oxygen and hydrogen isotopes studies to problems of hydrothermal alterations and ore deposition. *Econ. Geol.*, **69**: 843-883
- Terwilliger VJ, 1997. Changes in the $\delta^{13}\text{C}$ values of trees during a tropical rainy season: some effects in addition to diffusion and carboxylation by Rubisco ? *Am. J. Bot.*, **84** (12): 1693-1700
- Torrekens P, Lemane I and Gambo S, 1992. Trial of nine *Acacia albida* provenances in Dosso, Niger. In : "*Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics". *Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991*. Vandenbeldt ed., ICRISAT-ICRAF, 77-89
- Tyree MF, Ewers FW, 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.*, **119**: 345-360
- Tyree MT, Zimmermann MH, 1971. The theory and practice of measuring transport coefficients and sapflow in the xylem of red maple stems (*Acer rubrum*). *J. Exp. Bot.*, **22**: 1-18
- Valentini R, Scarascia Mugnozza GE, Ehleringer JR, 1992. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a mediterranean macchia ecosystem. *Function Ecol.*, **6**: 627-631
- Van den Boogard R, 1996. Variation among wheat cultivars in efficiency of water use and growth parameters. PhD thesis. Universiteit Utrecht.
- Van den Honert TH, 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Faraday Soc.*, **3**: 146-153
- Vandenbeldt RJ, 1991. Rooting systems of western and southern African *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Syn. *Acacia albida* Del.)-a comparative analysis with biogeographic implications. *Agroforestry systems*, **14**: 233-244
- Vandenbeldt RJ, 1992. Problems with range-wide provenance trials of *Faidherbia albida* on sandy soils in Niger. In : "*Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics". *Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991*. Vandenbeldt ed., ICRISAT-ICRAF, 83-86
- Vassal J, 1977. Distribution maps of african *Acacia* species. Groupe international pour l'étude des *Mimosoideae*, 1977, **5**: 31 p

- Virginia RA, Jarrel, WM, Rundel PW, Shearer G, Kohl DH, 1988.** The use of the variation in the natural abundance of ^{15}N to assess symbiotic nitrogen fixation by woody plants. In: "*Stable isotopes in ecological research*". Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (Eds), Springer Verlag: 375-394
- Virginia RA, Jarrell WM, 1983.** Soil properties in a mesquite-dominated Sonoran Desert ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **47**: 138-144
- Virgona JM, Hubick KT, Rawson HM, Farquhar GD, Downes RW, 1990.** Genotypic variation in transpiration efficiency, carbon-isotope discrimination and carbon allocation during early growth in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol.*, **17**: 207-214
- Wheatherly PE, 1970.** Some aspects of water relations. *Adv. Bot. Res.*, **3**: 171-206
- White JWC, Cook ER, Lawrence JR, Broecker WS, 1985.** The D/H ratios of sap in trees: implications for water sources and tree rings D/H ratios. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **49**: 237-246
- Wright GC, Hubick KT, Farquhar GD, Nageswara Rao RC, 1993.** Genetic and environmental variation in transpiration efficiency and its correlation with carbon isotope discrimination and specific leaf area in peanut. In: "*Stable isotopes and carbon water relations*", Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds., Academic press: 247-268
- Yoneyama T, Ohtani T, 1983.** Variation of natural ^{13}C abundances in leguminous plants. *Plant Cell Physiol.* **24**: 971-977
- Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR, 1987.** Stomatal Function. Stanford University Press. Stanford California: 503 p
- Zimmermann MH, 1983.** *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York.

Nom: ROUPSARD

Prénom: Olivier

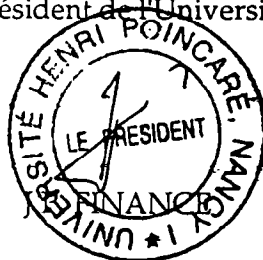
DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I

en ECOPHYSIOLOGIE FORESTIERE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 12.01.98 n° 146

Le Président de l'Université



RESUME

Faidherbia albida (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida*, Del.) est un arbre à usages multiples de la famille des Legumineuses, très répandu en Afrique. Sa stratégie face à la sécheresse apparaît très originale : il est présent en zone semi-aride mais sa phénologie est inversée par rapport aux pluies : il débouresse en fin de saison des pluies, fructifie et croît en cours de saison sèche, puis perd ses feuilles au début de la nouvelle saison des pluies. Son fonctionnement hydrique est très peu connu.

Nous avons mené des suivis saisonniers du fonctionnement hydrique d'arbres adultes en parc agroforestier (Burkina Faso, Afrique de l'Ouest ; 920 mm de pluies). Le potentiel hydrique de base est resté élevé tout au long de la saison sèche, indiquant que les arbres accédaient en permanence à des horizons de sol très bien pourvus en eau. Les racines descendaient jusqu'au voisinage de la nappe (-7 à -15 m selon les sites). La teneur isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) de l'eau du sol, de la nappe et de la sève brute indiquait que les arbres absorbaient essentiellement au voisinage de la nappe, sauf au moment des pluies, où ils opéraient un basculement vers la surface. Les arbres transpiraient intensément, notamment au début de la saison sèche (environ 400 litres par jour pour un arbre de 65 cm de diamètre, mesuré par une méthode de flux de sève). Mais la densité des tiges était faible, et la transpiration annuelle de la composante arbre des parcelles est restée inférieure à 5 % des pluies. En cours de saison sèche, la contrainte hydrique édaphique a augmenté modérément (légère diminution des potentiels hydriques de base, réduction de 50 % de la conductance hydraulique totale spécifique sol-feuilles). Les composantes édaphique et atmosphérique de la contrainte hydrique ont probablement contribué à la fermeture des stomates en cours de saison sèche. Nous avons suivi les variations de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (rapport de l'assimilation nette à la conductance stomatique, A/g) à l'aide la composition isotopique en carbone des feuilles, $\delta^{13}\text{C}$. A/g a diminué en cours de saison sèche malgré la fermeture des stomates. La capacité photosynthétique a donc pu être affectée, et nous avons recherché une cause nutritionnelle. La teneur en azote foliaire a effectivement chuté de 50 % en cours de saison sèche : *F. albida* n'absorbait et ne fixait probablement l'azote que dans une étroite « fenêtre » correspondant à l'initiation foliaire, lorsque les horizons de surface sont encore humectés et que l'azote de surface reste mobilisable. La croissance radiale s'est arrêtée précocement en cours de saison sèche, avant la chute des feuilles : elle était peut-être aussi tributaire de la réduction de la capacité photosynthétique. La chute des feuilles a commencé après les nouvelles pluies, elle serait donc indépendante de la sécheresse édaphique : en revanche, l'étroite « fenêtre » d'assimilation et de fixation prédisposerait à la sénescence des feuilles en cours de saison sèche, et pourrait expliquer leur abscission.

La stratégie d'utilisation de l'eau de juvéniles qui n'ont pas encore atteint la nappe est certainement très critique, et pourrait expliquer pourquoi certaines provenances à croissance rapide montrent de faibles taux de survie dans les essais pratiqués en zone sèche. Nous avons utilisé des provenances panafricaines à croissance initiale contrastée pour décrire la diversité des caractères écophysiologiques de *F. albida* au stade jeune plant. Nous avons testé les facteurs *Provenance*, *Disponibilité en eau du sol* et *Site expérimental* (en serre à Nancy-France ou en pépinière à Ouagadougou-Burkina Faso), facteurs qui sont susceptibles d'affecter l'efficacité d'utilisation de l'eau intégrée (W : rapport biomasse sèche produite sur eau consommée). La fixation de l'azote peut également moduler W , en jouant soit sur A , soit sur l'allocation de carbone pour la symbiose. La fixation de l'azote a été estimée par l'abondance naturelle de l'azote 15 ($\delta^{15}\text{N}$), et modulée par l'apport de phosphore. Les provenances vigoureuses présentaient une surface foliaire et une transpiration plus importantes et investissaient moins dans la croissance racinaire. Les écarts de vigueur entre provenances étaient très réduits sur le site plus contraignant de Ouagadougou : les provenances vigoureuses perdaient une grande partie de leur avantage de croissance initiale, montrant une moindre rusticité. Ces éléments semblent essentiels pour interpréter leur médiocre survie en zone sèche. Les différences interprovenances de W , A/g et de discrimination isotopique du carbone, Δ étaient significatives mais modérées. A/g était meilleur pour les provenances les plus vigoureuses, un fait confirmé par Δ . Mais la relation entre W et Δ différait entre provenances, probablement en raison de différences dans les processus non-photosynthétiques. Les provenances vigoureuses, qui fixaient davantage d'azote, présentaient des valeurs de W plus faibles pour un même Δ . Des pertes de carbone, liées peut-être aux exigences de la symbiose pourraient expliquer ceci. La relation entre W et Δ , testée sur les deux sites, différait principalement à cause des différences de déficit de saturation de l'air. La relation entre A/g et Δ semblait conservée au contraire. Nous en concluons qu'il existait un lien étroit entre A/g et Δ , démontrant la pertinence de l'utilisation de $\delta^{13}\text{C}$ sur le terrain pour estimer A/g , mais pas W .

Faidherbia albida apparaît en définitive comme une espèce phréatophyte à l'état adulte, ce qui l'affranchit relativement de la contrainte hydrique édaphique. Son débourrement très tardif a peu d'impact sur son fonctionnement hydrique, mais affecte grandement la nutrition, et probablement la photosynthèse et la croissance. Au stade juvénile, les stomates se ferment très rapidement en réponse à une sécheresse édaphique modérée, montrant une stratégie « d'évitement » de la sécheresse. Nous concluons que *F. albida* représente un excellent modèle végétal pour l'étude de l'impact de la sécheresse à différents stades physiologiques.

MOTS-CLES :

Afrique / Agroforesterie / *Faidherbia albida* / Sécheresse / Fonctionnement hydrique / Transpiration / Flux de sève / Profondeur de prélèvement de l'eau par les racines / Efficacité d'utilisation de l'eau / Interactions *Génotype x Environnement* / Fixation symbiotique de l'azote / Discrimination isotopique du carbone, Δ / Abondance naturelle du ^{15}N , $\delta^{15}\text{N}$ / Composition isotopique en oxygène de l'eau, $\delta^{18}\text{O}$.

ÉCOPHYSIOLOGIE DE *FAIDHERBIA ALBIDA*

Fonctionnement hydrique en parc agroforestier
et variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles

par Olivier ROUPSARD, écophysiologiste, CIRAD-Forêt
Hélène I. JOLY, généticien, CIRAD-Forêt
Erwin DREYER, écophysiologiste, INRA



Le parc à *Faidherbia albida* de Dossi pendant la saison des pluies.

F *aidherbia albida*, espèce africaine inféodée aux zones semi-arides, à répartition particulièrement vaste, propagée et favorisée principalement par les pratiques humaines, prospère sous des climats, et notamment sous des régimes pluviométriques assez contrastés. Une importante variabilité génétique a été révélée grâce aux essais comparatifs. Certaines provenances témoignent notamment d'une forte croissance initiale, ce qui pourrait faire l'objet d'une sélection.

Au Burkina Faso, des essais comparatifs à large spectre de provenances ont été réalisés à cet effet par le CIRAD-Forêt (ex-C.T.F.T.) et l'IRBET * (BILLAND, DE FRAMOND, 1992 ; BASTIDE, DIALLO, 1996) dans trois stations à pluviométrie contrastée, en zones soudanienne et soudano-sahélienne. Le classement pour la croissance initiale des provenances, ainsi que pour le taux de survie, est modifié selon la station considérée et selon l'année des semis, ce qui suggère une interaction possible entre génotype et environnement pour ces deux variables.

Nous avons fait l'hypothèse que le facteur environnemental déterminant pour cet effet pourrait être la ressource en eau édaphique et nous allons tenter de le démontrer.

* Institut de Recherche en Biologie et Ecologie Tropicale.

Faidherbia albida est souvent présenté comme une espèce résistante à la sécheresse, en raison de sa phénologie inverse au stade adulte (feuillaison, croissance, fructification en saison sèche, chute des feuilles à l'arrivée des pluies pour la majorité des individus). Nous avons donc axé nos travaux sur l'étude du fonctionnement hydrique de *Faidherbia albida*, afin de préciser ses exigences réelles en termes de ressource hydrique, à l'aide de méthodes écophysiologiques.

Idéalement, il faudrait pouvoir à terme décrire les exigences de *Faidherbia albida* selon au moins trois facteurs :

- la provenance,
- la « ressource en eau du sol », susceptible de varier selon les stations, à la fois en termes de ressource totale annuelle et d'accessibilité dans le profil pédologique,
- l'âge, le stade de développement et la phénologie associée (phénologie normale caractéristique des juvéniles, phénologie inverse caractéristique des adultes).

Dans un premier temps, nous nous sommes limités à l'étude de deux situations tranchées :

- Fonctionnement hydrique d'adultes dans un parc typique à *Faidherbia albida*. L'objectif est ici d'apprécier si des individus adultes, dans ces condi-

tions particulières, subissent ou non une phase de contrainte hydrique au cours de leur cycle annuel de croissance et s'il existe des différences d'intensité de cette contrainte selon le type de terrain.

Nous cherchons à relier des facteurs environnementaux (disponibilité en eau du sol, ETP) à leurs effets physiologiques (transpiration, régulation stomatique, croissance).

- Croissance initiale et consommation en eau de semis de diverses provenances, soumis à un stress hydrique modéré, en conditions semi-contrôlées (sous serre). L'objectif principal est d'apprécier la variabilité intraspécifique dans la réponse à la contrainte hydrique de variables écophysiologiques et de rechercher les interactions provenance $\times$ contenu en eau du sol. Le second objectif est de tester la pertinence de variables, comme l'efficacité d'utilisation de l'eau (W) et la discrimination isotopique du carbone Δ (variables qui intègrent en particulier le fonctionnement stomatique dans le temps), pour décrire la tolérance à la sécheresse des diverses provenances.

Nous présentons ici les premiers résultats obtenus dans le cadre de ce programme de recherche.

1. FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DE *FAIDHERBIA ALBIDA* ADULTES

Les études ont été menées dans le parc agroforestier de Dossi (province du Houet, Burkina Faso, en zone soudanienne). Il s'agit d'un parc de 350 ha, avec une large dépression centrale aux sols profonds, bordée de collines sur sols colluvionnaires ou cuirassés qui reçoit environ 900 mm de pluies par an. Les sols sont dans l'ensemble chimiquement riches, issus de l'altération de roches basiques birimiennes. Le peuplement de *Faidherbia albida* est assez homogène dans la dépression centrale, avec une densité pouvant atteindre localement 30 arbres/ha et une abondance spécifique relative de 80 % (DEPOMMIER, DETIENNE 1996).

Une campagne de mesures a été menée au cours de la saison sèche 1994-95, durant laquelle nous avons évalué la contrainte hydrique subie par trois

groupes d'arbres adultes, situés sur des sols de profondeur inégale, en mesurant :

- les potentiels hydriques foliaires,
- la transpiration des arbres par la méthode des flux de sève (GRANIER, 1985) sur le groupe d'arbres situé dans la dépression centrale.

THÉORIE

■ Suivi saisonnier des potentiels hydriques

Le modèle qui sous-tend l'interprétation des mesures de potentiel hydrique veut que l'eau circule en suivant le continuum sol-plante-atmosphère ; le

moteur de ce transfert est l'évaporation par les feuilles. L'évaporation est conditionnée principalement par :

- le déficit de pression de vapeur d'eau ou Δw (c'est-à-dire par une fonction de la température et de l'humidité relative) ;
- le rayonnement au niveau du couvert ;
- le degré d'ouverture des stomates.

L'eau circule sous tension selon un gradient de potentiel décroissant du sol (potentiels peu négatifs) vers l'atmosphère (potentiels très négatifs). On utilise un modèle inspiré de la loi d'Ohm ($U = R.I.$) pour relier le gradient de potentiel hydrique entre deux points de l'arbre au flux d'eau (JARVIS, 1975) :

$$F = g_L (\Psi_s - \Psi_f) \quad (\text{ég. 1})$$

F : flux (l h^{-1})

g_L : conductance hydraulique ($\text{l h}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)

Ψ_s : potentiel hydrique du sol (MPa)

Ψ_f : potentiel hydrique foliaire (MPa)

Les potentiels hydriques peuvent être mesurés à l'aide d'une chambre à pression de Scholander. On déduit de l'équation (1) que si le flux est nul, alors : $\Psi_s - \Psi_f = 0$, c'est-à-dire $\Psi_s = \Psi_f$. Il est donc possible d'estimer le potentiel du sol à l'aide d'une mesure de potentiel dans la feuille lorsque le flux est nul. Cette condition se rencontre idéalement le matin avant le lever du soleil, si la transpiration est nulle (déficit de saturation de l'air très faible, stomates fermés) et que la plante s'est équilibrée avec le sol. On estime alors le potentiel du sol dans l'horizon où la plante puise l'eau préférentiellement (potentiel le plus favorable pour elle, c'est-à-dire le moins négatif) par un potentiel hydrique de fin de nuit ou potentiel de base (Ψ_b). Le potentiel de feuille varie au cours de la journée avec le flux pour une conductance hydraulique (g_L) et un potentiel de sol donnés. Une différence de potentiel entre le sol et la feuille témoigne à elle seule de l'existence d'un flux de sève, donc d'une transpiration.

■ Suivi des densités de flux de sève dans le tronc

La mesure de la variable F de l'équation (1) peut être réalisée à l'échelle de l'arbre à l'aide de méthodes thermiques. Différentes méthodes sont utilisées ; elles partent toutes du postulat que le flux mesuré à la base du tronc à l'échelle horaire est le reflet fidèle de la transpiration foliaire totale (aux erreurs minimales près du stockage et déstockage transitoires et quotidiens de l'eau dans les tissus).

Des capteurs radiaux de flux de sève (GRANIER, 1985) sont placés dans l'aubier conducteur périphé-

rique (entre 0 et 2 cm sous le cambium) des troncs d'une dizaine d'arbres adultes. Cette méthode qui a été calibrée en laboratoire permet de relier une densité de flux ($\text{l dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) à une différence de température entre un capteur chauffé (effet Joule, puissance constante) et un capteur froid (non chauffé) sur le trajet de la sève. Lorsque le flux est nul (avant le lever du jour), la différence de température entre les deux capteurs est maximale (10 à 12°C) ; le capteur chaud dissipe uniquement par diffusion dans l'aubier. Plus le flux est important, plus la température du capteur chaud tend vers celle du capteur froid ; le capteur chaud dissipe alors à la fois par diffusion et par convection. On enregistre une mesure toutes les 10 secondes.

■ Sensibilité de semis en pot à une sécheresse poussée

L'objectif de cette expérience, qui complétait l'étude du fonctionnement hydrique en situation naturelle, était de définir un seuil de sécheresse déterminant l'arrêt de la croissance (arrêt de la photosynthèse, lié à la fermeture des stomates, mesuré par échanges gazeux) sur de jeunes plants en conditions contrôlées.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Trois sites ont été choisis dans le parc, selon un gradient de profondeur du sol

• **Site 1 (« site des flux »)**, sur sol profond dans la dépression centrale : le sol meuble a une profondeur de 6 m environ et repose sur une roche mère schisteuse. Une nappe permanente apparaît à la faveur de puits alentours, entre 6 et 15 m de profondeur selon les endroits et les saisons. Les arbres choisis ont des diamètres compris entre 30 et 60 cm et une hauteur entre 15 et 22 m. Sur ces arbres sont également enregistrés des flux de sève.

• **Site 2 (« site des drageons »)** : ce site sur sol moins profond et faiblement pentu regorge de drageons de *Faidherbia albida* consécutifs à l'abattage récent d'un gros arbre. On compare ici également l'évolution de la contrainte hydrique entre les drageons (jusqu'à 5 cm de diamètre et 2 m de haut) et les adultes (diamètre jusqu'à 30 cm, hauteur jusqu'à 15 m).

• **Site 3 (« site de la cuirasse »)** : le sol meuble y est très superficiel (quelques centimètres) et la cuirasse affleure en tous points. Les arbres sont assez chétifs (houppier peu étalé, diamètre entre 10 et 30 cm, hauteur jusqu'à 10 m).



Mesure des tensions de sève sur un champ de drageons de *Faidherbia albida* (site des drageons) à l'aide d'une chambre à pression portable de (Dossi, mars 1995).

Les potentiels hydriques de base (Ψ_b) et minima (Ψ_{min} , vers 11 h 30 T.U., heure constatée de la transpiration maximale) ont été mesurés à un jour d'intervalle sur les trois sites, à raison de 7 à 11 arbres adultes par site et 3 à 5 répétitions par arbre. Cinq campagnes de mesure ont été étalées sur l'ensemble de la saison sèche (de novembre 1994 à juin 1995).

La mesure de la transpiration des arbres a été réalisée à Dossi dans un site caractéristique du fond de valon (« site des flux »). Nous avons choisi d'enregistrer la transpiration d'une dizaine d'arbres, pour cinq dates réparties sur l'ensemble de la saison sèche. Nous cherchons à comparer l'intensité de la transpiration, au cours de la saison sèche, pour mettre en évidence la réponse des arbres à l'évolution de l'ETP-Penman, et de la contrainte hydrique caractérisée par le potentiel de base.

Trois plants appartenant à la provenance Matameye (Niger) ont été élevés en pot durant 18 mois en serre chaude, en régime hydrique et minéral optimal à Nancy, France. Ils ont ensuite été introduits en chambre climatisée (la température, l'humidité de l'air et l'éclairement sont régulés). On a arrêté toute irrigation et mesuré quotidiennement l'évolution du potentiel de base, des échanges gazeux (conductance stomatique à la vapeur d'eau et photosynthèse, chambre de photosynthèse por-

table LiCor 6200, éclairement PFD = 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{S}^{-1}$, CO_2 ambiant = 400 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$) sur trois rameaux feuillés par plant.

RÉSULTATS

■ Evolution saisonnière des potentiels hydriques (Ψ_b) (Ψ_{min})

Les potentiels de base moyens (fig. 1a, p. 90) sont compris entre -0,19 et -1,62 MPa, fourchette tout à fait comparable à ce qui peut être observé pour des arbres en conditions tempérées. Les effets site, date et les interactions (site $\times$ date) sont tous trois très hautement significatifs ($p < 0,001$). Les sites « flux » et « cuirasse » montrent une évolution saisonnière comparable, bien que ce dernier soit plus sec (Ψ_b plus négatifs) et que ses écarts-types soient plus élevés. On a enregistré une chute progressive des potentiels au cours de la saison sèche, puis une remontée vers le mois d'avril, qui a été précédé des premières pluies.

L'amplitude de variation est supérieure dans le site « drageons » et les écarts-types nettement plus importants. On a comparé (fig. 1 bis) le comportement relatif des drageons et des arbres adultes sur ce site. Les effets date, âge et interaction sont significatifs. Les écarts-types augmentent en cours de saison sèche pour s'amenuiser ensuite. On constate que les inégalités sont plus fortes dans le cas des gros arbres. Les potentiels remontent avant les pluies, ce qui est paradoxal. Après les premières pluies, les potentiels des deux sous-groupes se rejoignent.

L'évolution des potentiels hydriques mesurés en milieu de journée (Ψ_{min}) a présenté une diminution significative avec l'installation de la saison sèche, sans qu'il y ait eu toutefois de différence entre les sites. Dans l'ensemble, toutes les valeurs étaient inférieures à -2 MPa. L'arrivée des premières pluies a permis une légère remontée de ces valeurs.

L'existence d'un écart entre Ψ_{min} et Ψ_b (fig. 1c) montre que les arbres transpirent en toute saison. On remarque que les écarts sont plus importants en saison sèche sur le site « flux » et ne varient pas significativement entre les dates. Cette observation implique que la transpiration est restée élevée. Les écarts sont devenus particulièrement faibles dans le site « drageons » en janvier, indice d'une forte réduction de la transpiration. Après les premières pluies, les différences de potentiels étaient légèrement plus faibles sur le site « flux ». Il faut insister sur le fait que ces différences entre sites sont dues à des différences de potentiel de base, à potentiel minimal équivalent.

FIGURE 1

Evolution saisonnière du potentiel hydrique de base, du potentiel minimal et des densités de flux intégrées sur une journée, en trois sites, dans un parc agroforestier à Dossi, Burkina Faso.

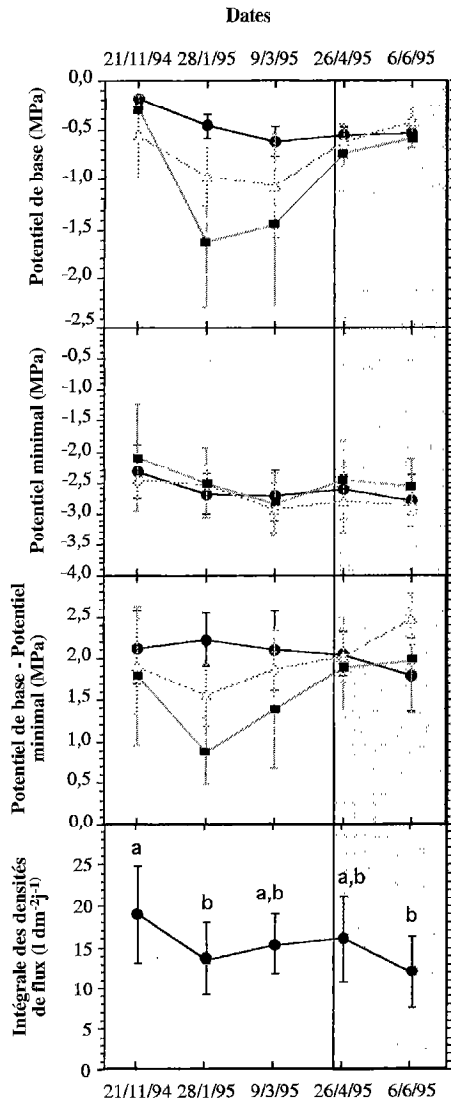


Figure 1a

Effet site : ***
Effet date : ***
Effet site x date : ***

Figure 1b

Effet site : n.s.
Effet date : **
Effet site x date : n.s.

Figure 1c

Effet site : ****
Effet date : ***
Effet site x date : **

Figure 1d

Effet date : *

- site "flux" ; sol profond/nappe
- site "drageons" ; sol superficiel
- △ site "cuirasse" ; sol squelettique
- saison sèche
- ▨ premières pluies

n.s. : différence non significative
* : significative ($p < 0,05$)
** : hautement significative ($p < 0,01$)
*** : très hautement significative ($p < 0,001$)

FIGURE 1BIS

Comparaison d'adultes et de drageons sur un même site pour les potentiels hydriques de base. Mise en évidence d'une remontée des potentiels avant les pluies.

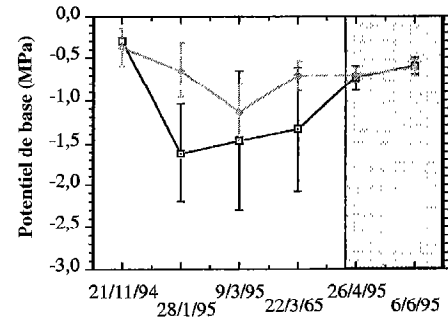


Figure 1bis

Effet site : **
Effet date : ***
Effet site x date : *

Evolution saisonnière des densités de flux de sève

La figure 2, p. 91, montre une cinétique journalière des densités de flux de sève à cinq dates, les trois premières en saison sèche et les deux suivantes après le début des pluies. La courbe supérieure représente l'ETP-Penman, c'est-à-dire le moteur de la transpiration. L'ETP varie assez peu, exception faite des passages nuageux les jours 3 et 4 et de quelques nuits pendant lesquelles le déficit de saturation est resté élevé.

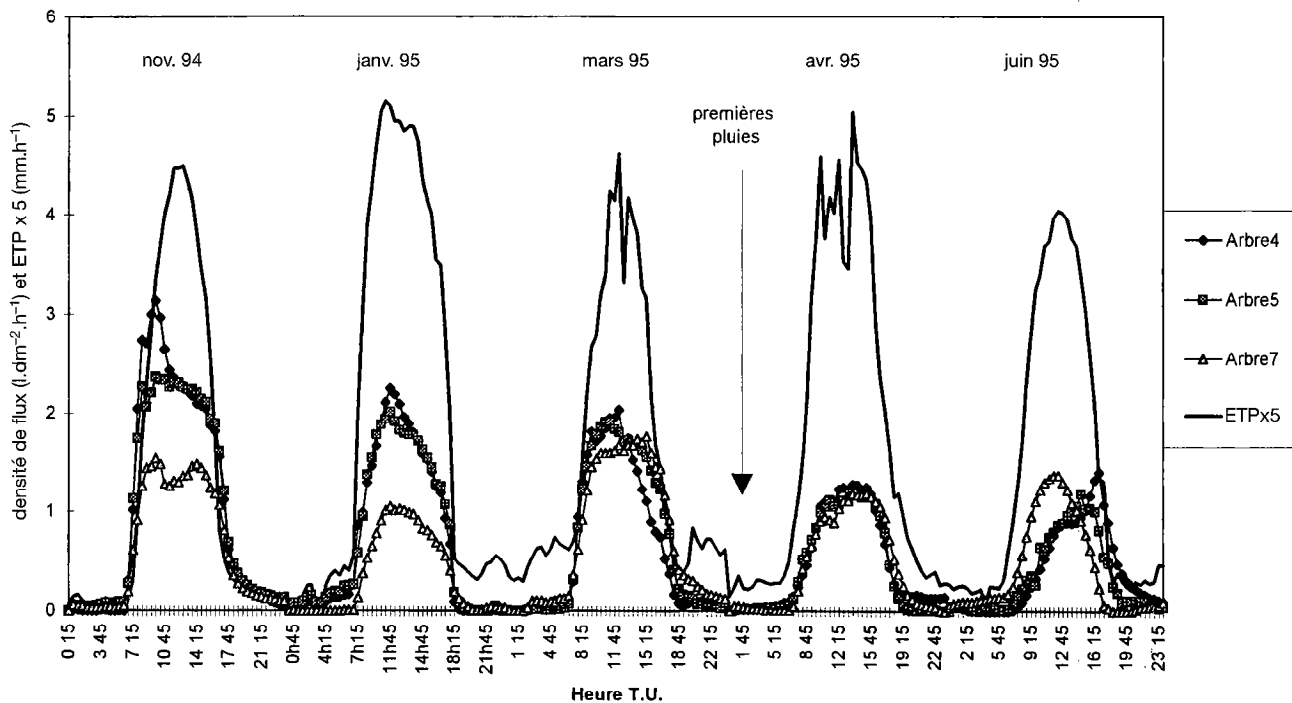
- **Amplitude** : les maxima journaliers varient selon les arbres et les saisons entre 1 et 3,5 $\text{l} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, ce qui est du même ordre de grandeur que pour les arbres des forêts tempérées.

- **Cinétique** : l'allure des cinétiques de densité de flux suit grossièrement le profil de la courbe d'ETP avec un léger retard et en marquant bien les accidents tels que les passages de nuages. Pour une même journée, les cinétiques diffèrent entre arbres, avec des courbes montrant un plateau ou passant brièvement par un maximum vers 11 h 30, puis montrant une brusque déclivité et un dernier plateau vers 14 h. Un maximum décalé vers la fin de journée a été observé le 5 juin.

- **Intégrale** (fig. 1d) : les cinétiques de densité de flux de sève intégrées sur une journée ($\text{l} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) montrent des différences significatives ($p = 0,04$), les deux dates de janvier et juin affichant une moindre transpiration. L'intégrale des courbes est assez variable entre arbres pour une date donnée, et les rapports varient d'ailleurs d'une saison à l'autre. La

FIGURE 2

Faidherbia albida : suivi au cours de la phase feuillée des densités de flux de sève sur 3 arbres adultes en site de fond de vallon.
Un pic = une journée



tendance globale au cours de la saison de végétation est celle d'une réduction modérée de la transpiration.

■ Dessèchement poussé en pot

La figure 3 montre l'évolution de la photosynthèse (A) en fonction du potentiel de base. L'intensité de la sécheresse se traduit par une diminution du potentiel de base, qui démarre à une valeur de $-0,2$ MPa (au début de l'expérience). La valeur de $-1,0$ MPa correspond à l'arrêt de la photosynthèse. Dans les quelques jours qui ont suivi, le potentiel a baissé brutalement entraînant la chute de la quasi-totalité du feuillage.

DISCUSSION

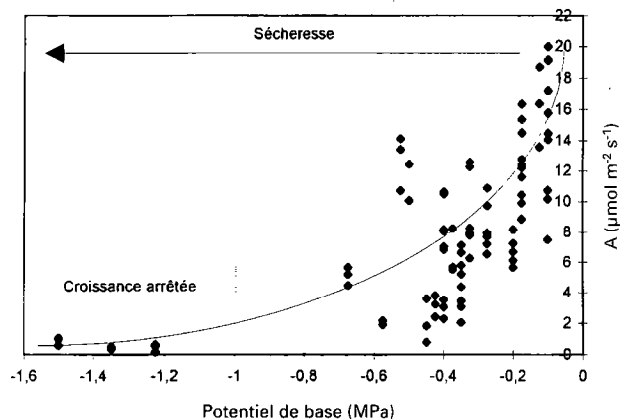
■ Potentiels hydriques

• Dans le bas-fond, il n'y pas de stress hydrique

Les différences d'évolution saisonnière de potentiel hydrique de base (Ψ_b) entre sites illustrent bien plusieurs caractéristiques de *Faidherbia*

FIGURE 3

Evolution de la photosynthèse au cours d'une sécheresse poussée en pot.
Trois plants suivis et trois feuilles/plant.
Un point = une mesure



albida en parc. Les arbres du site « flux » n'ont sans doute pas subi de contrainte hydrique significative au cours de la saison sèche. Cette absen-

ce de contrainte est confirmée par le fait que les densités de flux de sève n'ont diminué que très légèrement au cours de la saison. La ressource en eau était vraisemblablement suffisante pendant toute la saison sèche. Cette ressource est essentiellement localisée dans la nappe (horizons superficiels très secs). De plus, ces observations démontrent clairement que la défoliation intervenant en fin de saison sèche est totalement indépendante d'un effet de sécheresse et contrôlée par des facteurs indépendants de la disponibilité en eau.

• **Sur sol superficiel, le stress hydrique s'atténue aux premières pluies**

Sur le site « cuirasse », la baisse plus accusée de Ψ_b indique une baisse significative de la disponibilité en eau. De plus, la baisse importante de la différence $\Psi_b - \Psi_{min}$ implique vraisemblablement une réduction importante de la transpiration par fermeture des stomates. On remarque aussi des inégalités plus prononcées entre arbres que dans le site « flux ». Ces dernières pourraient s'expliquer :

- par des différences de surface foliaire entre arbres, conduisant à un épuisement plus rapide de la réserve localement chez certains d'entre eux,
- ou, plus probablement, par des différences de profondeur d'enracinement et de réserve en eau disponible.

Par contre une rapide réponse aux pluies a été constatée, suggérant le maintien d'une capacité d'absorption d'eau importante par des racines présentes en surface.

• **Le site « drageons » est plus difficile à interpréter**

Le sol est plus profond que sur le site cuirassé ; cependant, la décroissance de potentiel est plus accusée et les différences interarbres plus marquées mais, en l'absence d'une analyse de la nature des sols réservoirs et de la relation entre la teneur en eau des sols et leur potentiel (courbes pF/humidité) pour les différents sites, il paraît malaisé de conclure. La mesure de Ψ_b peut être affectée par l'existence d'une transpiration nocturne due aux faibles humidités de l'air, tendant à faire baisser les valeurs mesurées et les éloignant de la situation d'équilibre avec le sol recherchée. Cependant, un tel effet aurait dû être détecté sur tous les sites, ce qui n'était pas le cas. Nous avons, de plus, couvert la partie aérienne des drageons entiers, pendant la nuit, avec un sac plastique pour réduire leur évaporation : au matin, les valeurs de Ψ_b étaient identiques à celles des dra-

geons avoisinants, confirmant ainsi la validité de nos mesures.

Une légère remontée de potentiel de base a été observée avant l'arrivée des premières pluies, confirmée par une mesure supplémentaire fin mars. Pour expliquer ce phénomène, on peut invoquer des remontées d'eaux capillaires d'un réservoir profond ou une reprise de croissance racinaire, avec colonisation de couches plus profondes ; ces hypothèses paraissent malheureusement délicates à vérifier. Signalons ici une observation faite lors des mesures de fin mars : un certain nombre d'autres espèces très fortement décidues (*Lannea microcarpa*, *Ceiba pentandra*), qui étaient jusqu'alors défeuillées, ont débourré et étalé leurs feuilles. Quelques mesures de Ψ_b ont révélé des valeurs très voisines de ceux des drageons de *Faidherbia albida*, ce qui signifierait que ces arbres n'ont pas défeuillé précédemment pour des raisons de sécheresse ou ont bénéficié avant les pluies d'un apport d'eau souterrain.

■ **Densités de flux de sève brute dans les troncs**

- Le retard de transpiration relativement à l'ETP, visible le matin et le soir, est un phénomène classique qui s'interprète généralement comme la conséquence d'un déstockage de l'eau, venant des tissus et partant dans le flux transpiratoire sans être enregistré (le matin, l'arbre se « dessèche », et de stockage le soir (l'arbre « regonfle »). Un tel décalage a été observé maintes fois dans le cas des arbres tempérés (LU *et al.*, 1995).

• La variabilité dans le profil des courbes de densité de flux de sève pourrait s'expliquer en partie par l'hétérogénéité du fonctionnement stomatique, limitant la transpiration à certaines heures et provoquant un découplage relativement à l'ETP. Une forte dispersion des résultats entre arbres a souvent été mise en rapport avec l'augmentation de la contrainte hydrique caractérisée par le potentiel de base, mais cet argument ne semble pas concorder avec nos résultats. La plupart des arbres ferment ici leurs stomates l'après-midi et sont suffisamment éloignés pour ne pas se faire d'ombre mutuellement. Ces différences de profil au cours de la journée peuvent aussi s'expliquer par les différentes formes du houppier qui, selon les heures du jour, interceptent plus ou moins de lumière, donc transpirent en conséquence. Pourtant, force est de constater que le même arbre ne montre pas le même profil à différentes dates bien que la trajectoire du soleil sous ces latitudes varie assez peu. Reste la possibilité d'un biais introduit par la position des capteurs, qui a été décalée d'une mesure à l'autre.

S'agissant d'une méthode par mesures ponctuelles, elle est assez sensible à des hétérogénéités dans le bois (cicatrices fréquentes dans l'aubier des *Faidherbia albida*), ainsi qu'à des hétérogénéités azimutales de la conduction des flux ; s'agissant en outre d'une méthode thermique, elle est assez sensible à des gradients thermiques dans le bois et à leurs variations journalières.

- Sur le site des flux, les arbres ont présenté en cours de saison sèche une chute modérée des potentiels de base, avec stabilisation à partir du mois de mars, et aucune remontée avec les pluies. La ressource en eau doit être assez importante, et l'enracinement profond. Il est probable que les arbres s'alimentent à proximité d'une nappe ou dans ses remontées capillaires. La baisse de la densité de flux observée en juin est sans doute expliquée par la chute des feuilles ; celle que nous avons détectée en janvier est plus difficilement explicable.

- **Autre application possible de la méthode des flux**

Sachant, d'une part, que le sol en saison sèche se dessèche en superficie et que son évaporation devient négligeable et que, d'autre part, notre site est composé exclusivement de *Faidherbia albida*, nous pensons que la mesure du flux de sève de dix arbres côte-à-côte est très représentative de l'évapotranspiration de la parcelle. Il sera possible à terme de rapporter la transpiration annuelle des arbres aux précipitations totales, compte tenu de leur cinétique de transpiration journalière, saisonnière, de leur taille et de leur densité.

■ Sécheresse poussée en pot

L'arrêt de la croissance s'est produit pour un potentiel modéré de $-1,0$ MPa. Ce résultat peut être comparé à celui obtenu pour des espèces tempérées placées dans des conditions similaires. Les chênes (*Quercus sp.*) sont habituellement qualifiés d'espèces « tolérantes » à la sécheresse, puisqu'ils conservent l'aptitude à croître sous des contraintes hydriques importantes (jusqu'à des valeurs de Ψ_b voisines de $-2,5$ MPa : ROUPSARD *et al.*, 1996). Nous voyons que *Faidherbia albida* se comporte à la manière d'espèces très sensibles à la sécheresse, comme *Populus* ou *Betula*, qualifiées d'espèces « évitantes » (fermeture précoce des stomates, à des valeurs Ψ_b voisines ou

supérieures à -1 MPa, arrêt de croissance, chute des feuilles).

Il apparaît assez probable que *Faidherbia albida* soit une espèce sensible à la sécheresse, même sous contrainte assez modérée.

CONCLUSIONS

Ces tous premiers résultats de mesures de terrains illustrent la richesse d'une approche écophysiologique du fonctionnement hydrique de *Faidherbia albida*. Malgré les conditions difficiles, l'application de techniques développées en climat tempéré (mesures de potentiels hydriques, mesure des densités de flux de sève *in situ*) s'avère particulièrement fructueuse. Les premiers résultats confirment des observations fréquemment rapportées sur le caractère phréatophyte de *Faidherbia albida*. Cette espèce se développe au mieux sur des sites à sols profonds et en présence d'une nappe. La profondeur de la nappe atteint 12 m à Dossi en fin de saison sèche, et un enracinement à cette profondeur n'est pas une situation exceptionnelle. De plus, ces premiers résultats écophysiologiques montrent que l'espèce n'est pas réellement résistante à la sécheresse ; elle ne subit pas de contrainte (ou seulement une contrainte très limitée) en saison sèche et réagit à une sécheresse un peu poussée par une fermeture des stomates et une brutale ablation foliaire. Cependant, dans certaines conditions, les arbres ont sans doute à subir des contraintes hydriques et des arrêts de croissance prématurés, consécutifs par exemple au battement de la nappe ou à l'absence de nappe et à l'épuisement d'un réservoir superficiel. L'espèce survit parfois dans des zones moins favorables, comme le montre notre étude de sites, ce qui témoigne d'un certain degré de plasticité encore mal connu. Les dynamiques des nappes et leurs conséquences sur la phénologie de *Faidherbia albida* constituent un sujet important de recherches lors de prochaines campagnes de mesures.

Ce caractère phréatophyte pose néanmoins le problème des juvéniles en phase d'installation. L'aptitude à installer un système racinaire pivotant profond est indispensable à une installation réussie des semis. Durant les premières années d'installation, ces semis auront à affronter des conditions plus difficiles.

2. CROISSANCE, EFFICIENCE DE L'EAU ET DISCRIMINATION ISOTOPIQUE DU CARBONE DE SEMIS EN DÉFICIT HYDRIQUE

Les semis de *Faidherbia albida* présentent généralement une phénologie normale, donc une croissance en saison humide. La condition de leur passage en phénologie inverse est sans doute la rencontre de leur système racinaire pivotant avec un réservoir d'eau, tel qu'une nappe, ou avec les remontées capillaires. La sécheresse en fin de saison des pluies serait donc pour eux une contrainte majeure, et les différentes provenances africaines, originaires vraisemblablement de milieux assez contrastés du point de vue de la ressource en eau, sont susceptibles de présenter des aptitudes inégales à la surmonter. Nous avons donc analysé divers caractères écophysiologiques, afin de mettre en lumière leur variabilité intraspécifique et leur sensibilité à la sécheresse. Sept provenances panafricaines, connues pour leurs croissances contrastées dans les essais comparatifs de provenance, ont été choisies. Nous avons mesuré des variables de croissance, de consommation en eau, d'assimilation nette de CO_2 , et exploré l'expression d'autres caractères, qui seraient liés potentiellement à la tolérance à la sécheresse, tels que l'efficacité d'utilisation de l'eau (W). W est défini par le rapport de la biomasse produite à l'eau totale consommée et pourrait apporter des informations appréciables dans le cadre d'un programme de sélection pour des variétés performantes et tolérantes à la sécheresse (GUEHL *et al.*, 1995). L'estimation directe de W nécessite la mise en œuvre de protocoles lourds (évaluer une consommation en eau sur une saison de végétation n'est pas facile). Elle nécessite des dispositifs lysimétriques pour des juvéniles ou l'utilisation de mesures ou de modèles de transpiration sur des adultes. Cependant, il a été montré récemment que W est corrélé à la discrimination isotopique du ^{13}C , par rapport au ^{12}C , lors de la photosynthèse ($\Delta^{13}\text{C}$) (FARQUHAR, RICHARDS, 1984). Cette variable peut être mesurée sur de petits échantillons de biomasse par passage au spectromètre de masse.

THÉORIE DE LA RELATION ENTRE W & $\Delta^{13}\text{C}$

Le carbone 13 (^{13}C), plus volumineux que le carbone 12 (^{12}C), subit une discrimination lors de sa diffusion depuis l'atmosphère vers les espaces aériens intrafoliaires (via les stomates) et lors de la carboxylation (catalysée par la RUBISCO).

La composition isotopique des produits de la photosynthèse peut être mise indirectement en relation avec

A/g, le rapport de la photosynthèse nette sur la conductance stomatique (éq. 2, VON CAEMMERER, FARQUHAR, 1982 ; FARQUHAR *et al.*, 1989). Ces deux variables fluctuent fortement à l'échelle instantanée, mais la composition moyenne de la plante mesurée sur un échantillon de sa biomasse finale intègre ces variations.

$$\Delta = - \frac{1,6 \cdot 10^{-3} (b-a)}{C_a} \cdot \frac{A}{g} + b \quad (\text{éq. 2})$$

Δ discrimination isotopique du carbone (p. 1 000), reflet de la différence de composition $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ entre l'atmosphère et la plante ‰

C_a fraction molaire de CO_2 dans l'air ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)

a coefficient de discrimination lié à la diffusion (de valeur 4,4 ‰)

b coefficient de discrimination lié à la carboxylation (de valeur 27 ‰)

A/g rapport de la photosynthèse nette à la conductance stomatique pour la vapeur d'eau ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$).

Le rapport de la croissance à la transpiration peut être approché à l'échelle instantanée par A/g (échanges gazeux) ou encore de manière intégrée dans le temps par W (biomasse totale/consommation totale d'eau), selon FARQUHAR et RICHARDS (1984). A/g est en principe une composante essentielle de W, donc il y a une corrélation négative entre W et Δ (éq. 3).

$$W = \frac{C_a}{1,6 \cdot 10^{-3} \cdot \delta w} \cdot \frac{b-\Delta}{b-a} \cdot \frac{2}{3} \cdot \frac{1}{k} \cdot (1-\Phi) \quad (\text{éq. 3})$$

W efficacité d'utilisation de l'eau (mg de mat. sèche $\text{g H}_2\text{O}^{-1}$)

δw déficit de pression de vapeur d'eau ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)

k taux de carbone de la plante ($\text{gC g mat. sèche}^{-1}$)

Φ fraction de carbone fixé qui est reperdu (respiration nocturne, pertes organiques, etc.)

W en tant que variable intégrée enregistre également les variations climatiques du déficit de pression de vapeur d'eau (δw) et les pertes de carbone (Φ), liées entre autres à la respiration nocturne. Considérant que les conditions climatiques sont équivalentes pour tous les plants, on peut s'attendre à trouver une corrélation entre W et Δ , aux différences de k et de Φ près.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Sept provenances panafricaines de *Faidherbia albida* (cf. tableau I) ont été élevées durant six mois en conteneurs de 5 l sur un mélange sable-tourbe fertilisé, en serre chaude à l'INRA-Nancy, France.

La consommation d'eau est mesurée par pesée tous les trois jours ; l'évaporation du sol était minimisée grâce à un carton imperméable posé en surface des pots. Le contenu en eau du sol (CES) a été maintenu à la capacité au champ (25 % d'humidité pondérale) jusqu'au début du quatrième mois, où la moitié des plants a été maintenue à un CES de 15 %. Les plants ont été récoltés à six mois, séchés, et chaque compartiment a été pesé séparément, puis broyé. La surface foliaire totale a été estimée pour chaque plant à l'aide d'une relation établie avec sa biomasse foliaire. Les valeurs de Δ ont été mesurées sur un aliquot représentatif de la biomasse totale, par spectrométrie de masse (Laboratoire Central d'Analyses, C.N.R.S., Solaize, France). Le dispositif statistique comprenait 14 traitements en randomisation totale (7 provenances $\times$ 2 contenus en eau du sol $\times$ 8-10 répétitions). Les analyses statistiques ont été réalisées sur SAS (ANOVA + test de Bonferroni) et sur Statitcf (ACP).



Comparaison de provenances de *Faidherbia albida* en serre à l'INRA de Nancy (France).

RÉSULTATS

■ Comparaison des provenances

Comme on peut le voir sur le tableau II, p. 98, les provenances est et sud-africaines ont présenté une plus forte vigueur initiale et une plus grande surface foliaire. Dans le même temps, elles présentaient des valeurs plus élevées de W et plus faibles de Δ . Les effets provenance ont été significatifs ($p < 0,05$) à très hautement significatifs ($p < 0,001$) pour toutes les variables.

La sécheresse a affecté de façon significative la vigueur, la surface foliaire, le rapport biomasse raci-

naire/biomasse totale Δ et la consommation en eau mais ni W , ni l'efficacité de croissance (masse de carbone fixée par unité de surface foliaire). Aucune interaction entre les facteurs provenance et contenu en eau du sol pour les variables mesurées n'a été détectée.

La variabilité intraprovenance (additionnée de l'erreur) était généralement plus forte que la fraction de variation expliquée par le modèle (R -square pour les effets provenance et contenu en eau du sol). L'ordre de grandeur de la variabilité intraprovenance est semblable entre W et les autres variables de croissance, mais double environ pour Δ .

TABLEAU I
Principales caractéristiques des sept provenances utilisées

Nom	Abréviations	Fournisseur	Longitude	Latitude	Altitude (m)	Pluviométrie (mm.an ⁻¹)
Gihanga (Burundi)	Gih	CIRAD	29°15'E	3°15'S	800	650
Mana Pools (Zimbabwe)	Man	CIRAD	29°20'E	15°45'S	360	730
Matameye (Niger)	Mat	CIRAD	8°28'E	13°25'N	450	560
Kagnabon (Sénégal)	Kag	CIRAD	16°40'W	13°36'N	48	1 000
Mora (Cameroun)	Mor	CIRAD	14°12'E	10°58'N	450	780
Dossi (Burkina Faso)	Dos	IRBET	3°25'W	11°30'N	300	900
Kongoussi (Burkina Faso)	Kon	CNSF	1°50'W	13°30'N	338	600

■ Corrélations entre variables et validation du modèle

Nous présentons une ACP pour 17 variables de croissance et de consommation en eau (fig. 4 et 4 bis) :

- La variabilité est expliquée par le plan principal pour 77 %.
- L'axe 1 a pu être assimilé à un axe de « vigueur », étant fortement corrélé avec la biomasse totale, la consommation en eau totale, la biomasse de chaque compartiment. Ces variables sont fortement intercorrélées ($0,75 < r < 0,96$). W est corrélé positivement avec cet axe de vigueur et Δ négativement. Quatre groupes homogènes (définis en accord avec les résultats de l'ANOVA) se reconnaissent le long de l'axe 1, ce qui donne dans l'ordre de vigueur décroissant : Burundi, Zimbabwe > Niger, Sénégal > Cameroun > Burkina 1, Burkina 2 (fig. 4 bis).

Les provenances ouest-africaines montrent donc une croissance initiale plus lente et une plus faible

efficacité de l'eau. La sécheresse a réduit la croissance et la consommation en eau de chacune des provenances, comme l'indiquent les flèches, mais les provenances à faible croissance initiale semblent les plus sensibles.

- L'axe 2 est représenté principalement par le rapport de la biomasse racinaire à la surface foliaire. La sécheresse a induit globalement une augmentation de ce rapport, et ceci de manière assez spectaculaire pour la provenance du Niger.

■ Corrélations entre W et Δ

Conformément au modèle décrit par l'équation 3, nous avons trouvé une corrélation négative significative entre W et Δ (fig. 5), les régressions passant entre les moyennes des sept provenances pour les deux traitements hydriques. Les corrélations sont également significatives à l'intérieur de chaque provenance.

FIGURE 4

Cercle des corrélations de 17 variables mesurées sur des plantules (essai comparatif de provenances). Les deux axes principaux expliquent 77 % de la variabilité.

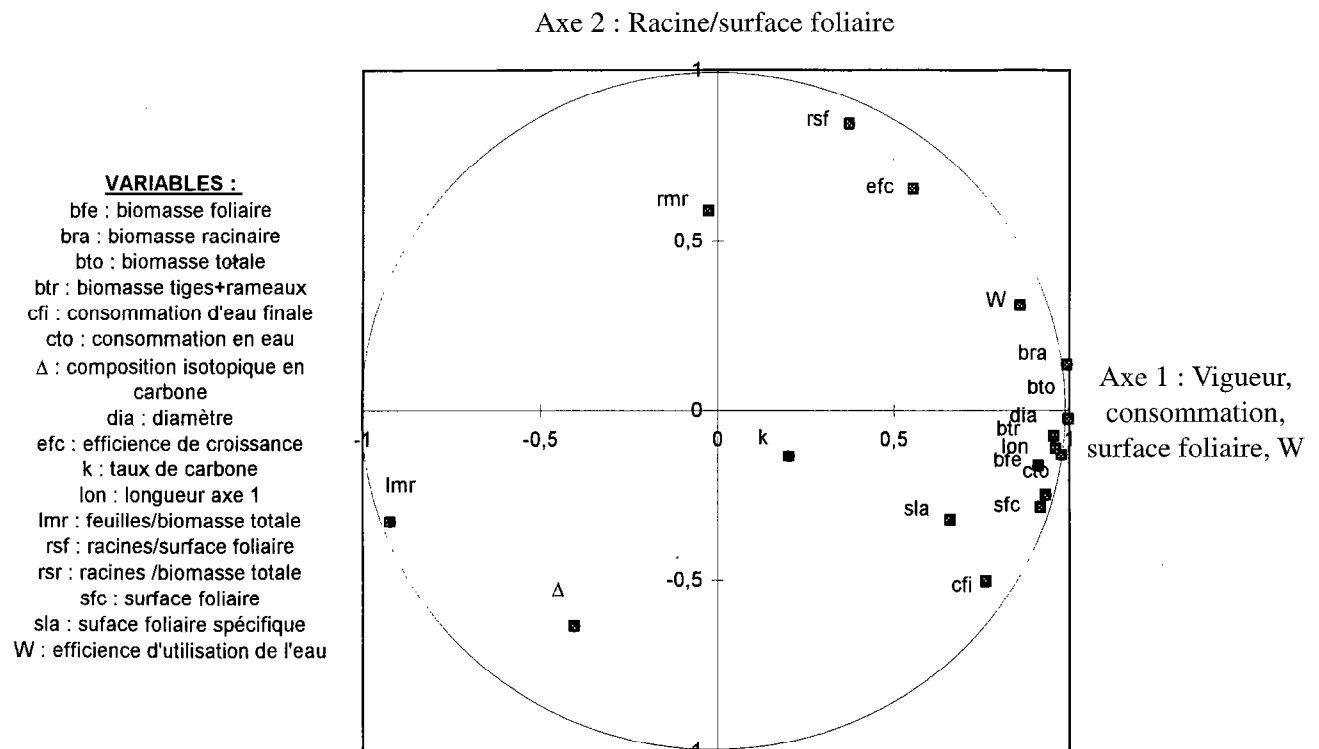


FIGURE 4 bis

Semis de provenance : répartition des moyennes des 14 traitements. La flèche montre l'effet de la sécheresse : réduction de la croissance et augmentation du rapport racine/surface foliaire.

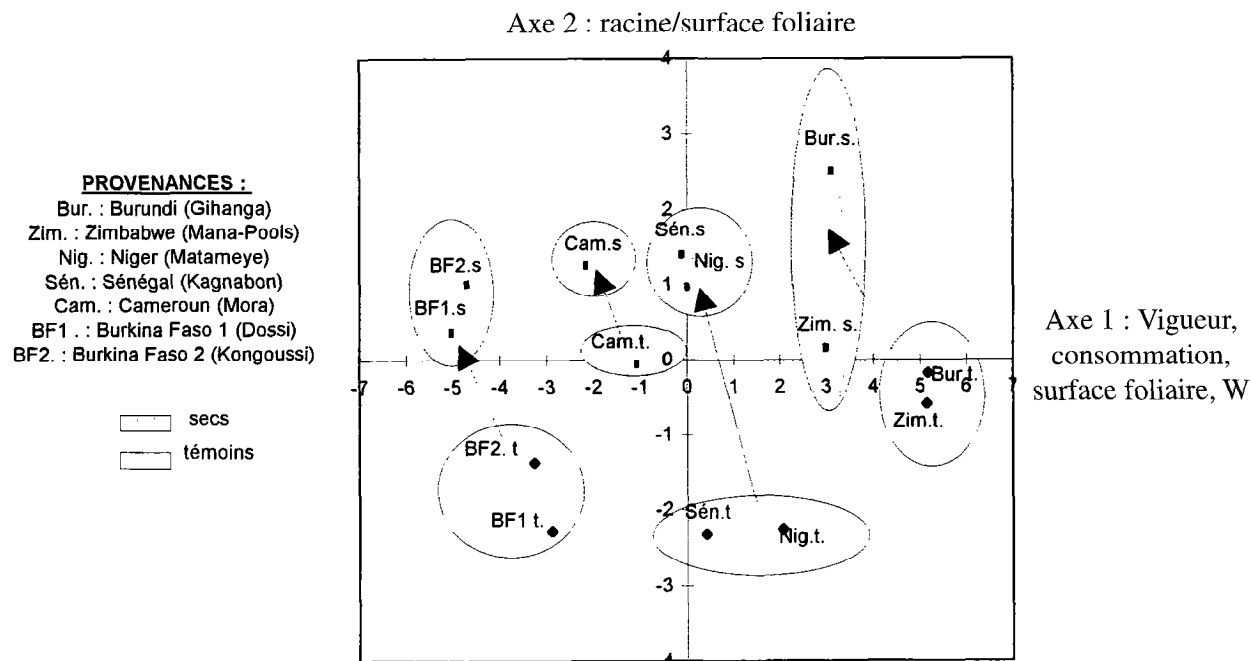
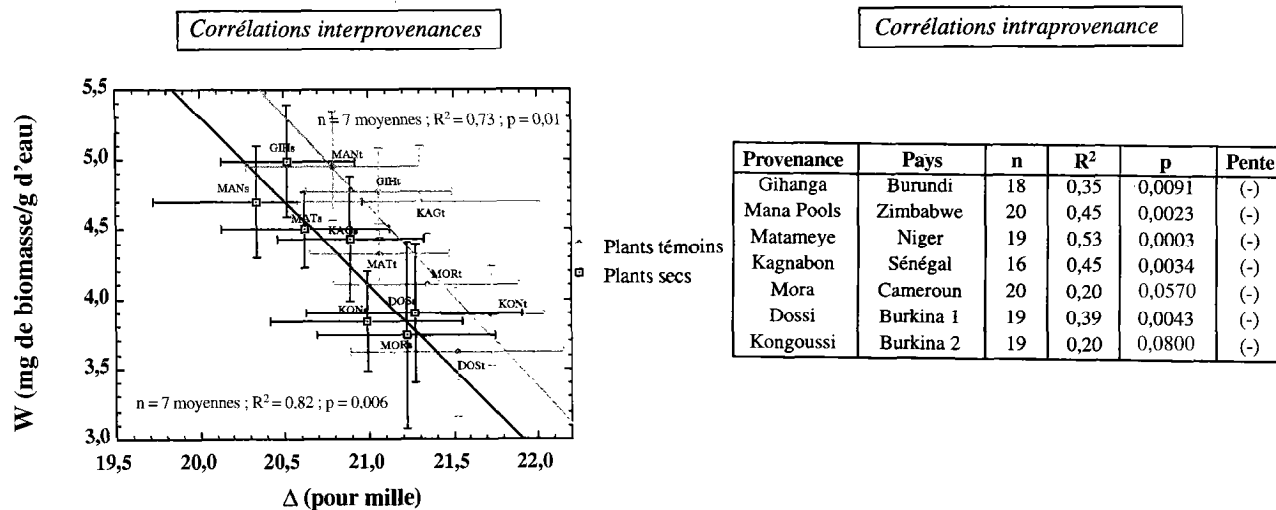


FIGURE 5

Corrélations entre l'efficience d'utilisation de l'eau (W) et la composition isotopique en carbone (Δ) de semis soumis à deux traitements hydriques.



Corrélations interprovenances entre W et Δ .
 Un point = 1 moyenne par provenance et par traitement hydrique (dix répétitions/modalité), avec son intervalle de confiance (à 95 %).

Corrélation intraprovenance entre W et Δ
 (les deux traitements hydriques ont été confondus).

TABLEAU II
ANOVA + test de Bonferroni sur les variables de croissance et de consommation d'eau de semis de 7 provenances de *Faidherbia albida* à 6 mois
Contenus en eau du sol (s : sécheresse, t : témoin)

	Burundi		Zimbabwe		Niger		Sénégal		Cameroun		Burkina 1		Burkina 2		Effet provenance	Effet sécheresse		Pro* séch.	R-sq
	GIHs	GIHt	MANs	MANt	MATs	MATt	KAGs	KAGt	MORs	MORt	DOSs	DOSt	KONs	KONt		S	T		
Nombre d'observations	11	8	9	9	10	10	8	10	9	10	10	10	10	10					
Consommation totale d'eau (l) (cto)	12,2 5,23 ab	16,18 6,09	13,74 3,87 a	15,96 2,9	10,51 1,7 abc	13,58 2,6	10,62 3,68 bcd	10,96 4,49	9,96 3,27 cde	10,81 2,5	6,16 2,16 de	9,82 2,24	6,54 2,38 e	8,08 2,13	***	** b	a	n.s.	0,43
Biomasse totale (g) (bto)	60,23 24,5 ab	76,2 29,32	66,5 19,21 a	75,98 21,71	46,27 9,59 bc	58,05 11,92	46,15 13,33 c	49,7 23,28	38,61 14,87 cd	43,9 12,86	22,91 9,18 d	34,55 8,78	24,31 12,08 d	31 9,19	***	** b	a	n.s.	0,5
Efficience d'utilisation de l'eau (mg de mat. sèche/g d'eau) (W)	5,11 0,74 a	4,56 0,66	4,82 0,42 ab	4,69 0,54	4,39 0,42 bc	4,28 0,35	4,43 0,42 abc	4,41 0,64	3,86 0,66 cd	4,02 0,39	3,68 0,56 d	3,51 0,49	3,6 0,57 d	3,82 0,32	***	n.s. /	/	n.s.	0,43
Discrimination isotopique du carbone (p. 1 000) (Δ)	20,68 0,61 ab	21,17 0,5	20,5 0,63 b	20,67 0,55	20,75 0,66 ab	21,35 0,81	20,73 0,62 ab	21,46 0,67	21,12 0,51 ab	21,52 0,58	20,98 1,36 a	21,85 0,76	21,11 0,5 a	21,46 0,56	**	*** b	a	n.s.	0,23
Longueur de tige (cm) (lon)	94,14 23,72 b	103,94 18,49	110,56 18,27 a	119,22 13,99	86,7 13,7 b	100,5 13,43	82,25 14,06 b	90,6 23,7	85,56 19,04 bc	86,4 10,5	63,1 9,57 d	70 13,41	66,1 15,46 cd	74,8 12,13	***	** b	a	n.s.	0,53
Diamètre au collet (mm) (dia)	9,9 2,74 a	11,29 2,78	9,47 1,74 a	11,8 1,52	8,33 1,32 ab	10,46 1,41	10,36 2,04 a	9,61 2,71	7,76 1,94 abc	9,55 2,02	6,6 1,19 bc	8,76 1,55	6,46 1,74 c	7,66 1,72	***	*** b	a	n.s.	0,32
Biomasse foliaire/biomasse totale (lmr)	0,2 0,04 c	0,22 0,05	0,25 0,04 bc	0,22 0,03	0,26 0,03 b	0,26 0,03	0,25 0,04 b	0,27 0,06	0,29 0,08 ab	0,27 0,07	0,33 0,06 a	0,32 0,03	0,31 0,05 a	0,32 0,05	***	n.s. /	/	n.s.	0,4
Surface foliaire (m ²) (sfc)	0,18 0,08 ab	0,29 0,12	0,27 0,1 a	0,27 0,07	0,17 0,04 bc	0,22 0,05	0,16 0,04 bc	0,2 0,08	0,15 0,08 c	0,16 0,05	0,11 0,04 c	0,16 0,06	0,11 0,06 c	0,16 0,06	***	** b	a	n.s.	0,36
Efficience de croissance (g de carbone/m ² feuilles) (efc)	149,65 39,44 a	109,38 22,19	104,58 14,6 ab	120,15 19,71	117,28 17,94 b	113,77 21,09	122,74 26,81 ab	100,9 22,9	120,06 33,25 ab	120,07 37,17	89,02 23,02 c	92,93 23	99,29 25,32 b	88,63 16,43	***	n.s. /	/	*	0,2
Biomasse racinaire/biomasse totale (rmr)	0,43 0,07 a	0,49 0,05	0,39 0,03 ab	0,38 0,05	0,42 0,05 ab	0,33 0,07	0,37 0,07 b	0,35 0,07	0,42 0,14 ab	0,4 0,1	0,42 0,1 ab	0,38 0,07	0,46 0,1 ab	0,4 0,11	**	* a	b	n.s.	0,27
Biomasse racinaire/surface foliaire (g/m ²) (rsf)	150,51 40,51 a	126,97 30,04	97,7 16,77 ab	109,95 22,8	116,12 31,58 ab	90,14 32,51	110,83 37,27 b	82,05 24,73	123,99 63,32 ab	120,46 62,42	88,86 34,88 b	84,94 36,81	112,51 46,89 b	86,01 38,49	**	* a	b	n.s.	0,18

n.s. : différence non significative ; * : significative (p < 0,05) ; ** : hautement significative (p < 0,01) ; *** : très hautement significative (p < 0,001).

DISCUSSION

Nos résultats confirment une forte variabilité dans la croissance initiale. La vigueur importante de certaines provenances pourrait s'expliquer par les effets combinés d'une meilleure efficacité de croissance (c'est-à-dire d'une production de biomasse par unité de surface foliaire plus élevée), constatée dans le cas de ces provenances, et d'une surface foliaire plus importante.

La consommation d'eau par les provenances les plus vigoureuses est plus élevée que celle des autres, par suite d'une surface foliaire plus développée, mais

sans doute sans augmentation de conductance stomatique (l'efficacité de l'eau restant meilleure dans ces provenances vigoureuses). Ce facteur pourrait contribuer au manque de succès des provenances à croissance initiale rapide, placées dans des conditions sèches. Cependant, nous n'avons pas détecté l'interaction attendue entre provenance et disponibilité en eau du sol sur la croissance, ni sur aucune variable. La réaction à la sécheresse est peut-être de même ampleur pour toutes les provenances testées. Cependant, le taux de survie à long terme en situation de sécheresse n'a pas été testé ; une forte différenciation pourrait intervenir entre provenances, en présence de sécheresse plus poussée et de plus grande durée.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons montré que *Faidherbia albida* était une espèce sensible, voire très sensible à la sécheresse édaphique (expérience de dessèchement poussé en pot) ; ceci confirme notre hypothèse de départ selon laquelle la disponibilité en eau peut devenir un facteur limitant crucial pour la croissance et l'installation de *Faidherbia albida*.

Nous avons estimé que, selon le site étudié, compte tenu de la profondeur du sol, de la présence d'une nappe et de l'âge (sous-entendu de la surface foliaire) des individus, l'évolution des potentiels hydriques au cours de la saison sèche traduit des niveaux de contrainte hydrique différents, susceptibles d'avoir des répercussions significatives sur la croissance.

Nous avons retrouvé une forte variabilité dans la croissance de diverses provenances de *Faidherbia albida*, conformément à des expériences en plein champ (BASTIDE, DIALLO, 1996) ou de laboratoire (MARUNDA, 1994). Les provenances à forte croissance initiale ont aussi une forte surface foliaire, ce qui conduit naturellement à une plus grande consommation d'eau. Ces provenances montrent également une forte efficacité d'utilisation de l'eau et une faible discrimination isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

- Cette variabilité interprovenances du fonctionnement hydrique ouvre la voie à un criblage de variétés à la fois performantes et adaptées aux conditions de terrain

On peut présenter la définition de W sous la forme suivante (formulation de J. Passioura) :

Croissance = $W \times$ consommation d'eau.

Cette présentation exprime qu'il est intéressant de sélectionner pour une forte W. Cependant la question



Le peuplement de *Faidherbia albida* puise son eau dans une nappe phréatique permanente où les villageois ont creusé des puits.

de la consommation en eau, ou plus exactement celle de la limitation de cette consommation par la disponibilité en eau, est cruciale et doit s'envisager au cas par cas selon la nature du réservoir :

- Si l'on dispose d'un site d'implantation dont on sait que la ressource est illimitée et rapidement accessible (présence d'une nappe à une profondeur modérée), par exemple le site des « flux » à Dossi, **il semble logique de choisir les géotypes à forte croissance** et, de préférence, **ceux qui consomment peu** (afin de ne pas assécher le site). Un moyen simple et rapide de découvrir la bonne provenance serait de semer en pot un vaste éventail de provenances, de mesurer leur croissance et de choisir, parmi les plus vigoureuses, celles dont le Δ est le plus faible ou encore le meilleur compromis des deux caractères. On fera alors l'hypothèse que la croissance initiale est un bon indicateur de la productivité des adultes, de même pour Δ . On supposera aussi (ou mieux on établira) qu'il n'existe pas d'interaction entre provenance et disponibilité en eau pour Δ , même pour des niveaux de sécheresse plus prononcés que ceux déjà testés ou pour des durées de sécheresse plus longues.

- Si le réservoir d'eau n'est pas limité, mais difficilement accessible, il faudra privilégier des géotypes à fort pouvoir d'enracinement. Nous n'avons pour l'instant aucune information à ce sujet. Ces géotypes risquent de présenter une faible croissance aérienne initiale, ce qui contribuera à une économie d'eau. Il est assez probable que les provenances ouest-africaines remplissent assez bien ces conditions. Il serait sans doute souhaitable de se pencher sur la variabilité de la croissance racinaire et sa sensibilité à la sécheresse en rhizotrons. Une autre opportunité serait d'ouvrir la voie aux greffages, sur des souches issues de provenances à développement racinaire efficace.

- Si le réservoir d'eau est limité, on choisira plutôt des provenances à faible développement foliaire et à faible Δ ou, mieux, on renoncera à implanter une espèce sensible à la sécheresse comme *Faidherbia albida*, au profit d'espèces résistantes.

■ Diagnostic des échecs relatifs à l'acclimatation de certaines provenances

Cette mauvaise acclimatation se traduit soit par une mauvaise croissance, soit par de faibles taux de survie. Il est tentant de chercher à expliquer le manque de succès de certaines provenances par des statuts hydriques différents.

Il serait possible d'étudier la variabilité du statut hydrique :

- en réalisant une cartographie des potentiels hydriques sur l'essai en fin de saison sèche ;
- en échantillonnant des feuilles ou des cernes afin de classer les provenances et les individus pour Δ ;

- en recherchant des corrélations entre Δ et les potentiels (sur les feuilles) ou entre Δ et la pluviométrie annuelle (sur les cernes).

■ Autres perspectives

Pour *Faidherbia albida*, la discrimination isotopique du carbone est un estimateur indirect, mais intégré dans le temps, de l'efficacité d'utilisation de l'eau. Elle constitue un outil puissant d'estimation de W à moindre frais. Cette technique peut maintenant être employée à une plus grande échelle pour la comparaison de nombreuses provenances et être étendue à l'analyse des situations de terrains, avec deux applications potentielles : l'analyse de la variabilité interannuelle d'efficacité, à partir des variations de composition de cernes, et celle de la variabilité stationnelle. Les travaux à venir porteront sur l'application de cette technique à des arbres en parcs. Par ailleurs, l'estimation de la consommation totale d'eau par les adultes ouvre d'intéressantes perspectives ; le caractère quasi phréatophyte de *Faidherbia albida* a été confirmé ; des analyses plus poussées des profondeurs de prélèvement de l'eau restent à mettre en place. Cependant, nous devons reconnaître que l'épineuse question du déterminisme de l'inversion de phénologie des adultes n'est pas résolue. L'hypothèse selon la quelle la défeuillaison en fin de saison sèche serait reliée à une contrainte hydrique importante n'a pas été confirmée.

De telles analyses écophysiologiques permettront d'apporter des informations complémentaires à la fois sur la biologie de cette espèce si particulière et sur la variabilité génétique de ces caractères.

Remerciements : Les auteurs remercient tout particulièrement D. DEPOMMIER pour les avoir aidés à mettre en place des dispositifs à Dossi et pour les avoir fait profiter de son expérience de terrain, ainsi que J.-M. DESJEUNES, J.-M. GIORIA et J. BERTHIER pour leur collaboration durant la longue expérimentation sur plantes en pots à Nancy.

Olivier ROUPSARD
IRBET/CNRST
03 BP 7047
Ouagadougou (Burkina Faso)

Hélène I. JOLY
CIRAD-Forêt
U.R. Diversité et Amélioration Génétique
BP 5035
34032 Montpellier CEDEX 1 (France)

Erwin DREYER
INRA Nancy
Unité d'Ecophysiologie Forestière
54280 Champenoux (France)

Credit photos : D. DEPOMMIER, R. PELTIER, O. ROUPSARD.

ABRÉVIATIONS

A	assimilation nette de CO ₂ (μmol m ⁻² s ⁻¹)
A/g	efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau (mmolCO ₂ mol H ₂ O ⁻¹)
bae	biomasse aérienne (g)
bfe	biomasse foliaire (g)
bra	biomasse racinaire (g)
bto	biomasse totale (g)
btr	biomasse tige + rameaux (g)
cfi	consommation finale en eau (g)
cto	consommation totale en eau (l)
Δ	discrimination isotopique du carbone (p. mille)
dfl	densité de flux de sève (l dm ⁻² h ⁻¹)
dia	diamètre au collet (mm)
δw	déficit de fraction molaire de vapeur d'eau entre les sites d'évaporation mésophylliens et l'atmosphère (mmol mol ⁻¹)
efc	efficience de croissance (g m ⁻²)
ETP-Penman	évapotranspiration potentielle (mm)
F	flux de sève (l h ⁻¹)
φ	proportion du carbone fixé qui est perdu (respiration nocturne, mortalité des jeunes racines, émissions gazeuses organiques, exsudats...)
g	conductance stomatique pour H ₂ O (mmol m ⁻² s ⁻¹)
g _L	conductance hydraulique (l h ⁻¹ MPa ⁻¹)
k	concentration en carbone
l _{mr}	fraction de biomasse foliaire/totale
l _{on}	longueur de tige (cm)
PFD	densité de flux de photons (μmol m ⁻² s ⁻¹)
r _{mr}	fraction de biomasse racinaire/totale
r _{sf}	biomasse racinaire par unité de surface foliaire (g m ⁻²)
s _{fc}	surface foliaire totale calculée (m ²)
W	efficience d'utilisation de l'eau (biomasse totale/ eau consommée) (mg M.S. g ⁻¹)
Ψ _b	potentiel de base (MPa)
Ψ _{min}	potentiel minimal (MPa)
1 MPa = 10 bars	

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BASTIDE (B.), DIALLO (B.), 1996. — Comparaison de provenances de *Faidherbia albida* en plantation au Burkina Faso. In : Les parcs à *Faidherbia albida*. Nogent-sur-Marne, France, CIRAD-Forêt.
- BILLAND (A.), DE FRAMOND (H.), 1991. — Variabilité génétique d'*Acacia albida* en essais comparatifs de provenances au Burkina Faso. In : Physiologie des Arbres et Arbustes en Zones arides et semi-arides. Riedacker A. Dreyer E., Joly H., et Bory G. eds. Groupe d'études de l'Arbre, Paris, p. 235-248.
- DEPOMMIER (D.), DÉTIENNE (P.), 1996. — Croissance de *Faidherbia albida* dans les parcs du Burkina-Faso. In : Les parcs à *Faidherbia albida*. Nogent-sur-Marne, France, CIRAD-Forêt.
- FARQUHAR (G.D.), EHLERINGER (J.R.), HUBICK (K.T.), 1989. — Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol., 40 : 503-537.
- FARQUHAR (G.D.), RICHARDS (R.A.), 1984. — Isotopic composition of plant carbon correlates well with water use efficiency of wheat genotypes. Aust. J. of Plant Physiol., 11, 40 : 539-552.
- GRANIER (A.), 1985. — Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. Ann. Sci. For., 42 (2) 193-200.
- GUEHL (J.M.), NGUYEN-QUEYRENS (A.), LOUSTAU (D.) et FERHI (A.), 1995. — Genetic and environmental determinants of water use efficiency and carbone isotopediscrimination in forest tree. In : Eurosilva, a contribution to modern forest tree physiology. M. Bonnet Masimbert et H. Sandermann eds, les colloques de l'INRA, N72.
- JARVIS (P.G.), 1975. — Water transfer in plants. In : Heat and Mass Transfer in the Plant Environment. D.A. de Vries and N.G. Afgan eds., Part 1 369-394. Washington, D.C, USA, Scripta Book Company.
- LU (P.), BIRON (P.), BREDA (N.), GRANIER (A.), 1995. — Water relations of adult noray spruce (*Picea abies*) under soil drought in the Vosges mountains : waterpotential, stomatal conductance and transpiration. Ann. Sci. For., 52 : 117-129.
- MARUNDA (C.T.), 1993. — Geographical variation and physiological studies. In : *Faidherbia albida* (Del.). Mémoire de Maîtrise, Australian National University, Dept. of Forestry.
- ROUPSARD (O.), GROSS (P.), DREYER (E.), 1996. — Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of Oak leaves from different species during drought. Ann. Sci. For. (sous presse).
- VON CAEMMERER (S.), FARQUHAR (G.D.), 1981. — Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchanges of leaves. Planta., 153 : 376-387.

RÉSUMÉ

L'étude du comportement de *Faidherbia albida* face à la sécheresse se justifie d'emblée à l'examen de son aire de répartition et de son renversement de phénologie entre le stade juvénile et le stade adulte.

Notre première question est d'un intérêt plutôt fondamental et cherche à élucider la stratégie des adultes qui leur permet de franchir la saison sèche à l'état feuillé :

- Les arbres sont-ils soumis, en fin de saison sèche, à une contrainte hydrique édaphique ?
- Celle-ci se traduit-elle par une réponse physiologique (fermeture des stomates, réduction ou arrêt de croissance, chute des feuilles...) ?
- L'espèce fait-elle preuve d'une certaine plasticité dans son comportement, lorsque les conditions de disponibilité en eau varient, et quelles sont ses limites ?

En comparant plusieurs sites d'un même parc, nous avons découvert que ceux où une nappe est accessible en permanence permettent aux arbres une transpiration et une croissance quasi optimales pendant toute la durée de la saison sèche, avec peu de changement dans les potentiels de base et dans le flux de sève ; d'autres au contraire, au réservoir hydrique probablement plus limité, induisent une régulation stomatique de la transpiration et vraisemblablement une réduction associée de la croissance.

La relation entre la contrainte hydrique du sol et la croissance a été décrite en pots sur des juvéniles de 18 mois. Elle a montré que les plants régulaient leur transpiration et leur croissance pour des niveaux de sécheresse très modérés. L'arrêt de croissance est décelé pour un potentiel de base de $-1,0$ MPa, ce qui est un comportement caractéristique d'espèces dites « évitantes » de la sécheresse, et qui laisse penser que les adultes eux-mêmes en conditions naturelles n'ont pas développé de stratégies de résistance, et ne poussent correctement que s'ils sont capables d'accéder à des réserves en eau importantes.

Notre seconde question est d'un intérêt plus appliqué :

— pourquoi des provenances panafricaines placées en plantations comparatives de provenances dans des zones soudanaises ou soudano-sahéliennes montrent-elles selon les sites choisis de fortes variations de classement pour la croissance et le taux de survie ? La sécheresse édaphique est-elle un bon candidat à l'explication de ces interactions apparentes entre génotype et environnement ?

En étudiant la croissance initiale et la consommation d'eau en pot d'un lot de provenances panafricaines, nous avons pu montrer que les provenances à forte vigueur initiale consommaient davantage. Ceci peut s'expliquer en grande partie par une surface foliaire transpirante plus élevée. Une plus forte transpiration, associée à un réservoir limité (cas des juvéniles qui n'auraient pas encore rencontré la nappe), pourrait être un désavantage puisque la durée de la période de sécheresse édaphique s'en trouverait prolongée.

Nous montrons aussi que la vigueur initiale est corrélée positivement avec l'efficacité d'utilisation de l'eau, (biomasse/eau consommée). Ce critère est potentiellement intéressant pour l'étude de la tolérance à la sécheresse, et pourrait servir de variable complémentaire dans le cadre de programmes d'amélioration génétique, d'autant qu'il peut être estimé par une simple mesure de la discrimination isotopique du carbone, Δ , ainsi que l'indiquent nos résultats.

En définitive, il apparaît dans cette étude que l'effet de la sécheresse sur la croissance doit se décliner au minimum en fonction de l'âge, de la phénologie, de la réserve hydrique du sol (et de son accessibilité), de la morphologie racinaire, de la surface foliaire et de la provenance.

Mots-clés : Croissance. Sève. Relation plante-eau. Métabolisme hydrique. Besoin en eau. Isotope. Carbone.

ABSTRACT

Study of the behaviour of *Faidherbia albida* in drought conditions will straight away involve an examination of its climatic zone, and its phenological reversal between the juvenile stage and the adult stage.

Our first question is a somewhat fundamental one, which attempts to shed light on the strategy adopted by adult specimens, that helps them to withstand the dry season while in leaf :

- At the end of the dry season, are the trees subject to any soil-related water restriction ?
- Is this expressed by a physiological response (stomatal closure, reduction or cessation of growth, leaf-shedding...) ?
- Does the species show a certain plasticity in its behaviour when water availability varies, and what are its limits ?

By comparing several sites in the same parkland, we discovered that those where groundwater is consistently accessible enable the trees to display almost optimum transpiration and growth throughout the dry season, with little change in the predawn water potentials and in the sap flow. Others, on the contrary, with a probably more limited water reservoir, give rise to a stomatal regulation of transpiration, and probably an associated growth reduction.

The connection between groundwater restriction and growth has been described for potted 18-month-old juvenile specimens. It has shown that seedlings regulated their transpiration and their growth for very moderate levels of drought. Growth cessation is revealed for a predawn water potential of -1.0 MPa, which is a characteristic behavioural pattern for so-called « drought-avoiding » species. This would suggest that, in natural conditions, adult specimens themselves have not developed resistance strategies, and only grow properly if they are able to have access to substantial water reserves.

Our second question has a more applied aspect :

- Why, depending on the sites chosen, do seeds of pan-African origin, placed in provenance comparative plantations in Sudanian or Sudano-Sahelian zones, show marked differences for growth and survival rates. Does soil-related drought represent a valuable factor when it comes to explaining these interactions between genotype and environment ?

By examining initial growth rates and water consumption in pots in a batch of seedlings of pan-African origin, we have managed to show that seedlings with high initial vigour consumed more water. This may largely be explained by a greater transpiring leaf surface. Higher transpiration, associated with a limited water reservoir (this applies to juvenile trees which have not yet found the groundwater) might well be a disadvantage, because the length of the period of soil-related drought would thus be extended.

We also show that initial vigour is positively correlated with water use efficiency (biomass/water consumed). This criterion is potentially interesting for the study of drought tolerance, and might serve as a complementary variable in genetic improvement programmes, all the more so because it can be estimated by a simple measurement of carbon isotope discrimination, Δ , as is indicated by our findings.

Finally, it appears in this study that the effect of drought on growth is a function of age, phenology, groundwater reserves (and groundwater accessibility), root morphology, leaf surface, and origins.

Key words : Growth. Sap. Plant water relations. Water metabolism. Water requirements. Isotopes. Carbon.

Orstom-Isra

3-5 décembre 1996 – Dakar (Sénégal)

L'acacia au Sénégal

Éditeurs scientifiques

Claudine Campa, Claude Grignon,
Mamadou Gueye et Serge Hamon

Éditions de l'Orstom

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection Colloques et séminaires

Paris, 1998

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

Olivier ROUPSARD,
Ecophysiologiste

André FERHI,
Géologue

André GRANIER,
Ecophysiologiste

François PALLO,
Pédologue

Denis DEPOMMIER,
Géographe et agroforestier

Bernard MALLET,
Agroforestier

Hélène Isabelle JOLY,
Généticienne

Erwin DREYER,
Ecophysiologiste

Introduction

Faidherbia albida (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida*) (Mimosoideae) est une légumineuse à large distribution en Afrique, essentiellement en zone soudanienne et sahélienne. Elle présente une grande amplitude écologique, et on la répertorie entre les isohyètes 50 et 1500 mm (Fagg et Barnes, 1990). En Afrique de l'Est, du Sud et Centrale, ou encore au Sahel, on la rencontre à l'état naturel le long des cours d'eau, sur des sols alluviaux. *F. albida* est célèbre pour sa phénologie inversée (Wickens, 1969) : elle est feuillée, grandit et fructifie principalement en saison sèche, et perd ses feuilles après les premières pluies. Une telle phénologie est très avantageuse pour l'agroforesterie, puisque la compétition avec les cultures s'en trouve réduite. De plus, elle permet d'obtenir du four-

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

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

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

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

Matériels et méthodes

Site et climat

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

La strate arborée est principalement composée de 2 500 *faidherbias*, dont l'âge moyen avoisine les 40 ans (Depommier et Détienne, 1996 b). Un site expérimental a été choisi dans l'une des principales unités morphopédologiques (tabl. 1). Les critères de sélection des arbres furent, par ordre décroissant : leur état sanitaire, leur faible taux d'émondage, des diamètres et hauteurs représentatifs de la moyenne de parc. Parmi les arbres, deux individus voisins pourvus de troncs longs et droits ont été retenus, afin de remplir les meilleures conditions d'homogénéité des flux de sève.

Croissance radiale et phénologie foliaire

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

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

■ **Tableau 1**
Caractéristiques principales des faidherbias adultes étudiés : arbres mesurés pour le flux de sève (n = 2), arbres du site expérimental (n = 11), arbres de l'unité morphopédologique correspondante, et arbres de l'ensemble du parc. La surface du site expérimental a été assimilée à celle d'un disque (centré sur le centre de gravité des onze arbres) : les valeurs (*) sont donc indicatives. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso, Afrique de l'Ouest sud-soudanienne.

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

IA =100.(C_c-C₀)/(C_{max}-C₀) (eq. 1)

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

Transpiration et évapotranspiration potentielle (ETP)

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

électriques longs de 2 cm, insérés dans l'aubier, chauffés à puissance constante (0,2 W) et connectés à une centrale (21X, Campbell Scientific, Shephed, UK). Les gradients thermiques naturels étaient reproductibles d'une journée à l'autre : ils ont été mesurés avant chaque série de mesures et soustraits aux valeurs obtenues pendant le chauffage. Une forte variabilité intra-arbre des dF avait été constatée lors de précédentes mesures (le coefficient de variation de la transpiration journalière était de 18 % pour une année de mesures). On a tenu compte de cette variabilité, et chaque arbre a été équipé de 5 capteurs. Deux arbres ont été suivis au cours de 5 campagnes de mesure (3 en saison sèche et 2 en saison pluvieuse). Les capteurs ont été réinstallés dans les mêmes emplacements au cours des 5 campagnes de mesures successives. Le flux total (F : l. arbre⁻¹.j⁻¹) a été estimé à partir des mesures de dF, de surface d'aubier (SA : dm²) et du profil de distribution des dF dans l'aubier. Pour décrire ce dernier, une relation expérimentale a été établie, reliant les dF relatives (RdF : en pourcentage de la valeur de dF de surface) à la profondeur de l'aubier (p : cm). Des capteurs ont été insérés radialement, jusqu'à 15 cm, dans 6 arbres adultes (diam. = 54 cm en moyenne). Les *faidherbias* présentaient des flux très significatifs en profondeur (par exemple, RdF correspondant à $p = 15$ cm équivalait à 30 % de la valeur de surface). La relation expérimentale était la suivante :

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

Une estimation grossière de la transpiration (T : mm) de la composante *F. albida* des parcelles a été réalisée à partir des mesures de densité de flux de sève (dF) des deux arbres expérimentaux. On a supposé que dF ne variait pas avec le diamètre des arbres. Le flux de sève (F) a été calculé comme décrit au-dessus, en considérant une densité de 8 arbres. ha⁻¹, et une surface terrière de 1,7 m². ha⁻¹ (conformément au tableau 1). Une interpolation linéaire a été calculée et intégrée entre les dates de mesure, afin d'estimer la transpiration annuelle de la composante *F. albida* des parcelles.

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

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

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

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

Ressources hydriques du sol et colonisation racinaire

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

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

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

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

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

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

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

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

avec z : hauteur de la couche (dm).

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

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

Un profil vertical de composition isotopique en ^{18}O ($\delta^{18}O$) de l'eau du sol a été établi dans le puits, jusqu'à 7,5 m de profondeur, en début et en fin de saison sèche (octobre 1995 et mars 1996). Des carottes d'un volume de 200 ml environ ont été prélevées horizontalement, 40 cm derrière la paroi du puits. La variabilité saisonnière du $\delta^{18}O$ de la nappe a été établie dans des puits situés à 200 et 1000 m du puits expérimental, car ce dernier avait tari à partir de février 1996. Les échantillons d'eau de nappe ont été collectés loin sous la surface, à l'aide d'un tuyau. L'eau des pluies a été

collectée à l'aide d'un pluviomètre durant la saison humide 1996. Cinquante-huit pour cent des pluies de 1996 ont été analysées. Enfin, des échantillons de bois d'aubier ont été collectés dans le tronc à 1,3 m pour en extraire la sève. Les échantillons de sol et d'aubier ont immédiatement été scellés et congelés dans des ampoules de verre. L'eau contenue a été totalement évaporée à l'aide d'une ligne de distillation cryogénique sous vide (24 h d'extraction par échantillon), recondensée, puis expédiée au Centre de Recherches Géodynamiques de Thonon-les-Bains. Après équilibration avec du CO₂ (Epstein et Mayeda, 1953), les abondances relatives de ¹⁸O et de ¹⁶O ont été déterminées à l'aide d'un spectromètre de masse (Finigan Mat), et les résultats sont exprimés selon la convention δ ‰ :

$$\delta^{18}\text{O} (\text{‰}) = (R_e - R_s) \cdot 10^3 / R_s \quad (\text{eq. 7})$$

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

Résultats

Phénologie et potentiel hydrique foliaire

La pluviométrie totale fut de 919 et 1065 mm en 1995 et 1996, respectivement. Une importante variabilité interannuelle est apparue, en termes de calage de la période des pluies (un mois plus tôt pendant la seconde année) et de pic de pluviométrie (fin juin la première année, et fin août la seconde). Les taux de feuillaison maximum et minimum sont apparus vers le milieu des saisons sèche et humide, respectivement (fig. 1a,b). Il est remarquable que la chute des feuilles ne soit apparue qu'après la saison sèche, soit environ un mois après les premières pluies durant les deux années.

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

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

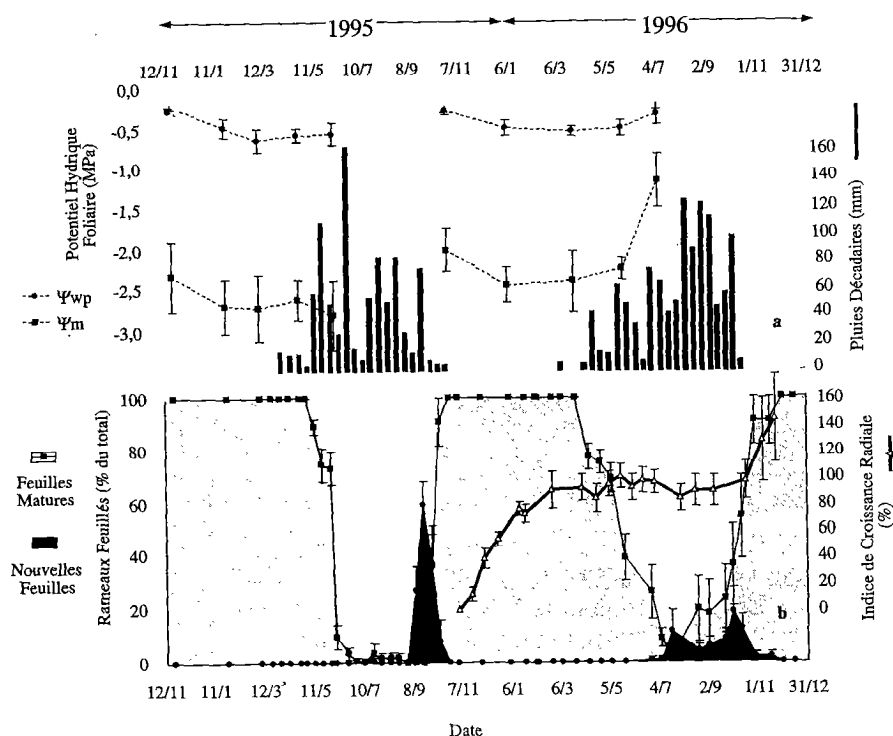


Figure 1
Évolution saisonnière des pluies, du potentiel hydrique foliaire (ψ), du taux de feuillaison et de l'indice d'accroissement en circonférence (enregistrements durant deux années sur des *Faidherbia albida* adultes, $n = 11$ arbres).
a) Évolution saisonnière des pluies décadaires, du potentiel hydrique foliaire de base (ψ_{wp}), et minimum (ψ_m) (moyennes $\pm$ SD).
b) Évolution saisonnière du taux de feuillaison (pourcentage de branches portant des feuilles nouvelles ou matures), et de l'indice d'accroissement en circonférence (rapporté à l'accroissement maximum de la période 1995-96) (moyenne $\pm$ SE).

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

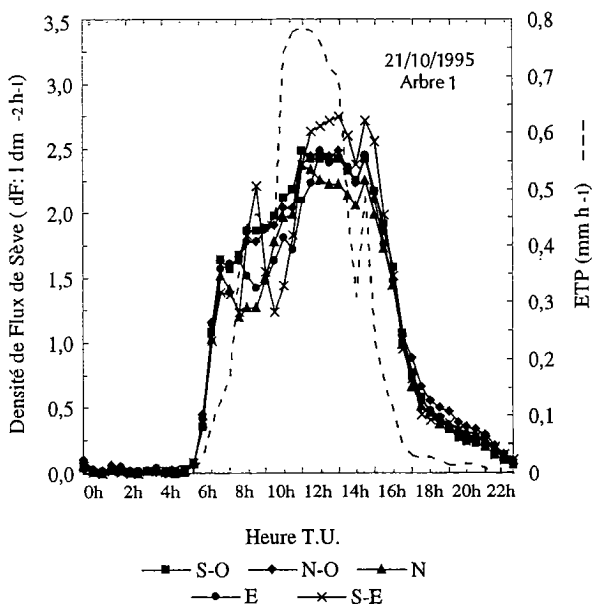
L'accroissement annuel moyen $\pm$ SD sur le rayon était de $0,71 \pm 0,25$ cm. Un ralentissement de la croissance s'est opéré vers mi-février 1996, soit plus d'un mois avant le début de la chute des feuilles. Des phénomènes de rétraction ont été observés dans le tronc pendant la saison humide. La croissance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

Régulation de la transpiration

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

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

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



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

Tableau 3

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

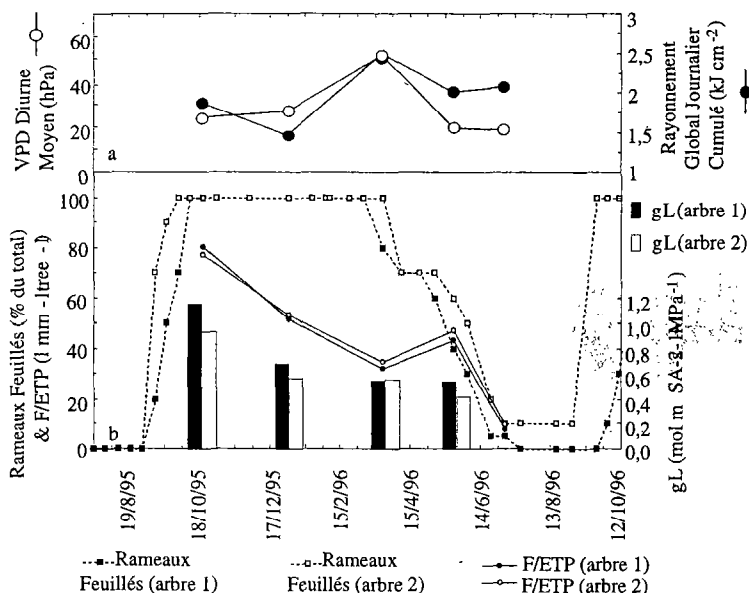


Figure 3

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

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

Réserves hydriques du sol

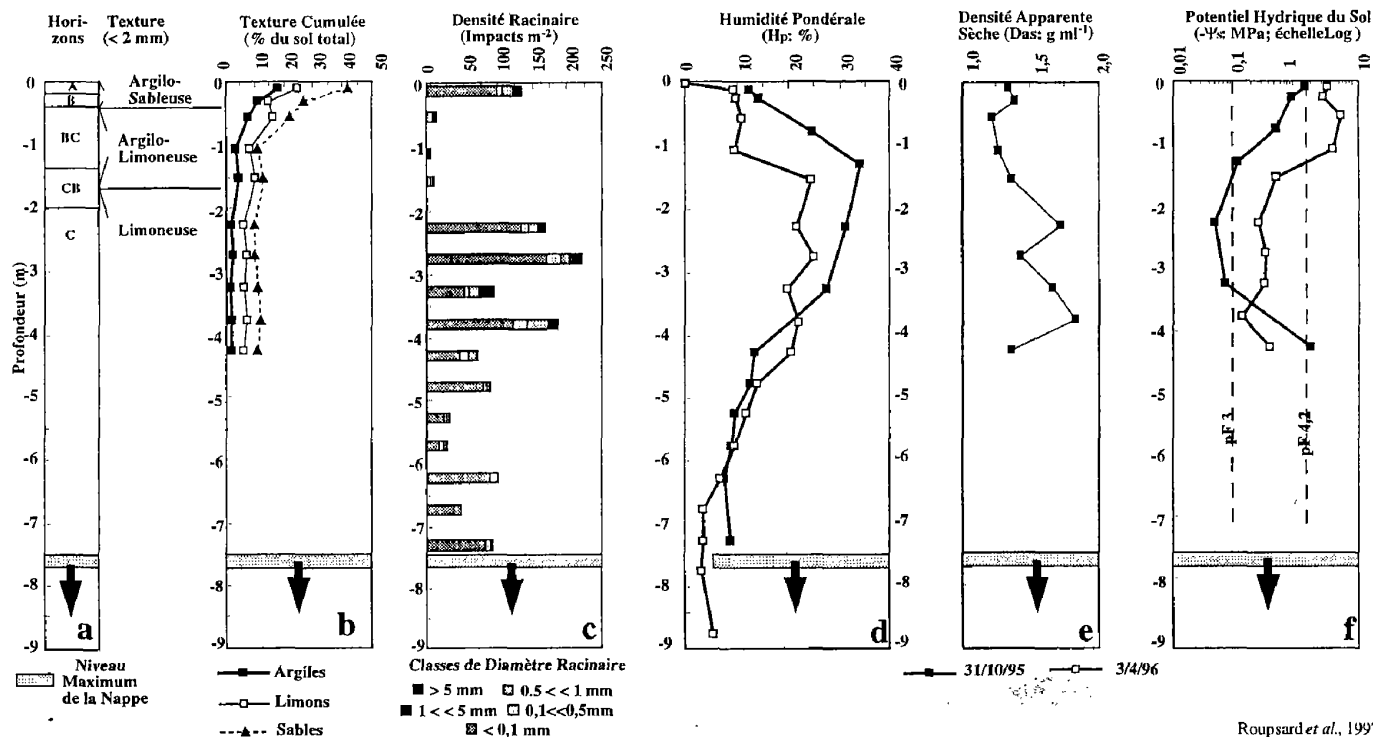
L'étude du contenu en eau et des potentiels hydriques des horizons du sol, comparée à la distribution des racines et aux potentiels hydriques

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

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

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

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



Roupsard et al., 1997

Figure 4

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

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

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

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

Isotopes de l'oxygène

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

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

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

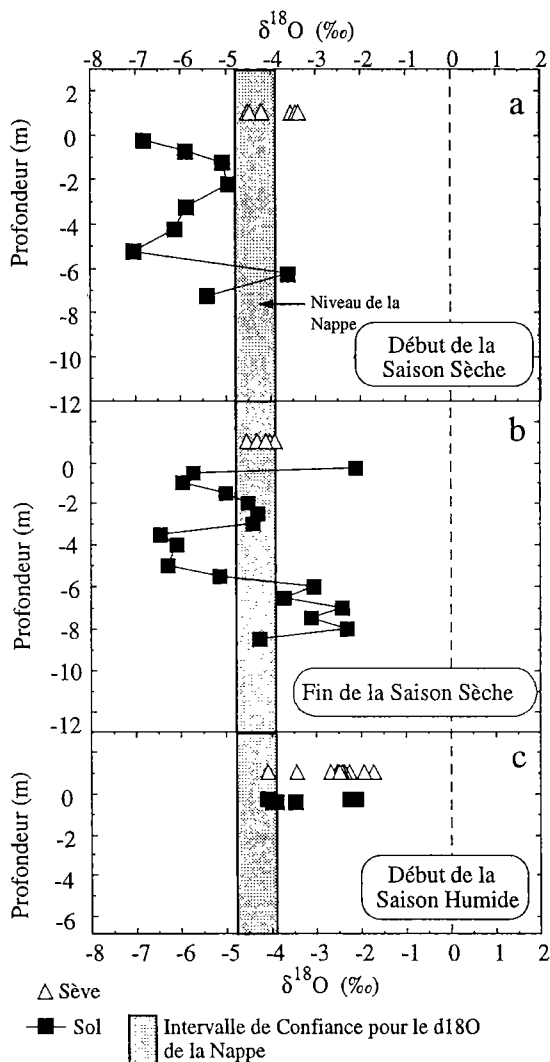


Figure 5
Composition isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$), de la sève, du sol, et de la nappe à trois périodes de la phase feuillée de *Faidherbias* adultes. Chaque valeur correspond à une mesure.
a) Début de la saison sèche.
b) Fin de la saison sèche.
c) Début de la saison humide.
Parc agroforestier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

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

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

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

Discussion

Effets de la sécheresse sur le fonctionnement hydrique

Trois phases distinctes ont été observées durant la saison sèche :

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

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

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

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

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

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

Contribution des eaux de nappe à la transpiration

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

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

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

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

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

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

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

Conclusion

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

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

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

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

Remerciements

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

Bibliographie

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

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

Original article

**Variability of initial growth, water-use efficiency
and carbon isotope discrimination in seedlings
of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev.,
a multipurpose tree of semi-arid Africa.
Provenance and drought effects**

Olivier Roupsard^a, Hélène I. Joly^a, Erwin Dreyer^{b*}

^aCIRAD-Forêt, Campus international de Baillarguet, BP 5035,
34032 Montpellier cedex 01, France

^bInra-Nancy, UR Ecophysiologie forestière, Equipe bioclimatologie
et écophysiologie forestière, 54280 Champenoux, France.

(Received 28 May 1997; accepted 21 August 1997)

Abstract – The panafrikan provenances of *Faidherbia albida* display contrasting growth and survival rates in semi-arid zones of western Africa, when they are compared in multi-local field trials. In order to identify some potential causes for such differences, we recorded the genetic variability of ecophysiological traits (including water-use efficiency, W , and carbon isotope discrimination, Δ) in seven provenances from contrasting habitats of western and south-eastern Africa. Provenance and drought effects were tested on potted seedlings in a greenhouse. After 6 months, the total dry mass of the well-irrigated seedlings ranged from 31 to 86 g, and the total water-use from 8 to 18 kg. Both initial growth and water consumption were strongly correlated with leaf area. W displayed a significant inter-provenance variability, and exhibited the highest values in the south-east African provenances, which were the most vigorous, but also presented the poorest survival rates in field trials. It was negatively correlated with the leaf-to-total dry mass ratio, LMR, and to Δ . The mild drought significantly reduced gas-exchange rates, leaf area, growth, water-use, specific leaf area, and Δ , in all provenances. It also increased the intrinsic water-use efficiency, A/g , and the root-to-total dry mass ratio, but did not affect W or LMR. No provenance $\times$ drought interaction was found in any variable. The initial rate of leaf area establishment probably plays a major role in explaining the contrasting water-use strategies of the provenances. (© Inra/Elsevier, Paris.)

water-use efficiency / carbon isotope discrimination / *Faidherbia albida* / intraspecific variability

* Correspondence and reprints
E-mail: dreyer@nancy.inra.fr

Résumé – Variabilité de la croissance initiale, de l'efficacité d'utilisation de l'eau, et de la discrimination isotopique du carbone de plantules de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., un arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride. Effets provenance et sécheresse. Les provenances panafricaines de *Faidherbia albida* présentent des taux de croissance et de survie très inégaux dans les essais multilocaux pratiqués dans les zones sèches d'Afrique de l'Ouest. Afin d'identifier l'origine de ces différences, nous avons enregistré la variabilité génétique de caractères écophysiologiques (incluant l'efficacité d'utilisation de l'eau, W , et la discrimination isotopique du carbone, Δ) de semis issus de sept provenances d'Afrique occidentale et australe. Les effets provenance et sécheresse ont été testés en serre, sur des plantules en pot. La biomasse totale par plante des témoins bien irrigués a varié entre 31 et 86 g, et la consommation d'eau entre 8 et 18 kg. La croissance initiale et la consommation d'eau étaient toutes deux corrélées à la surface foliaire. W a montré des différences significatives entre provenances, les valeurs étant plus élevées pour les provenances les plus vigoureuses. W était corrélée négativement à LMR (rapport biomasse foliaire/biomasse totale), ainsi qu'à Δ . La sécheresse a réduit significativement les échanges gazeux, la surface foliaire, la consommation d'eau, SLA (rapport surface sur masse foliaire), et Δ . Elle a également augmenté l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (A/g), RMR (biomasse racinaire sur totale), mais n'a pas affecté W , ni LMR. Aucune variable n'a présenté d'interaction provenance $\times$ sécheresse. La vitesse d'installation de la surface foliaire est apparue essentielle pour comprendre les stratégies d'utilisation de l'eau de ces provenances. (© Inra/Elsevier, Paris.)

efficacité d'utilisation de l'eau / discrimination isotopique du carbone / *Faidherbia albida* / sécheresse / variabilité intraspécifique

Abbreviations

a, b : $^{13}\text{CO}_2$ discrimination coefficients for diffusion through stomata and fixation in C_3 plants, respectively;

A : net CO_2 assimilation rate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);

A/g : intrinsic water-use efficiency ($\mu\text{mol mol}^{-1}$);

C_a, C_i : mole fraction of CO_2 in the atmosphere and in the substomatal chambers, respectively ($\mu\text{mol mol}^{-1}$);

DIA: diameter at collar (mm);

Φ_c : proportion of net assimilated carbon lost through respiration, allocation to symbionts or exudation;

Φ_w : proportion of water lost independently of photosynthesis;

FWU: final water-use during the last days of the experiment (g 3d^{-1});

g : stomatal conductance to water vapour ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);

H : final height (cm);

k : plant carbon content (%);

LAR: leaf area-to-total dry mass ratio ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$);

LDM: leaf dry mass (g);

LMR: leaf-to-total dry mass ratio;

v : water vapour mole fraction difference between substomatal evaporation sites and atmosphere (mmol mol^{-1});

PFD: PAR incident photosynthetic photon flux density ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);

RDM: root dry mass (g);

RLA: root dry mass-to-leaf area ratio (g m^{-2});

RMR: root-to-total dry mass ratio;

$R_{\text{plant}}, R_{\text{air}}, R_{\text{maize}}$: carbon isotope ratio of the plant, the atmosphere, and of maize (grown among the seedlings), respectively;

SDM: stem + branch dry mass (g);

SLA: specific leaf area ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$);

Subscripts H and L denote values measured under high and low irradiance, respectively;

SMR: shoot-to-total dry mass ratio;

TDM: total dry mass (g);

TLA: total leaf area (m^2);

TWU: total water-use, including transpiration and soil evaporation (kg);

W : water-use efficiency, or total dry mass-to-total water-use ratio ($\text{g}_{\text{DM}} \text{kg}_{\text{H}_2\text{O}}^{-1}$);

Δ : plant carbon isotope discrimination (‰).

1. INTRODUCTION

Faidherbia albida (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida* Del., Mimosoideae) is a wide spread African leguminous tree of great value for agroforestry, distributed in arid to semi-arid regions [37]. Mature trees of *Faidherbia albida* are famous for their

peculiar reverse phenology. The adults are in leaf, growing and fruiting during the dry season, and leaves are shed after the first rains of the wet season. These features are highly valuable for agroforestry systems: this multi-purpose tree provides fodder during dry seasons, and does not compete for water or light with traditionally associated crops during the wet season.

Contrasting habitats are reported for this species: agroforestry parklands in western Africa, or natural riparian ecosystems in southern and eastern Africa. The wide distribution of *F. albida* implies a large genotypic variability: this was confirmed by genetic studies [22]. Panafrican seeds were collected, and several multi-local field trials were dedicated to the selection of the most interesting provenances [2, 15, 30–32]. These field trials consistently revealed a better initial shoot growth of the south-east African versus the west African provenances. However, when such trials were conducted in arid zones, the south-east African provenances were usually overcome during the following years and displayed a severe mortality [1, 2]. In addition, the rankings of provenances for initial growth and for survival were strongly modified depending on the localization of the trials. This suggests the occurrence of important genotype $\times$ environment interactions for initial growth [2, 30] and for survival ability [2] under semi-arid conditions.

We tested the hypothesis that the contrasting vigour and survival observed on juveniles in the field could find expression in different water-use strategies. Very few results were available on the water relations of *F. albida*, and the genetical variability of ecophysiological traits related to water economy remains unexplored. *F. albida* is most probably a drought avoiding species displaying a phreatophytic strategy [35]. Optimal growth of the trees probably relies on an

efficient root system giving access to deep water reservoirs (~ 30 m, [6]), rather than on intrinsic drought tolerance. As a matter of fact, we observed rapid stomatal closure and leaf shedding on potted plants during the onset of water stress (unpublished data). Juveniles in the field probably have to cope with severe water deficits before reaching the water-table, and their initial shoot growth is usually very slow. For instance, heights reached after 5.5 years were only around 200 cm for the best provenances during two field trials in Burkina-Faso [1]. Their survival could thus rely on the efficiency of the root growth [32], and on the water-use strategy adopted before reaching groundwater.

Initial growth, root development and water economy of young *F. albida* are therefore expected to be crucial features for explaining the contrasting performances of the provenances during multi-local field trials, and for orientating the current selection programmes. This statement incited us to record ecophysiological traits associated with growth and transpiration, in seedlings from seven panafrican provenances, displaying contrasting growth strategies. Their response to limited water-supply was assessed. The water-use efficiency (W) was measured concurrently with other classical selection criteria. The use of W as a selection criterion for provenances or genotypes can be of interest if several conditions are met: i) the occurrence of a significant intraspecific variability in initial growth as well as in W ; ii) no negative interactions between W and growth; iii) the strong heritability in W [18]; and iv) a good knowledge of genotype $\times$ environment interactions influencing W . The present study was aimed at testing the first two conditions in *F. albida*.

The experiments were run in a greenhouse at Inra-Nancy (France). Measurements focused on growth features, water-use efficiency, and photosynthetic

performance. We tested the potential use of carbon isotope discrimination as a tool for investigating intraspecific variability of *W* in this species. Our objectives were:

to assess the variability of growth, water consumption, and of a large range of eco-physiological variables among *F. albida* provenances, including *W*;

to check for drought effects, and provenance $\times$ drought interactions;

to derive some interpretations of the field trials results, and to propose some prospects for future selection.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Experimental set-up

Seven panafrikan *Faidherbia albida* provenances were selected (table 1). They displayed contrasting initial growth and survival rates during field trials in dry zones in Burkina-Faso [1]. Each provenance was prepared from bulked seed-lots including a minimum of 20 progenies, and provided by various institutes.

In April 1994, seeds were soaked in H_2SO_4 98 % for 20 min, bubbled for 24 h, and then sown in individual 5 L containers, filled with a 1/2 v/v non-sterile peat/sand mixture. Pots were fertilized with oligo-elements (Kenieltra, France), and Nutricote 100 (slow release granules, N/P/K 13/10/10, Fertel, France). Seedlings

were grown for 6 months in a greenhouse at Inra-Nancy (France), under natural daylight. Each provenance comprised 20 seedlings in individual pots which were distributed according to a completely randomized design and redistributed after every watering.

2.2. Evapotranspiration

Planted pots, and control (plant-free) pots were maintained at field capacity (water content = $0.25 \text{ g}_{H_2O} \text{ g}_{soil}^{-1}$) by weighing and adjusting every 3rd day. Direct soil evaporation was limited with a waxy cardboard cover. Maximal soil evaporation was estimated from the water losses of five control pots (during the same period of the following year, at the same place, within a similar *F. albida* trial). The total 6-month evaporation of the control pots was $860 \pm 88 \text{ g}$ (mean $\pm$ SD) as compared to the range 6 160–18 100 g recorded with seedlings. Since plant-free pots remained closer to field capacity than the planted ones and were not shaded by canopies, this value certainly overestimated the actual soil evaporation from planted pots. We checked that subtracting this maximal evaporation value from the measured evapotranspiration values (TWU) did not change the ranking and the provenance and drought effects for *W* (water-use efficiency). We therefore computed *W* using non-corrected estimates of transpiration.

Table 1. Main characteristics of the seven provenances of *Faidherbia albida* tested (from Bastide and Diallo [1]).

Name/Country	Source	Latit	Longit	Elevat (m)	Rain (mm)
Gihanga (Gih)/Burundi	a	03°15 S	29°15 E	800	650
Mana-Pools (Man)/Zimbabwe	a	15°45 S	29°20 E	360	730
Matameye (Mat)/Niger	a	13°25 N	08°28 E	450	560
Kagnabon (Kag)/Senegal	a	13°36 N	16°40 W	48	1000
Mora (Mor)/Cameroon	a	10°58 N	14°12 E	450	780
Dossi (Dos)/Burkina-Faso	b	11°30 N	03°25 W	300	900
Kongoussi (Kon)/Burkina-Faso	c	13°30 N	01°50 W	338	600

Provenances were ranked in decreasing order of total dry mass, after 6 months of growth in a greenhouse. a, CIRAD-Forêt, Montpellier, France; b, INERA-Productions Forestières, Ouagadougou, Burkina-Faso; c, CNSF, Ouagadougou, Burkina-Faso.

2.3. Drought

Half of the seedlings were submitted to water shortage during the last 2 months, by letting the soil water content decline freely down to $0.15 \text{ g}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ g}_{\text{soil}}^{-1}$ and maintaining it close to this level, as described above.

2.4. Gas exchange analysis

Leaf-gas exchange was measured after the onset of drought. Net CO_2 assimilation rates (A) and stomatal conductance for water vapour (g) were measured in situ. During bright days, between 12 and 15 h, a twig with approximately ten fully-expanded leaves was inserted into a portable LiCor 6200 chamber (LiCor, Lincoln, USA). Mean ($\pm$ SD) climate conditions in the chamber were: air temperature: $29.3 \pm 3.0^\circ\text{C}$; v , water vapour molar fraction deficit: $23.8 \pm 4.8 \text{ mmol mol}^{-1}$; Ca : $358.8 \pm 9.2 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$. Results were split into two groups of irradiance: high ($1020 \pm 90.3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and low irradiance ($349 \pm 32.4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). The computation of C_i (CO_2 molar fraction in the substomatal chambers, $\mu\text{mol mol}^{-1}$) was performed according to Von Caemmerer and Farquhar [34]. A and g were reported to the projected leaf area, owing to the lack of information about the relative contribution of the two faces of these amphistomatous leaves to gas exchange.

2.5. Growth variables and carbon isotope analysis

Height and water consumption of all potted seedlings were monitored till the age of 6 months. The plants were harvested and oven-dried (80°C , 48 h), and the dry mass of each compartment (leaves, roots, branches + stems) measured. Leaf area was measured with a ΔT area-meter (ΔT Devices, Hoddesdon, UK). Total leaf area (TLA) of the plants was estimated from the specific leaf area (SLA) of a sample of 30 randomly selected leaves per plant.

Plants were then ground to a fine powder. Samples of total dry mass were burned in a pure O_2 atmosphere, for the quantitative conversion of C into CO_2 . The determination of the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratio (R) was made by mass

spectrometry in the 'Laboratoire central d'analyses, CNRS' (Solaize, France).

2.6. Photosynthesis and carbon isotope discrimination

In order to compute carbon isotope discrimination (Δ), we used the expression of Farquhar and Richards [8]:

$$\Delta = \frac{(R_{\text{air}} - R_{\text{plant}})}{R_{\text{plant}}} = \frac{\delta_{\text{air}} - \delta_{\text{plant}}}{1 + \delta_{\text{plant}}} \quad (1)$$

R_{plant} and R_{air} are the carbon isotope ratios of the plant and the atmosphere, respectively, and δ is the carbon isotope composition relative to the Pee Dee Belemnite Standard.

We checked that R_{air} was constant during the experiment. In order to estimate R_{air} , maize grains were sown at four dates in similar pots, among the *F. albida* seedlings, and their fourth leaf collected 2.5 months later (4 sowing and harvest dates, 2–4 repetitions/harvest date). δ_{maize} values did not vary much during the 6 months, ($n = 13$; mean = $-11.36 \pm 0.45\text{‰}$). This mean value of δ_{maize} was thus used for estimating δ_{air} from equation (4) [24]:

$$\delta_{\text{air}} = 3.276 + \delta_{\text{maize}} \quad (2)$$

Our experimental value of δ_{air} (-8.69‰) was close to typical values (-8.00‰ , [10]).

At an instantaneous scale, the intrinsic water-use efficiency A/g (i.e. the ratio of net CO_2 assimilation to leaf conductance to water vapour) usually provides a good estimation of C_i/C_a (the set-point for gas-exchange), and influences Δ . Instant and simplified relationships for C_3 plants were presented by Farquhar et al. [9]:

$$\frac{A}{g} = \frac{C_a}{1.6} \cdot \frac{(b - \Delta)}{(b - a)} \quad (3)$$

where A/g is the intrinsic water-use efficiency; C_a is the mole fraction of CO_2 in the atmosphere; 1.6 is the ratio of conductance for H_2O and CO_2 ; Δ is the carbon isotope discrimination; and a , b : $^{13}\text{CO}_2$ discrimination coefficients for diffusion through stomata ($a = 4.4$), and fixation ($b = 27$) in C_3 plants [9].

Δ in the accumulated biomass, therefore, provides a time-integration of C_i/C_a , and A/g . A/g is also expected to influence W , the time-

integrated water-use efficiency. Δ can thus be correlated with W during short periods of time, provided that v , Φ_c , and Φ_w are non-disruptive elements, according to the general model developed by Farquhar and Richards [8], and Farquhar et al. [10]:

$$W_t = \frac{C_a}{1.6 \cdot v} \cdot \frac{b - \Delta}{b - a} \cdot \frac{(1 - \phi_c)}{(1 + \phi_w)} \cdot \frac{2}{3k} \quad (4)$$

where W_t is the transpiration efficiency; v is the water vapour mole fraction difference between substomatal evaporation sites and atmosphere; Φ_c is the proportion of net assimilated carbon lost through respiration, allocation to symbionts or exudation; Φ_w is the proportion of water lost independently of photosynthesis; k is the carbon content relatively to total biomass and 2/3 is the molecular mass ratio of C to H₂O.

2.7. Statistical analysis

The inter-provenance variability was analysed using the following two methods.

All measured variables were described globally for their structure (correlations, main sources of variation). A principal component analysis (PCA) was performed on 17 time-integrated growth and six instantaneous gas-exchange variables, using centred-reduced values, corresponding to the means of the 14 (7 provenances $\times$ 2 watering regimes) treatments. The reliability of this PCA was assessed as follows: even distribution of individuals on the principal component plots; axes characterized by a homogeneous set of individuals; Σr^2 and $\Sigma \cos^2$ larger than 0.5 (for the correlations between variables and individuals with the main axes, respectively).

The most relevant variables were analysed separately (ANOVA) to test the significance of provenance and drought effects. The whole statistical display was completely randomized and bivariate (provenance $\times$ 7; water-supply $\times$ 2), with 7–10 replications for the whole experiment. It was trivariate for gas-exchange analysis, since a third factor (irradiance $\times$ 2) was tested, with 3 to 8 replications. The ANOVA was computed for each variable with the SAS statistical package (SAS Institute Inc., 1988) using the General Linear Model. Variance homogeneity and distribution of residues were checked, and variables eventually trans-

formed into logarithm (ln) or square-root (root) to match these conditions. Homogeneous groups were defined using Bonferroni's test.

3. RESULTS

3.1. Height growth

Germination time and growth kinetics were similar among provenances. Plants showed typical sigmoid-shaped height growth curves during the 6-month experiment (*figure 1*). The differences in initial growth expected between provenances were achieved: the most vigorous ones, Man and Gih (south-eastern Africa) reached more than 100 cm, i.e. nearly twice the height of the smallest (Dos and Kon; western Africa). The slow-down of growth was synchronized in all provenances, irrespective of the height and biomass accumulated, and was therefore probably not pot-bound or nutritionally induced. Nevertheless, it could not be unequivocally attributed to environmental (temperature, photoperiod) or genetical effects. Drought reduced height growth of all provenances by around 6–14 %, with the exception of Mor (only 1 %).

3.2. Provenance effects

A large inter-provenance variability was found for most variables (*table IIa, b*). Provenance effects were all significant ($P < 0.05$) to highly significant ($P < 0.001$), with a few exceptions, i.e. the carbon fraction in dry matter (k) and the intrinsic water-use efficiency (A/g). Intra-provenance variability cumulated with error ($1-r^2$) remained quite high for most variables, e.g. 39 % for TDM, 69 % for Δ , and 50 % for W . Several rankings of provenances could be established.

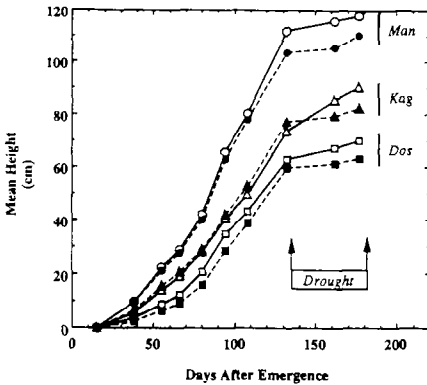


Figure 1. Height growth kinetics of potted seedlings of *Faidherbia albida* from three provenances (Man, Zimbabwe; Kag, Senegal; Dos, Burkina-Faso) during 6 months in a greenhouse. Open symbols: well-watered plants; closed symbols: droughted plants. Drought was imposed during the last period. Vertical bars represent SD for each provenance at harvest. $N = 7-10$ replicates per treatment.

3.2.1. Vigour

Figure 2 illustrates the ranking obtained among provenances for total dry mass (TDM), total water-use (TWU), and water-use efficiency (W):

$$[\text{Man, Gih}] \geq [\text{Mat, Kag}] \geq [\text{Mor}] \geq [\text{Dos, Kon}]$$

Means decreased from the south-eastern African provenances (Gih, Man) to the western ones (Mat, Kag, Mor, Dos, Kon). However, there was no correlation between this ranking and the amount of rainfall reported in the geographic origin of the provenances (table 1). The above ranking was also valid for variables of vigour, including the dry mass of each compartment (RDM: root; SDM: shoot; LDM: leaf), H (height), TLA (total leaf area), DIA (diameter at collar), and SLA (specific leaf area). Two important variables

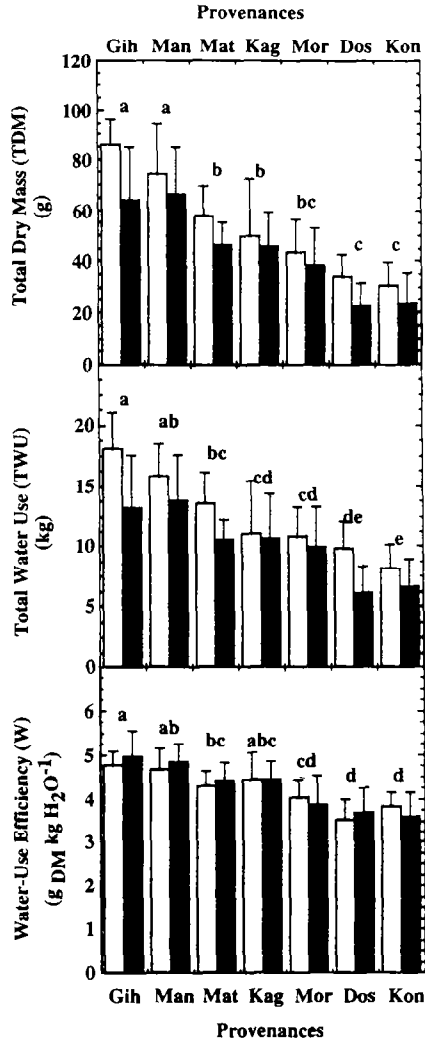


Figure 2. Total dry mass (TDM), total water-use (TWU), and water-use efficiency (W) of potted seedlings from seven provenances of *Faidherbia albida* after 6 months of growth in a greenhouse. Seedlings were either well-watered (open bars) or droughted (dark bars). Statistics correspond to the well-watered treatment: means with the same letter were not significantly different ($\alpha = 0.05$), and no provenance $\times$ watering regime interactions were recorded. Error bars indicate SD. For the list of provenances, see table 1. $N = 7-10$ replicates per treatment.

Table II. ANOVA (SAS, General Linear Model + Bonferroni's test) on ecophysiological variables measured on potted seedlings of *Faidherbia albida* after 6 months of growth in a greenhouse.a) Time-integrated variables. Seven provenances $\times$ two watering regimes. Three variables were ln or root transformed to match the variance homogeneity conditions. $N = 7$ –10 replicates per treatment.b) Instantaneous gas-exchange variables. Seven provenances $\times$ two watering regimes $\times$ two irradiance levels (high and low). $N = 3$ –8 replications per treatment; one replicate = mean of repeated (2–4) measures per plant.

a)

Variables	Abbreviations	Provenance effect	Wet	Watering effect	Dry	PW interaction	CV %	r ²	Magnitude (for Wet)
Total dry mass	TDM (g)	***	52.51	***	43.86	n.s.	31.07	0.61	2.77
Total leaf area	TLA (m ²)	***	0.209	***	0.160	n.s.	33.22	0.48	2.09
Total water use	TWU (kg)	***	12.19	***	10.03	n.s.	27.35	0.54	2.24
Total water use(cor)	TWU _{cor}	***	11.33	***	9.17	n.s.	29.64	0.54	2.39
Water-use efficiency	W (gDM kgH ₂ O ⁻¹)	***	4.18	n.s.	4.24	n.s.	11.72	0.50	1.36
Water-use efficiency(cor)	W _{cor} (gDM kgH ₂ O ⁻¹)	***	4.54	n.s.	4.73	n.s.	11.84	0.39	1.29
Plant carbon isotope discrimination	Δ (‰)	***	21.34	***	20.87	n.s.	2.90	0.31	1.05
Root mass ratio	RMR	**	0.387	*	0.421	n.s.	20.27	0.22	1.50
Leaf mass ratio(ln*)	LMR	***	0.267	n.s.	0.272	n.s.	17.65	0.45	1.62
Root dry mass(root*)	RDM (g)	***	20.45	**	18.04	n.s.	32.14	0.63	3.68
Leaf dry mass	LDM (g)	***	13.09	**	11.16	n.s.	30.46	0.40	1.74
Shoot dry mass(root*)	SDM (g)	***	18.98	***	14.66	n.s.	43.33	0.56	3.16
Height	H (cm)	***	92.11	**	84.37	n.s.	17.34	0.56	1.69
Diameter at collar	DIA (mm)	***	9.89	***	8.39	n.s.	19.19	0.49	1.60
Specific leaf area	SLA (m ² kg ⁻¹)	***	15.78	***	14.44	n.s.	13.65	0.29	1.33
Plant carbon content	k (%)	n.s.	42.47	n.s.	42.34	n.s.	2.56	0.09	1.01

b)

Variables	Abbreviations	Provenance effect	Wet	Watering effect	Dry	High	Irradiance effect	Low	P*W	P*L	W*L	P*D*W	CV %	r ²	Magnitude (for Wet _H)
Stomatal conductance to H ₂ O	g (mmol m ⁻² s ⁻¹)	**	530.45	***	385.49	543.19	***	388.32	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	33.11	0.49	1.60
Net CO ₂ assimilation	A (μmol m ⁻² s ⁻¹)	***	15.70	***	13.56	16.15	***	13.38	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	24.14	0.43	1.65
Intrinsic water-use Efficiency	A/g (μmol mol ⁻¹)	n.s.	32.82	**	37.27	33.06	*	36.65	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	22.79	0.27	1.36

CV, coefficient of variation; r^2 , percent of variability explained by the model (on the well-watered treatment). Magnitude = max-to-min ratio of well-watered treatments means. Levels of significance: *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; n.s.: non-significant. For the list of variables, see table III. Subscript_{cor}: 860g subtracted to TWU and W means, corresponds to estimated soil evaporation.

yielded an opposite ranking: LMR (leaf-to-total dry mass ratio) and Δ (carbon isotope discrimination).

The magnitude of the variability among means of well-irrigated provenances was 2.8 for TDM and 2.2 for TWU. The magnitude was lower for LMR (1.6) and W (1.36), and weak for Δ (1.05, corresponding to a maximum difference of 1.1 per mil units).

3.2.2. Gas-exchange rate

Provenance effects were significant for the stomatal conductance (g) and the net assimilation per unit leaf area (A), but not for the intrinsic water-use efficiency (A/g) (table IIb). A and g were lower in the most vigorous provenances (Gih, Man, south-east Africa) but the ranking for gas exchange was not fully converse to the one for vigour:

$$[\text{Mor}] \geq [\text{Kag}, \text{Dos}, \text{Mat}, \text{Kon}] \\ \geq [\text{Man}, \text{Gih}]$$

In situ measurements revealed rather high levels of A and g per unit leaf area (around $15\text{--}20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and up to $600 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively). The magnitude of variation for A_{Hwet} or g_{Hwet} (high irradiance, well-watered) was close to 1.6. It was still 1.36 for A/g_{Hwet} but no significant provenance effect could be detected in this trait. Thicker leaves displayed higher A values: 59 % percent of the variability in A_{Hwet} could be attributed to SLA.

3.2.3. Root biomass fraction

The root-to-total biomass ratio (RMR) was independent of vigour and gas exchange rate, and was not correlated with the amount of rainfall in the geographical origin of provenances, the ranking of provenances was:

$$[\text{Gih}] \geq [\text{Kon}, \text{Mor}, \text{Dos}, \text{Man}] \geq [\text{Mat}, \text{Kag}]$$

The magnitude was 1.5 for RMR_{wet} .

3.3. Drought effects

Drought was only applied during the last third of the growth period. The drought stress intensity was estimated from the reduction in soil water content, from 0.25 (control) to 0.15 (dry) $\text{g}_{\text{H}_2\text{O}} \text{g}_{\text{soil}}^{-1}$. Predawn leaf water potential of droughted seedlings did not differ significantly from the control (data not shown), which demonstrates that water stress remained mild. The inter-provenance rankings presented above remained valid in the dry treatment and no provenance $\times$ water-supply interactions were detected. Drought nevertheless affected almost all growth and gas exchange variables (table IIa, b), with the exception of W , LMR and k . Drought reduced all vigour variables, from -47 % for FWU (final water-use) to -8 % for height. LDM was reduced by 15 %, TDM by 16.5 %, and as a result, LMR was kept almost constant. Drought reduced SLA in all provenances, but very slightly (-8.5 % globally and -20 % in Gih). The effects on W and its determinants resulted in an unexpected discrepancy: W remained unaffected by drought, while Δ was reduced. Drought reduced g (-28 and -29 %, under high and low irradiance, respectively) and A (-14 and -17 %), and as a result enhanced A/g ($+14$ % and 11 %). The increase of A/g induced by drought was consistent with the observed reduction of Δ . The root-to-total mass ratio (RMR) was moderately increased by drought (globally $+9$ %). The stability of LMR and the increase of RMR clearly demonstrated a diversion of the biomass allocation from stems and twigs to roots during drought. RMR was increased in Mat, Kon and Dos by 25, 17 and 10 %, respectively, but much less in the other provenances.

3.4. Main sources of variability, and correlations between variables

The correlations between 17 time-integrated growth variables and six instanta-

neous gas-exchange variables are shown in the correlation matrix, computed for the means of the 14 treatments (7 provenances $\times$ 2 watering regimes, table III). The main components of variability were defined by the variables best correlated with axis 1, 2 and 3 of the PCA (figure 3a). The reliability of the procedure was attested as follows: 75.1 % of the total variability was accounted for by the first two axes, and 8.3 % by axis 3. All variables were well represented ($\Sigma r^2 > 0.5$). RMR, k (car-

bon content), A_H (net assimilation in high light) and A/g_L (intrinsic water-use efficiency, in low light), were poorly represented, and displayed Σr^2 values ranging from 0.25 to 0.5. Three corresponding groups of intercorrelated variables are detailed below: [vigour] and [gas-exchange rates], corresponding to axis 1 and axis 2, respectively, and [root biomass fraction] (third axis, not illustrated). These three groups of variables were not correlated together, by definition.

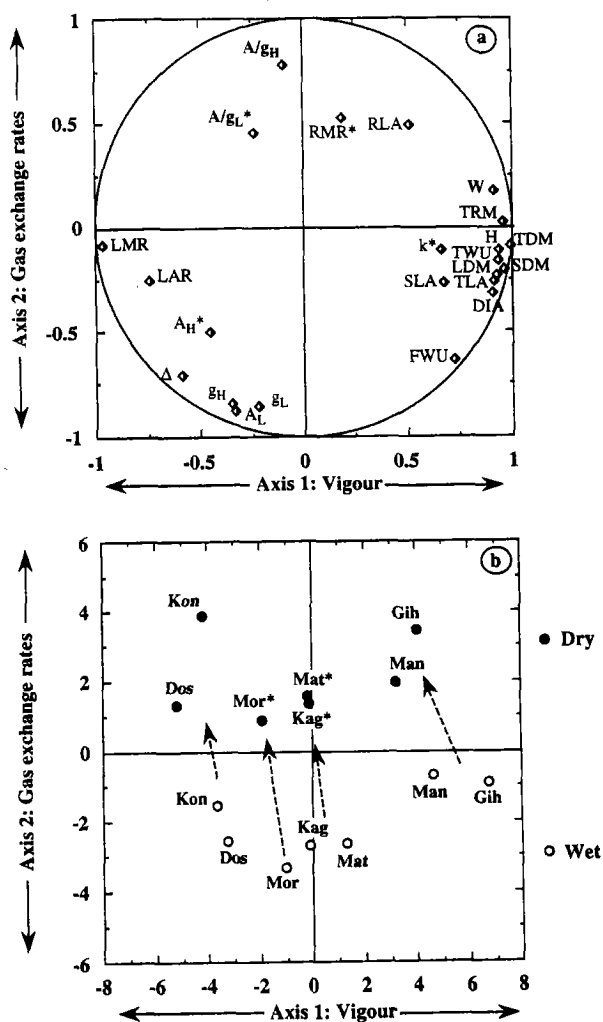


Figure 3. Principal component analysis (75.1 % of total variability represented by the axis 1/axis 2 plot) of the total variability found in an experiment conducted on *Faidherbia albida* (seven provenances $\times$ two watering regimes) after 6 months of growth in a greenhouse. (*) Indicates poorly represented variables (figure 3a: $\Sigma r^2 < 0.5$), or individuals (figure 3b: $\Sigma \cos^2 < 0.5$). a) Distribution of 23 growth and gas exchange variables. For the list of variables, see table III. b) Distribution of seven provenances $\times$ two watering regimes. For the list of provenances, see table I. Seedlings were either well-watered (open symbols) or droughted (dark symbols). Arrows indicate the changes induced by drought, i.e. a small reduction of vigour, and a large one of gas exchange. $N = 7-10$ replicates per treatment.

Table III. Correlation matrix of r between 17 time-integrated growth variables and six instantaneous gas exchange variables, computed on the means of the 14 treatments (seven provenances $\times$ two watering regimes). In bold characters: $r > 0.75$; italics: $0.5 > r > 0.75$.

List of variables and units	Abbrev	H	DIA	RDM	LDM	SDM	TDM	RMR	LMR	SLA	TLA	RLA	LAR	k	TWU	FWU	W	Δ	g_H	A_H	A/g_H	g_L	A_L	A/g_L
Height (cm)	H	1.00																						
Diameter at collar (mm)	DIA	0.86	1.00																					
Root dry mass (g)	RDM	0.84	0.85	1.00																				
Leaf dry mass (g)	LDM	0.96	0.89	0.86	1.00																			
Shoot dry mass (g)	SDM	0.96	0.93	0.81	0.94	1.00																		
Total dry mass (g)	TDM	0.95	0.93	0.95	0.96	0.95	1.00																	
Root-to-total dry mass ratio	RMR	-0.03	-0.04	0.42	-0.06	-0.15	0.13	1.00																
Leaf-to-total dry mass ratio	LMR	-0.87	-0.89	-0.91	-0.82	-0.89	-0.93	-0.21	1.00															
Specific leaf area ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	SLA	<i>0.58</i>	<i>0.69</i>	0.77	<i>0.65</i>	<i>0.60</i>	<i>0.72</i>	0.27	-0.56	1.00														
Total leaf area (m^2)	TLA	0.90	0.89	0.91	0.96	0.89	0.96	0.09	-0.80	0.84	1.00													
Root dry mass-to-leaf area ratio	RLA	0.34	0.34	<i>0.58</i>	0.24	0.27	0.43	<i>0.71</i>	-0.64	0.09	0.23	1.00												
Leaf area-to-total dry mass ratio	LAR	-0.69	-0.65	-0.61	-0.58	-0.71	-0.68	-0.09	0.85	-0.07	-0.45	-0.70	1.00											
Plant carbon content (%)	k	<i>0.72</i>	<i>0.52</i>	<i>0.59</i>	<i>0.73</i>	<i>0.63</i>	<i>0.66</i>	0.03	-0.56	0.33	<i>0.64</i>	0.31	-0.45	1.00										
Total water use ($\text{kg H}_2\text{O}$)	TWU	0.94	0.95	0.93	0.97	0.94	0.99	0.09	-0.89	<i>0.71</i>	0.97	0.39	-0.63	<i>0.67</i>	1.00									
Final water use (g day^{-1})	FWU	<i>0.75</i>	0.88	<i>0.70</i>	0.81	0.78	0.78	-0.13	-0.64	<i>0.72</i>	0.85	0.08	-0.34	<i>0.54</i>	0.85	1.00								
Water-use efficiency ($\text{gDM kgH}_2\text{O}^{-1}$)	W	0.86	0.78	0.82	0.81	0.88	0.89	0.08	-0.93	<i>0.50</i>	0.76	0.48	-0.81	<i>0.56</i>	0.81	0.49	1.00							
Plant carbon isotope discrimination (‰)	Δ	-0.55	-0.31	-0.50	-0.41	-0.51	-0.52	-0.27	<i>0.64</i>	-0.06	-0.33	-0.56	<i>0.71</i>	-0.29	-0.41	0.07	-0.74	1.00						
High irradiance stomatal conductance to H_2O ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	g_H	-0.19	-0.04	-0.39	-0.14	-0.15	-0.27	-0.60	0.37	-0.11	-0.14	-0.54	0.38	-0.06	-0.17	0.30	-0.42	<i>0.73</i>	1.00					
High irradiance net CO_2 assimilation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_H	-0.23	-0.26	-0.55	-0.26	-0.23	-0.40	-0.60	0.42	-0.41	-0.33	-0.47	0.25	-0.13	-0.32	0.03	-0.45	0.43	<i>0.82</i>	1.00				
High irradiance intrinsic water-use efficiency ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	A/g_H	-0.05	-0.35	-0.14	-0.20	-0.13	-0.15	0.21	0.03	-0.31	-0.25	0.16	-0.16	-0.18	-0.24	-0.53	0.05	-0.62	-0.62	-0.09	1.00			
Low irradiance stomatal conductance to H_2O ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	g_L	-0.15	0.08	-0.19	-0.04	-0.13	-0.15	-0.33	0.25	0.02	-0.03	-0.35	0.29	-0.12	-0.05	0.36	-0.36	<i>0.76</i>	<i>0.71</i>	0.42	-0.65	1.00		
Low irradiance net CO_2 assimilation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A_L	-0.19	-0.06	-0.29	-0.09	-0.21	-0.24	-0.38	0.41	0.02	-0.06	-0.51	0.47	-0.06	-0.13	0.33	-0.49	<i>0.85</i>	<i>0.81</i>	<i>0.56</i>	-0.60	0.93	1.00	
Low irradiance intrinsic water-use efficiency ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	A/g_L	-0.14	-0.43	-0.26	-0.19	-0.20	-0.24	0.01	0.32	-0.22	-0.22	-0.18	0.26	0.16	-0.26	-0.36	-0.23	-0.15	-0.20	0.02	0.40	-0.65	-0.38	1.00

3.4.1. Vigour group (Axis 1; 52.4 % of total variability explained)

Variables best correlated with axis 1 (with $r^2 > 0.80$) were, in decreasing order: TDM, TWU, LMR (negatively correlated), RDM, H, SDM, LDM, TLA and DIA (diameter at collar). As a result, this axis was considered to represent globally the vigour of the seedlings. All these variables were also strongly correlated together ($n = 14$; $0.64 < r^2 < 0.97$; $P < 0.001$). Figure 4 illustrates this point with correlations between TLA, TDM and TWU, and clearly shows the strong impact of TLA in explaining vigour differences between provenances. Fast growing plants displayed larger, but also thinner leaves, since SLA was positively correlated with these vigour variables ($n = 14$; $0.32 < r^2 < 0.70$; $0.001 < P < 0.03$). W was positively correlated ($n = 14$; $0.57 < r^2 < 0.86$; $P < 0.002$) with vigour

variables, and Δ poorly and negatively ($n = 14$; $0.1 < r^2 < 0.42$; $0.012 < P < 0.28$).

The 14 provenances $\times$ watering regimes clearly segregated along the vigour axis of the PCA presented in figure 3b, and most of them were well represented on the principal component axis1/axis2 plot ($\Sigma \cos^2 > 0.5$).

3.4.2. Gas-exchange rate group (axis 2; 22.7 % of total variability explained)

Gas-exchange variables, best correlated with axis 2 ($r^2 > 0.7$) were, in decreasing order: A_L (net assimilation under low irradiance), g_L and g_H (stomatal conductance to water vapour under both irradiance levels). They were independent of the vigour axis. Stomatal conductance was positively correlated with A , and both were negatively correlated with A/g . Δ was positively correlated with g under both irradi-

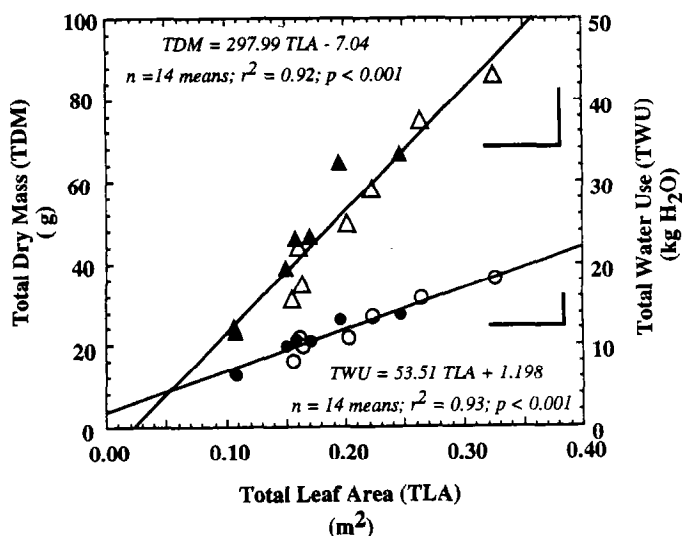


Figure 4. Relationships between mean values of total leaf area (TLA) and total dry mass (TDM, triangles), or total water-use (TWU, disks), as recorded on potted seedlings of *Faidherbia albida* (seven provenances $\times$ two watering regimes) after 6 months of growth in a greenhouse. Well-watered plants: open symbols; droughted, dark symbols. For the list of provenances, see table 1. Bars represent the mean SD for all variables. $N = 7$ –10 replicates per treatment.

ances, positively with A_L ($n = 14$; $0.18 < r^2 < 0.72$; $P < 0.01$), and negatively with A/g_H ($n = 14$; $r^2 = 0.38$; $P = 0.02$).

The two watering regimes clearly segregated along the gas-exchange axis of the PCA presented in figure 3b. The drought effect was indicated by the direction of the arrows, resulting in a reduction of vigour, of gas-exchange rates and of Δ , and in an increase of A/g .

3.4.3. Root biomass fraction (axis 3; 8.3 % of total variability explained)

Root-to-total dry mass ratio (RMR) was correlated with axis 3, with $r^2 = 0.53$, and not with vigour and gas-exchange variables.

3.5. Correlation between water-use efficiency (W) and its determinants

W was positively correlated with vigour, e.g. TDM and TWU (figures 2 and 3) and negatively with LMR and Δ . LMR and W were both unaffected by drought, and a single negative correlation ($n = 14$; $r^2 = 0.86$; $P < 0.001$) between mean provenance values of W and LMR could be drawn (figure 5a). On the opposite, two different negative regression lines between W and Δ were evidenced for the two watering regimes (figure 5b) ($n = 7$; $r^2_{\text{wet}} = 0.69$ and $r^2_{\text{dry}} = 0.92$; $0.001 < P < 0.021$). In each individual provenance, negative, but not always statistically significant, correlations between W and Δ were found (data not shown).

No correlation was found between A/g and W , but a negative one was found between A/g_{wet} (measured under high irradiance, on the wet plants) and Δ ($n = 7$; $r^2 = 0.56$; $P = 0.05$) (figure 6).

We did not find any positive correlation between RLA (root dry mass-to-total

leaf area ratio, which is potentially an estimator of the total soil-to-leaf hydraulic conductance), and g , A/g or W .

4. DISCUSSION

4.1. Provenance effects

4.1.1. Variability in vigour and allocation patterns

A large inter-provenance variability of initial growth was found in *F. albida* seedlings under optimal water supply. The principal components of this variability were variables defining vigour, including total dry mass (TDM), leaf-to-total dry mass ratio (LMR, negatively correlated) and compartment biomasses (RDM, LDM, SDM for roots, leaves and stems + branches, respectively), total leaf area (TLA), height (H), and diameter at collar (DIA). The magnitude of the total variability of the control plants was close to 2.8 for TDM, and 2.1 for TLA. The two south-east African provenances (Man, Gih) displayed a higher vigour than the west African ones. This ranking is consistent with the information gathered during diverse field trials or on potted seedlings, which showed better initial growth for diverse south-east African provenances [1, 15, 25, 30–32]. This observation suggests the occurrence of an important genetical determinism for vigour in this species. Slow-growing provenances however exhibited better survival rates during field trials in semi-arid zones [1, 2].

The physiological basis of such vigour differences was investigated using the correlations between dry matter accumulation (TDM) and k (carbon content), A (net assimilation rate), TLA (total leaf area), LMR (leaf-to-total mass ratio) and Φ_c (proportion of assimilated carbon lost through respiration, allocation to symbionts or exudation). TDM was neither

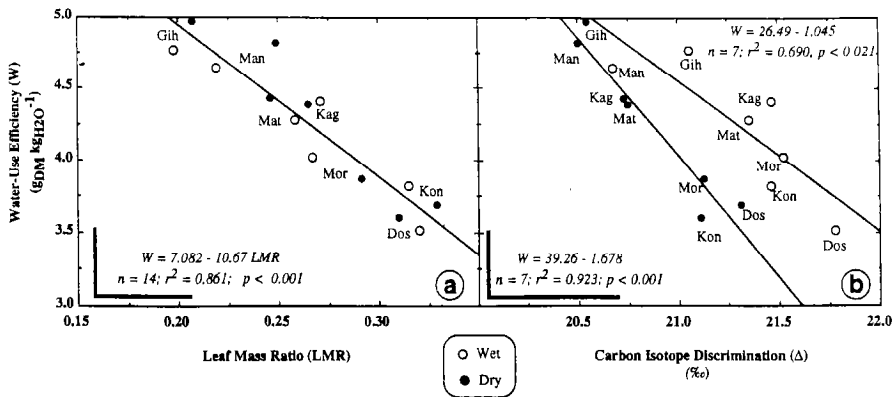


Figure 5. Correlations between mean water-use efficiency (W) and a) leaf-to-total dry mass ratio LMR, b) plant carbon isotope discrimination (Δ), as recorded on the seedlings from seven provenances of *Faidherbia albida*, that were either well-watered (open symbols) or droughted (dark symbols), after 6 months of growth in a greenhouse. Error bars indicate a mean value of SD. For the list of provenances, see table 1. $N = 7$ –10 replicates per treatment.

correlated to k , nor to A . Fast growing provenances displayed higher LDM and SLA (specific leaf area). As a result, 95 % of the variability of TDM was explained by TLA. However, higher LDM was not due to a higher biomass allocation to the leaves, since LDM was negatively correlated to LMR and LAR (leaf-to-total biomass ratio, and leaf area-to-total dry mass ratio, respectively). Therefore, the differences in TDM could not be explained by differences in LMR and A . A negative correlation between biomass and LAR was similarly evidenced by Virgona et al. [33], with sunflower. These findings oppose to those obtained for 24 herbaceous species by Poorter and Remkes [28]. A current hypothesis under investigation is that they find their origin in differences of Φ_c , and that these carbon losses are larger in slow-growing provenances.

The magnitude of variation in TWU (total water-use) was 2.2 among provenances. TWU and FWU (final water-use) were positively correlated to TDM and TLA, but not to stomatal conductance (g).

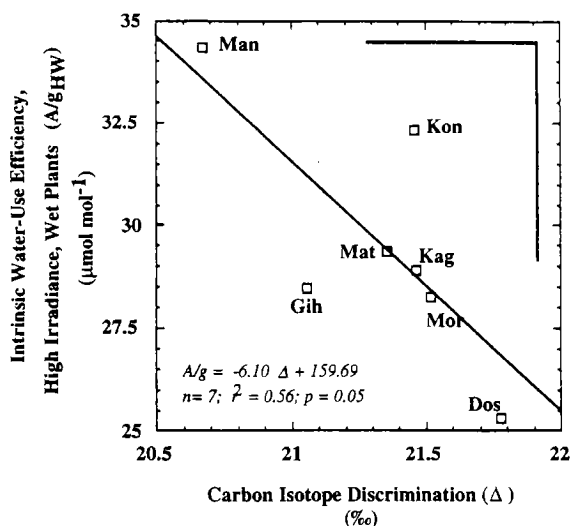
TLA was thus the key determinant of water-use by the different provenances.

Gas-exchange rates (A and g) were not correlated to vigour. Inter-provenance differences in the intrinsic water-use efficiency A/g , that is in C_i/C_a , were detected, but remained insignificant, due mainly to a high intra-provenance variability ($1-r^2 = 63$ %).

4.1.2. Variability in water-use efficiency (W) and carbon isotope discrimination (Δ)

Recorded values of W were within the range of values published for diverse plants grown in pots. Under very similar conditions (adjacent greenhouse), Guehl et al. [12] obtained values of W ranging between 4 and 7 g kg⁻¹ with seedlings of *Pinus pinaster* and *Quercus robur*. Ismail and Hall [19] reported similar levels (4.2–4.5) for cowpea (*Vigna unguiculata*). A number of reports presented much lower values for potted plants in the field (from 1.5 up to 2 with three provenances of

Figure 6. Relationship between mean values of intrinsic water-use efficiency (A/g measured under high irradiance, on the well-watered plants), and carbon isotope discrimination (Δ), recorded on seedlings from seven provenances of *Faidherbia albida* in a greenhouse. Mean SD indicated by bars. For the list of provenances, see table 1. $N = 7$ –10 replicates per treatment.



Eucalyptus camaldulensis, [16]; 2.5 up to 3.7 for peanut cultivars [38]). Experimental differences in water vapour pressure deficits (v) or water losses not associated to photosynthesis (e.g. soil evaporation) make any direct comparison unreliable. The range of W we found among provenances was around 1.35. Guehl et al. [13] reported a 1.25 range among several *Pinus pinaster* provenances, 1.4 among full-sib families of the best provenance of the same species, and Johnson et al. [21] reported 1.85 in *Agropyron desertorum*.

Δ of provenances ranged from 20.7 to 21.8 ‰ (well-watered plants). This is a rather small interval (1.1 ‰), close to the difference observed among three provenances of *Pinus pinaster* (1.3 ‰ [13]), or among four full-sib families of *Picea mariana* (0.7–1 ‰ [11]), but smaller than those reported for five field-grown Coffee cultivars (1.6 ‰ [27]), for *Pseudotsuga menziesii* (2.7 ‰, among 27 provenances [40]), or for *Eucalyptus camaldulensis* (3.6 ‰, among three provenances [16]). We conclude from these

observations that the variability for W and Δ is relatively moderate in *F. albida*.

4.2. Determinants of W and Δ

4.2.1. Correlations between A/g , W and Δ

Differences in Δ were significant between provenances, confirming the occurrence of differences in C_i/C_a . Though Δ is an integrator of A/g variations, it must be kept in mind that Δ values can be also influenced by differences in carbon allocation (Δ of roots or shoots are usually smaller: [17, 41]), by respiration, or by canopy effects. Nevertheless, Δ was negatively correlated with A/g_{HW} (high irradiance conditions, well-watered treatment) according to equation (3).

Unexpectedly, W and A/g were not correlated. This lack of correlation leads to the question of the significance of instantaneous measurements of A and g to explain a time-integrated variable like W . Several hints can affect this significance: i) was gas exchange, measured at the end

of growth, representative of the whole life-span of the seedlings? ii) measurements during the beginning of the afternoon may differ from those in the morning, particularly under stress conditions; iii) gas exchange was measured on lateral branches, under direct irradiance, whereas the whole leaf area of the largest provenances could have been more shadowed: since A/g was larger under low irradiance, whole-plant A/g could have been underestimated in these vigorous provenances, with respect to the smaller ones. Moreover, according to equation (4), W is expected to be less closely related to A/g than Δ : W can also be influenced by time-variations of v , or by differences of Φ_c and Φ_w . The lack of correlation between W and A/g was therefore not a surprise.

4.2.2. Correlations between W , Δ , vigour and biomass allocation patterns

Provenances displaying high initial growth, high water consumption and poor survival in arid zones also showed higher W . Similar results were achieved in genetic families of *Pinus pinaster* by Guehl et al. [13], in *Eucalyptus camaldulensis* [16], or in genotypes of *Helianthus annuus* [33]. The correlation between W and leaf mass ratio (LMR) was tight. Guehl et al. [12] also found a negative correlation between W and LMR in *Quercus petraea* and *Pinus pinaster*, and Virgona et al. [33] reported a similar result in sunflower. LMR could thus be an interesting predictor of W in *F. albida*.

W was as expected negatively correlated with Δ [4, 10].

A negative relationship was evidenced between Δ and vigour, similar to the one found by Guehl et al. [13] in *Pinus pinaster*, or by Donovan and Ehleringer [5] in *Crysothamnus nauseosus*. A negative correlation is expected between Δ and biomass when the influence of A on Δ is

prevalent over that of g , but in *F. albida*, Δ was correlated with both A and g . On the contrary, many positive correlations were reported between Δ and vigour: in *Lycopersicon* sp. by Martin and Thorstenson [23], in wheatgrass by Johnson et al. [20], and in beans by White et al. [36]. As a matter of fact, the relationship between Δ and vigour can be completely reversed by changes in environment, and should therefore be used with care [3, 5].

It would be meaningful to look for positive correlations between W , A/g and the soil-to-leaf hydraulic conductance (g_L): we found no positive correlation between W and RLA (root mass-to-leaf area ratio), but the latter is not always a good estimator of g_L .

4.3. Drought effects

Although drought was moderate, and imposed only at the end of the growth phase, most of the variables were significantly affected, thus testifying that all provenances were sensitive to a moderate water depletion. Surprisingly, we found no provenance $\times$ drought interactions, which leads to the conclusion that all provenances presented similar sensitivities to the stress. The validity of this conclusion is nevertheless limited by the fact that the climate was rather mild during our experiments, as compared to the field conditions of semi-arid Africa. It would be appropriate to examine this interaction under higher drought intensities and longer duration of stress.

Growth and water-use were reduced by drought. Relative biomass allocation to roots was improved during drought in all provenances (at the expense of stems and branches, since LMR remained unchanged). The main effect of drought on dry matter production and water-use was thus mediated by reductions in total

leaf area, as well as by decreased stomatal conductance and net assimilation rates.

Relationships between W and Δ can be diverse in C_3 species, especially in situations of water limitation [16]. Drought usually decreases Δ and increases A/g [14, 39]. The significant reduction in Δ observed here is consistent with the enhancement observed in A/g , suggesting that local and instant gas exchange measurements were truly accounted for by integrated values of Δ . However, Δ was not correlated with A/g in the dry treatment, and negatively correlated with A/g when all treatments were confounded. Such variations were also presented by Donovan and Ehleringer [5] on *Chrysothamnus nauseosus*, and could find explanation in the fact that drought was imposed lately, or that allocation of biomass to the roots was higher during drought.

Surprisingly, W was not affected by drought, contrary to Δ and A/g , and consequently two different relationships were found between W and Δ under the two watering regimes. This apparent discrepancy, which was also reported in sunflower [33], or in cotton cultivars [16] can be explained by the fact that drought raises owing to stomatal closure and leaf temperature increase [3], thus limiting the increase of W . Concurrently to this effect, respiratory carbon loss may be enhanced during drought. However, Δ remains a valid indicator of W under both watering regimes, since the rankings among provenances for Δ were not affected by drought.

4.4. Consequences for the interpretation of field trials

Studies on range-wide genetic variations in Δ and W are rare [29, 40]. The interpopulation (i.e. ecotypic) variability is thought to reflect differences in the environmental conditions to which plants are

adapted [7]. We found significant differences in vigour, W and Δ among the seven panafrikan provenances of *F. albida*, and were able to distinguish two groups of provenances: south-east versus western African ones, on basis of several eco-physiological traits (table IV). The vigorous provenances display a rapid establishment during the wet seasons, transpiring more, with the help of larger leaf area, than the less vigorous ones. Unexpectedly, they also showed a higher water-use efficiency, confirmed by a lower Δ . On the contrary, low W in slow-growing provenances, accompanied by low SLA and TLA, can correspond to a strategy of achieving a higher assimilation per unit leaf area when mild-stress occurs [16, 29].

Differences in vigour, total leaf area and water-use probably played a main role during field trials in semi-arid regions: the vigorous provenances of *F. albida* displayed the lowest survival rates after one or two dry seasons (sometimes below 30 % [2]). Vigorous initial growth is probably not a decisive advantage for *F. albida* under such conditions. Poor root growth with respect to shoot growth has often been suspected to be one of the causes for differences in survival: Vandenbelt [32] found three-times longer roots in western provenances as compared to southern ones during trials on sandy soils in Niger. Marunda [25] confirmed similar tendencies with potted plants. Our results did not support this view. We propose a hypothesis to explain the poor survival of the most vigorous provenances: during establishment, they rapidly install their leaf area, use the water available in the upper soil layers, and could thus be submitted to drought stress and shed leaves earlier. As a result, their reserves could limit their survival.

Table IV. Main traits opposing *Faidherbia albida* provenances (south-eastern versus western Africa).

	S-E Provenances	W Provenances
Survival in dry zones	low	high
Initial vigour and water-use	high	low
Total leaf area (TLA)	high	low
Leaf area-to-total dry mass ratio (LAR)	low	high
Specific leaf area (SLA)	high	low
Water-use efficiency (<i>W</i>)	high	low
Carbon isotope discrimination (Δ)	low	high

4.5. Selection perspectives

We believe the growth of the rooting system of this phreatophytic species is the first component of the success of its establishment. During the juvenile stage, the water economy, which is mainly under control of the total leaf area, is also crucial. Concerning the possible use of *W* as a selection criterion, it must be kept in mind that selecting for the most water efficient genotypes would lead to increase the vigour and the leaf area. This option would be dangerous if the water table is deep, but it could be justified otherwise.

The measured genetical variability in *W* was substantial (magnitude = 1.36). The fraction of intra-provenance variability (cumulated with error = $1-r^2$) was high: it was 50 % in *W* and 69 % in Δ , suggesting that eventual selection could be operated on provenances and on isolated genotypes. Ranking for *W* was consistent with initial growth, and our results matched the second condition listed in the Introduction (no negative interaction between growth, water-use and *W*). The positive correlations between *W*, TLA, and vigour, the predictability of *W* by Δ or LMR, are worth noting and correspond to a much sought-after combination of physiological features [3]. We found no provenance $\times$ drought interactions for *W* and Δ , but further studies are required, in order to assess effects of nutrient availability, of

climate and of severe drought. Despite these positive premises, the heritability of *W* and Δ remains to be assessed, and the low survival in arid conditions of vigorous provenances displaying high *W* must be more documented before associating *W* to other traits of selection of *F. albida*. In particular *F. albida* is a multipurpose tree species, and one of its most important features, apart from forage yield, is its fruit production.

5. CONCLUSION

We may conclude that i) an important inter-provenance variability in initial growth and biomass allocation occurs among provenances of *F. albida*; ii) vigour is positively correlated with total leaf area, with transpiration, and negatively with LMR (leaf mass ratio); and iii) the most vigorous provenances presented higher values of *W*, and lower carbon isotope discrimination (Δ), but they probably display a lower survival in arid conditions. The relationships obtained here have nevertheless to be confirmed under various environments, and the heritability of *W* to be assessed. If so, Δ is potentially a useful tool for screening genotypes of *F. albida* during the juvenile stages, but subordinated to other main criteria: efficiency of the rooting system and leaf area establishment.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are deeply indebted to J.M. Guehl for having introduced them into the world of carbon isotope discrimination and for helpful discussions and suggestions during the whole work. J.H. Desjeunes and J.M. Gioria provided skillful technical assistance in running the experiment, monitoring water-use and measuring plant biomass. Useful suggestions were made by C. Picon. O.R. was supported by a Ph. D. grant of the CIRAD-Forêt.

REFERENCES

- [1] Bastide B., Diallo O.B., Comparaison de provenances de *Faidherbia albida* en plantation au Burkina-Faso, in: R. Peltier (Ed.) Les parcs à *Faidherbia*, CIRAD-Forêt, Cahiers scientifiques no. 12, Montpellier, 1996, pp. 259–268.
- [2] Billand A., De Framond H., Variabilité génétique d'*Acacia albida* (synonyme *Faidherbia albida*) en essais comparatifs de provenances au Burkina-Faso, in: Riedacker A., Dreyer E., Joly H.I., Bory G. (Eds.), Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides, John Libbey Eurotext, Paris, 1993, pp. 235–248.
- [3] Condon A.G., Richards R.A., Exploiting genetic variation in transpiration efficiency in wheat: an agronomic view, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.), Stable isotopes and Plant Carbon-Water relations, Academic Press, San Diego, 1993, pp. 435–450.
- [4] Condon A.G., Farquhar G.D., Richards R.A., Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. Leaf gas exchange and whole plant studies, Aust. J. Plant. Physiol. 17 (1990) 9–22.
- [5] Donovan L.A., Ehleringer J.R., Potential for selection of plants for water-use efficiency as estimated by carbon isotope discrimination, Am. J. Bot. 81, 7 (1994) 927–935.
- [6] Dupuy N.C., Dreyfus B.L., *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*, Appl. Environ. Microb. 58 8 (1992) 2415–2419.
- [7] Ehleringer J.R., Carbon and water relations in desert plants: an isotopic perspective, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D., (Eds.), Stable Isotopes and Plant Carbon-Water relations, Academic Press, San Diego, 1993, pp. 155–172.
- [8] Farquhar G.D., Richards R.A., Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes, Aust. J. Plant. Physiol. 11 (1984) 539–552.
- [9] Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry J.A., On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves, Aust. J. Plant. Physiol. 9 (1982) 121–137.
- [10] Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T., Carbon isotope discrimination and photosynthesis, Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 40 (1989) 503–537.
- [11] Flanagan L.B., Johnsen K.H., Genetic variation in carbon isotope discrimination and its relationship to growth under field conditions in full-sib families of *Picea mariana*, Can. J. For. Res. 25 (1995) 39–47.
- [12] Guehl J.M., Picon C., Aussenac G., Gross P., Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species, Tree Physiol. 14 (1994) 707–724.
- [13] Guehl J.M., NGuyen-Queyrens A., Loustau D. and Ferhi A., Genetic and environmental determinants of water-use efficiency and carbon isotope discrimination in forest trees, in: Sandermann H., Bonnet-Masimbert M. (Eds.), Eurosilva: Contribution to Forest Tree Physiology, Inra Éditions Les Colloques 76, 1995, pp. 298–321.
- [14] Hall A.E., Mutters R.G., Farquhar G.D., Genotypic and drought-induced differences in carbon isotope discrimination and gas exchange of cowpea, Crop. Sci. 32 (1992) 1–6.
- [15] Harmand J.M., Njiti C.F., *Faidherbia albida* in Northern Cameroon: Provenance trials and crop associations, in: Vandenbeldt R.J. (Ed.), *Faidherbia albida* in the West African Semi-Arid Tropics: Proceedings of a workshop, ICRISAT-ICRAF, 1992, pp. 79–82.
- [16] Hubick K.T., Gibson A., Diversity in the relationship between carbon isotope discrimination and transpiration efficiency when water is limited, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.), Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations, Academic Press, San Diego, 1993, pp. 311–325.
- [17] Hubick K.T., Farquhar G.D., Shorter (R.), Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm, Aust. J. Plant. Physiol. 13 (1986) 803–816.
- [18] Hubick K.T., Shorter R. and Farquhar G.D., Heritability and genotype × environment interactions in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency of peanuts (*Arachis hypogaea* L.), Aust. J. Plant. Physiol. 15 (1988) 799–813.

- [19] Ismail A.M., Hall A.E., Inheritance of carbon isotope discrimination and water-use efficiency in cowpea, *Crop. Sci.* 33 (1993) 498–503.
- [20] Johnson D.A., Asay K.H., Tieszen J.R., Ehleringer J.R., Jefferson P.G., Carbon isotope discrimination-potential in screening cool-season grasses for water-limited environments, *Crop. Sci.* 30 (1990) 607–615.
- [21] Johnson D.A., Asay K.H., Read J.J., Genotypic and environmental variations for carbon isotope discrimination in crested wheatgrass, a perennial forage grass, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, Academic Press, San Diego, 1993, pp. 269–280.
- [22] Joly H.I., Zeh-Nlo M., Danthu P., Aygalent C., Population genetics of an African *Acacia*, *Acacia albida*. Genetic diversity of populations from West Africa, *Aust. J. Bot.* 40 (1992) 59–73.
- [23] Martin B., Thorstenson Y.R., Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water-use efficiency and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid, *Plant Physiol.* 88 (1988) 218–223.
- [24] Marino B.S. and Mc Elroy M.B., Isotopic composition of atmospheric CO_2 inferred from carbon in C_4 plant cellulose, *Nature* 349 (1991) 127–131.
- [25] Marunda C.T., Geographical variation and physiological studies in *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn *Acacia albida* Del.), MSc thesis, Australian National University Department Forestry.
- [26] Masle J., Farquhar G.D., Effects of soil strength on the relation of water-use efficiency and growth to carbon isotope discrimination in wheat seedlings, *Plant Physiol.* 86 (1988) 32–38.
- [27] Meinzer F.C., Goldstein G., Grantz D.A., Carbon isotope discrimination and gas exchange in Coffee during adjustment to different soil moisture regimes, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, Academic Press, San Diego, 1993, pp. 327–345.
- [28] Poorter H., Remkes C., Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate, *Oecologia* 8 (1990) 553–559.
- [29] Read J., Farquhar J.R., Comparative studies in *Nothofagus* (Fagaceae). I. Leaf carbon isotope discrimination, *Funct. Ecol.* 5 (1991) 684–695.
- [30] Sneizko R.A., Stewart H.T.L., Range-wide provenance variation in growth and nutrition of *Acacia albida* seedlings propagated in Zimbabwe, *For. Ecol. Manag.* 27 (1989) 179–197.
- [31] Torreken P., Lemane I., Gambo S., Trial of nine *Acacia albida* provenances in Dosso, Niger, in: Vandenbelt R.J. (Ed.), *Faidherbia albida* in the West African Semi-Arid Tropics: Proceedings of a Workshop, ICRISAT-ICRAF, 1992, pp. 77–89.
- [32] Vandenbelt R.J., Problems with range-wide provenance trials of *Faidherbia albida* on sandy soils in Niger, in: Vandenbelt R.J. (Ed.), *Faidherbia albida* in the West African Semi Arid Tropics: Proceedings of a Workshop, ICRISAT-ICRAF, 1992, pp. 83–86.
- [33] Virgona J.M., Hubick K.T., Rawson H.M., Farquhar G.D., Downes R.W., Genotypic variation in transpiration efficiency, carbon isotope discrimination and carbon allocation during early growth in sunflower, *Aust. J. Plant. Physiol.* 17 (1990) 207–214.
- [34] Von Caemmerer S., Farquhar G.D., Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas-exchange of leaves, *Planta* 153 (1981) 376–387.
- [35] Ward J.D., Breen C.M., Drought stress and the demise of *Acacia albida* along the lower Kuiseb River, Central Namib Desert: preliminary findings, *South African J. Sci.* 79 (1983) 444–447.
- [36] White J.W., Castillo J.A., Ehleringer J.R., Associations between productivity, root growth and carbon isotope discrimination in *Phaseolus vulgaris* under water deficit, *Aust. J. Plant. Physiol.* 17 (1990) 189–198.
- [37] Wickens G.E., A study of *Acacia albida* Del. (Mimosoideae), *Kew Bull.* 23 (1969) 181–202.
- [38] Wright G.C., Hubick K.T., Farquhar G.D., Nageswara Rao R.C., Genetic and environmental variation in transpiration efficiency and its correlation with carbon isotope discrimination and specific leaf area in peanut, in: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*, Academic Press, San Diego, 1993, pp. 247–268.
- [39] Zhang J., Marshall J.D., Population differences in water-use efficiency of well-watered and water-stressed western larch seedlings, *Can. J. For. Res.* 24 (1994) 92–99.
- [40] Zhang J., Marshall J.D., Jaquish B.C., Genetic differentiation in carbon isotope discrimination and gas exchange in *Pseudotsuga menziesii*. A common garden experiment, *Oecologia* 93 (1993) 80–87.
- [41] Yoneyama T., Ohtani T., Variation of natural ^{13}C abundances in leguminous plants, *Plant. Cell. Physiol.* 24 (1983) 971–977.

Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese west Africa

O. ROUPSARD,*†‡ A. FERHI,§ A. GRANIER,‡ F. PALLO,† D. DEPOMMIER,*†
B. MALLET,* H. I. JOLY* and E. DREYER‡¶

*CIRAD-Forêt, Campus International de Baillarguet, BP 5035, F-34032 Montpellier Cedex 01, France,

†INERA-Productions Forestières, 03 BP 7047 03, Ouagadougou, Burkina Faso, §Centre de Recherches
Géodynamiques, Université de Paris VI, F-74203 Thonon-les-Bains, France and ‡INRA-Nancy, UR

Ecophysiologie Forestière, Equipe Bioclimatologie et Ecophysiologie Forestière, F-54280 Champenoux, France

Summary

1. *Faidherbia* (*Acacia*) *albida* is a multipurpose tree widely distributed in semiarid Africa, notably in agroforestry parklands. It is in leaf during the dry season and defoliated during the rainy season, displaying therefore a peculiar reverse phenology. The related water-use strategy, including leaf water potential, sapflow, hydraulic conductance and depth of uptake, were monitored on adult trees in a Sudanese west-African parkland.

2. Despite a severe drought in the superficial soil layers, the predawn leaf water potential of *F. albida* dropped only to ca. –0.5 MPa during the end of the dry season, indicating only a moderate water stress.

3. Radial trunk growth ceased before the end of the dry season and could have been affected by the moderate drought stress. However, leafiness remained constant during the dry season. Leaf shedding occurred after the first rains and was probably independent of drought.

4. *Faidherbia albida* displayed large transpiration rates under favourable conditions but the ratio of sapflow to Penman evapotranspiration and the soil-to-leaf specific hydraulic conductance decreased severely towards the end of the dry season.

5. Roots of *F. albida* were distributed through the weathered rock, down to a depth of 7 m, and vanished in the vicinity of a permanent water-table. The isotopic composition of oxygen in the xylem sap ($\delta^{18}\text{O}$) remained very close to the values recorded in the water-table during the course of the year. Phreatophytism thus explained the maintenance of growth and transpiration during the dry season. Nevertheless, during early rains, $\delta^{18}\text{O}$ of sap switched towards the composition of the superficial soil layers, indicating facultative phreatophytism.

6. Reverse phenology, low density and depth of water uptake of *F. albida* indicated a low competition with annual crops for water; the fraction of annual rainfall used by the trees was estimated to remain below 5%.

Key-words: agroforestry, drought, oxygen isotope, phreatophyte, sapflow

Functional Ecology (1999) **13**, 460–472

Introduction

Faidherbia albida (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida*: Mimosoideae) is a leguminous tree species widely distributed in Africa. It is present in Sudanese and Sahelian zones that are affected by a long dry season. The species is distributed over territories with an annual rainfall ranging from 50 to 1500 mm (Fagg &

Barnes 1990). In eastern, central and southern Africa, it occurs naturally along riverbanks on alluvial soils. The best known peculiarity of *F. albida* is its reverse phenology (Wickens 1969). Trees are in leaf, growing and fruiting during the dry season, whereas leaves are shed after the first rains and growth resumes only at the end of the wet season. This phenology is advantageous for agroforestry, because competition with associated crops growing during the wet season is minimized. *Faidherbia albida* trees are rather vigor-

¶To whom correspondence and reprint requests should be addressed.

ous [heights of 15–20 m; diameter at breast height (d.b.h.) up to 1 m] and produce abundant fodder for livestock during the dry season. The species is therefore frequently used in agroforestry parklands of west Africa, where it plays an important role for the local economy (Pélissier 1980; Depommier 1996).

Little is known about the water relations of *F. albida*. In order to characterize the drought tolerance of *F. albida*, it is necessary to understand how severe the drought stress experienced by the trees was and its consequences on leaf shedding, transpiration and growth. It was hypothesized that the trees need large amounts of water, as attested by their dry season growth and their vegetative vigour. This has strong implications in terms of competition with crops and water budget of such agroforestry parklands submitted to dry conditions. The knowledge of the relative water use by the *F. albida* layer could lead to recommendations in terms of optimal tree density.

Dry season growth probably relies on uptake of water from deep soil layers or from the water-table. Deep rooting of adult *F. albida* trees has been recorded several times; for instance, down to 30 m in parklands of west Africa (Dupuy & Dreyfus 1992; T. A. Diop, personal communication). The use of ground-water may sustain growth and survival during the dry season. A phreatophytic behaviour has been frequently inferred from the observation of the deep tap root (sinker) produced by *F. albida* trees, but has never been experimentally demonstrated before now. In addition, the rooting system of *F. albida* includes lateral roots and the root-system architecture can display severe variations, depending on soil depth, nutrient availability, water reservoirs or water-table position (Alexandre & Ouedraogo 1992; Depommier 1996). Is *F. albida* phreatophytic in agroforestry parklands, as it is probably in its natural riparian communities? If so, is its transpiration only regulated by leaf area index? For instance, large rates of transpiration, limited only by leaf area, have been recorded in riparian phreatophytic tree communities of the Mojave desert floodplain (Sala, Smith & Devitt 1996).

Depth of water uptake may be assessed from the oxygen isotopic composition ($\delta^{18}\text{O}$) of sap, rain, soil and ground-water. The seasonal variability of $\delta^{18}\text{O}$ of rains, combined with the enrichment of superficial drying soil layers in ^{18}O can lead to $\delta^{18}\text{O}$ gradients between superficial and deep soil water reservoirs. The water-table itself often displays a different composition than superficial soil layers. Because water extraction by the roots does not discriminate the oxygen isotopes (White *et al.* 1985), the isotopic composition of sap water is expected to reflect the water source, or eventually the mixing of several sources (Ehleringer *et al.* 1991; Ehleringer & Dawson 1992; Flanagan, Ehleringer & Marshall 1992; Valentini, Scarascia-Mugnozza & Ehleringer 1992; Bishop & Dambrine 1995; Le Roux, Bariac & Mariotti 1995; Dawson & Pate 1996). There is strong evidence that

some trees are able to shift from one source to another, depending on the developmental stage (Dawson & Ehleringer 1991) or on season (Smith *et al.* 1991; Busch, Ingraham & Smith 1992; Thorburn & Walker 1994; Dawson & Pate 1996).

The real nature of the adaptations enabling *F. albida* to survive and to grow actively during such long dry seasons was investigated. Adult *F. albida* were monitored under agroforestry conditions and during the whole vegetation period, in the Sudanese parkland of Dossi, Burkina Faso. The following questions were addressed: (1) what are the seasonal time-courses of growth and water relations with respect to phenology and rains; (2) does *F. albida* experience drought stress during the dry season, that would affect water relations, growth and phenology; (3) what is the relative contribution of ground-water to the transpiration flow, with respect to more superficial soil layers?

Materials and methods

SITE AND CLIMATE

In Burkina Faso (west Africa), *F. albida* is present in an area where the annual rainfall ranges from 300 to 1100 mm (Depommier 1996). The parkland of Dossi (latitude, 11 ° 26 'N; longitude, 3 ° 24 'W; altitude, 350–450 m; nearest town, Houndé) is located close to the wettest limit of this distribution area. Mean annual rainfall from 1984 to 1993 was 924 mm with 6–7 months of drought (monthly rainfall < 50 mm). Climate was classified as south-Sudanese (Guinko 1984). In Dossi, the annual ratio of rainfall over potential evapotranspiration (P/PET) is between 0.36 (Boromo, 50 km NE) and 0.48 (Bobo-Dioulasso 110 km SW) (mean of 10 years). According to UNESCO (quoted by Pégourié 1989), areas with $0.2 < P/PET < 0.5$ display semiarid conditions.

The parkland was 340 ha in extent, surrounded by hills and plateaus. The main crops grown are pearl-millet, sorghum, maize, peanut, cotton and cowpea, using manual or draught tillage and fertilizers. The substratum is Birrimian, volcano-sedimentary (Hottin & Ouedraogo 1975), fissured and weathered over several metres depth. Soils are rich in clays (30–45% of the fraction < 2 mm) and silts (15–45%) and have a high mineral content. Their depth varies from 0 to ca. 3.5 m within the park. Wells used for water supply by cultivators show the existence of water-tables at depths of 3–19 m, generally situated at the base of the weathered rock.

The experimental stand was located on a chromic cambisol (FAO-UNESCO 1988, 'sol brun eutrophe tropical peu évolué' in the French nomenclature, Commission de Pédologie et de Cartographie des Sols 1967) 1.5 m deep, with A–B–BC–CB–C horizons. C corresponded to a highly weathered schist from 1.5 to 4.5 m. Texture was measured in the laboratory of Bunasols at Ouagadougou.

Table 1. Main features of the *F. albida* trees used in the experiments (monitored for sapflow, present in the experimental plot; 11 trees studied), compared to those present in the parkland bottom or in the whole parkland. The area of the experimental plot was fixed as the smallest disc enclosing the 11 trees (0.46 ha); parameters using this value are labelled (*) and are arbitrary. Agroforestry parkland of Dossi, Burkina Faso, west Africa, 1995–1996; d.b.h., diameter at breast height

	Trees monitored for sapflow		Experimental plot		Parkland bottom		Whole parkland	
	Tree 1	Tree 2	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
Stand area (ha)			(0.46*)		90		340	
Number of trees			11		721		2522	
d.b.h. (cm)	63.7	70.5	57.8	11.2	52.2	23	50	26
Height (m)	14	18.6	13.7	2.5	12.1	2.8	11.6	3.1
Crown sheltered area (m ² tree ⁻¹)	310	155	186	101	88	74	77	72
Crown volume (m ³ tree ⁻¹)	1616	695	928	665				
Density (trees ha ⁻¹)			(23.9*)		8.0		7.4	
Basal area (m ² ha ⁻¹)			(6.3*)		1.7		1.5	
Soil cover (%)			(44.5*)		7.0		5.7	

The tree layer was mostly composed of 2500 crown-isolated *F. albida* (Table 1). Their mean age was about 40 years (Depommier & Détienne 1996). They were maintained and favoured by the cultivators and moderately pruned or debarked by pastoralists during the dry season. A 0.46 ha circular experimental plot was selected within a homogeneous soil unit that covered 26% of the total parkland area. This plot included 11 healthy trees submitted to low pruning pressure, that were monitored for growth, phenology and leaf water potential. Two neighbouring trees displaying long and straight trunks were selected for seasonal water relation studies. Measurements were conducted during the dry seasons of 1994/1995 and 1995/1996. Maize was grown by local farmers between the trees and harvested at the end of September.

GROWTH

Trees of the plot were kept unpruned during the experiment. Leaf phenology was described visually every 10–30 days, by estimating the fraction of branches still leafless, newly leafed or fully leafed. Circumference under bark was measured manually every 10–30 days, on a line drawn at breast height (three repeated measurements per tree and per date). In order to compare time-courses of radial growth among trees with different vigour, a standardized radial growth index (GI) was computed as:

$$GI = 100 (C_c - C_0) / (C_{\max} - C_0), \quad \text{eqn 1}$$

where C_c and C_0 are current and initial circumference, and $C_{\max}$ is the maximal circumference recorded during 1995.

WATER RELATIONS AND POTENTIAL EVAPOTRANSPIRATION

Five series of water-relations measurements were conducted on two trees during the dry season from

August 1995 to July 1996. Sap flux density (F_d , kg dm⁻² h⁻¹) was measured according to Granier (1987) with 2 cm long radial flowmeters, continuously heated (0.2 W), and connected to a Data Logger (21X, Campbell Scientific, Shepshed, UK). The gauges were inserted in the external sapwood. For each series of measurements, the devices were kept in place during four successive days.

Special care was provided to minimize passive thermal gradients between the reference and the heated gauge. Gauges were protected from direct sunlight and air movements with a foam–aluminium foil, and the trunk covered by a woven straw cylinder from the base up to 1.8 m. During the first day of each session, the time-course of passive thermal gradients was measured in the absence of heating. These gradients reached up to 1 °C (occasionally 2 °C) in the sun-exposed gauges. A given gauge displayed similar patterns from day to day in similar weather conditions. We therefore subtracted these passive gradients from active gradients before computing F_d . Preliminary measurements had revealed an important intra-tree azimuthal variability of F_d . Five gauges were thus inserted into each trunk, at regular intervals around the circumference. As no species-related difference in calibration factors of the Granier-sensors have yet been reported (Köstner, Granier & Cermak 1998) we used the original values of Granier (1987):

$$F_d = 4.28 \left[\frac{\Delta T_M - \Delta T_U}{\Delta T_U} \right]^{1.231} \quad \text{eqn 2}$$

where F_d is the sapflow density (kg dm⁻² h⁻¹) and ΔT_M and ΔT_U are the maximal (recorded overnight) and current temperature difference between the two sensors (°C).

In order to compute whole-tree total sapflow (F , kg h⁻¹), the radial distribution of F_d in the sapwood was assessed. The following observations made on cut sections from adjacent trees indicated that deep within the wood in the trunk and branches, sapflow was still substantial: (1) no heartwood was visible; (2) wood

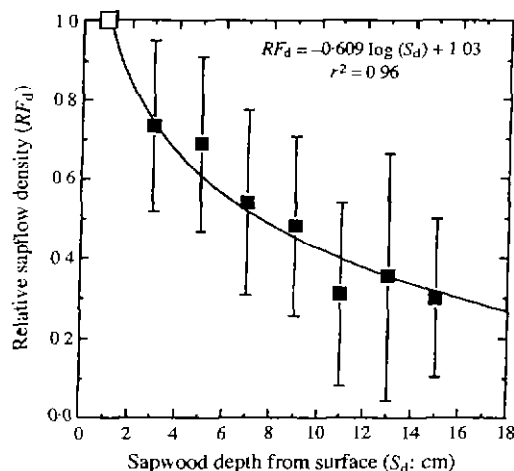


Fig. 1. Radial distribution of the sapflow density within the sapwood of adult *Faidherbia albida* trees. Relative sapflow density, $RF_d = 100 \cdot F_{di}/F_{d(\text{surface})}$. Gauges were inserted radially in the sapwood, every second cm, till 15 cm depth. Log-adjusted model ($n = 6$ trees; mean tree diameter = 54.0 ± 12 cm; mean $\pm$ SD).

cores were wet from the surface to the centre and all vessels were open; (3) staining experiments conducted on branches showed that all vessels were functional (data not shown). The radial distribution of F_d in the sapwood was assessed on six neighbouring trees (mean d.b.h. $\pm$ SD = 54.0 ± 12.2 cm). Two gauges were inserted close to surface, and four to eight in radial notches at depths ranging from 3 to 15 cm. Relative F_d was computed as $F_{d(\text{deep})}/F_{d(\text{surface})}$. F_d was adjusted logarithmically with depth till 15 cm (Fig. 1) and an extrapolation permitted estimation of values at larger depths. The whole-tree total sapflow, F was computed as:

$$F = \sum_i^n F_{di} \times SA_i, \quad \text{eqn 3}$$

where F is the whole tree total sapflow (kg h^{-1}), i to n represent successive 2 cm-wide sapwood layers from cambium to centre, SA_i is the sapwood area of successive layers (dm^2) and F_{di} is the sapflow density ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) in the successive layers derived from the logarithmic fit (Fig. 1).

Daily cumulative tree sapflow ($F_{24\text{h}}$) was calculated by integrating semi-hourly F over the course of the day. Assuming that surface sapflow density was independent of diameter at breast height, a rough estimate of the transpiration of the *F. albida* layer in the parkland bottom (T) was derived from the mean $F_{d(\text{surface})}$ of two trees.

$$T = D_{\text{Parkbott}} \times \sum_i^{r_{\text{Parkbott}}} (F_{di} \times SA_i), \quad \text{eqn 4}$$

where T is the transpiration of the *F. albida* layer in the parkland bottom (mm h^{-1}), r_{Parkbott} is the mean radius at breast height in the parkland bottom (Table 1), i to r are successive 2 cm-wide sapwood

layers from cambium to 26 cm, D_{Parkbott} is the mean stand density in the parkland bottom, equal to eight trees ha^{-1} (Table 1), SA_i is the sapwood area of successive layers (dm^2) and F_{di} is the sapflow density ($\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) in the successive layers derived from surface measurement in two experimental trees and logarithmic fit (Fig. 1).

A linear interpolation was used to estimate transpiration between measurement dates. The annual transpiration estimate was integrated over the period where leaves were present.

Leaf water potential (Ψ_w) was measured during each experimental session, with a portable pressure chamber on individual leaves (three to five leaves per tree, on 10 trees). Predawn leaf water potential (Ψ_{wp} , MPa) was measured between 04.30 and 06.00 h solar time (GMT), when sapflow was minimum. Midday leaf water potential (Ψ_m) was measured during maximum sapflow on branches fully exposed to sunlight. Soil-to-leaf sapwood-specific hydraulic conductance (g_L , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) was computed as the slope $^{-1}$ of the linear regressions between Ψ and F/SA , recorded every hour during a given day (see Fig. 2 for examples), with the intercept forced through Ψ_{wp} .

Climatic variables were measured within a shelter at 1.5 m height in the stand, simultaneously with sapflow (averaged every 30 min). Global radiation (linear thermopyranometer, INRA, France), temperature and relative humidity (Vaisala HMP 31 UT, Helsinki, Finland, calibrated before each session at Direction de la Météorologie Nationale, Ouagadougou), and wind speed (IFRF MgX 100, Birmensdorf, Switzerland) were recorded. Penman potential evapotranspiration (PET) was computed from these data, assuming a linear relationship between net and global radiation ($R_n = 0.71 R_{go} - 15$, tested under temperate climate on forest stands) and using the conventional Penman formula; the computed values are used as indexes of evapotranspiration which are sufficient to record seasonal changes but may diverge slightly from real PET.

ROOTS AND SOIL WATER CONTENT

To observe rooting and soil water profiles, a well (denoted well 1) was dug at the end of the wet season (October 1995). It was located between the two trees monitored for sapflow at a distance of 11 m from the trunks, with a 2×0.8 m cross-section and a depth of 9.5 m. Rooting profiles revealed large amounts of *F. albida* roots, and root impacts were counted on the walls facing the trees. Soil water content was recorded twice, during October 1995 and March 1996 (beginning and end of the dry season, respectively). Soil cores of 500 ml were extracted horizontally, 40 cm beyond one wall of the well. Cores were taken every 25 cm in the topsoil, and every 100 cm below 1 m depth. In order to limit evaporation from the walls between coring sessions, the coring holes

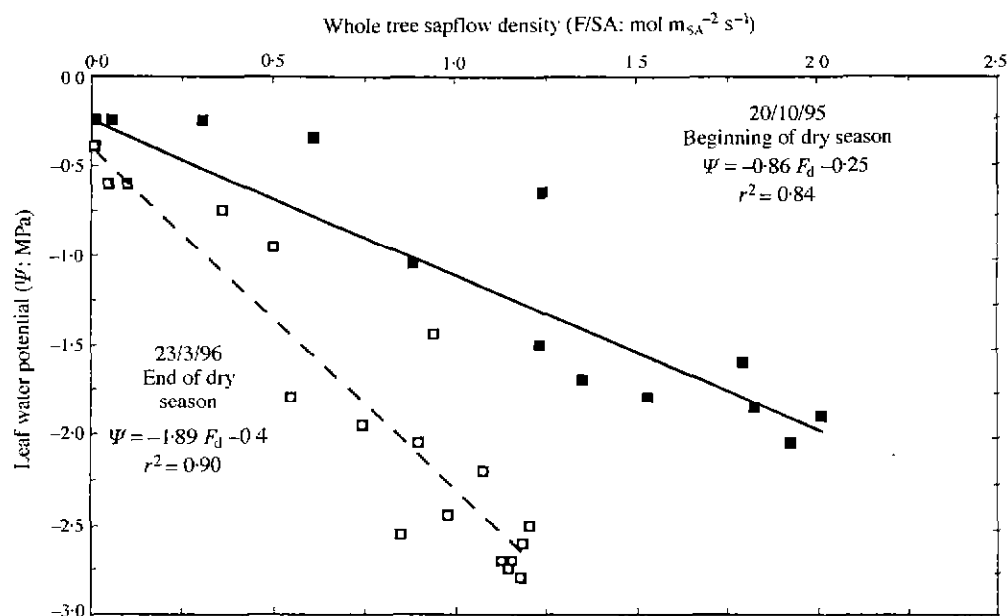


Fig. 2. Relationships between sapflow density integrated over the whole conducting sapwood (F/SA) and leaf water potential (Ψ) recorded during diurnal courses on an adult *F. albida* at the beginning (20 October 1995, black) and the end (23 March 1996, white) of the dry season. Ψ was lower in the morning than in the afternoon at a given sapflow density. Slopes⁻¹ of linear adjustments intercepted in predawn leaf water potential estimate the soil-to-leaf sapwood-specific hydraulic conductance (g_L).

were filled with dry sand, the wall covered with a plastic sheet, and the well closed with a cover. Gravimetric soil water content (H_G , kg kg^{-1}) was measured down to the bottom of the well. Values of H_G corresponding to pF 2.5, 3.0 and 4.2 were measured (Bunassols, Ouagadougou), and used to derive soil water potential (Ψ_s) from H_G . Dry bulk density (D_{db} , $\text{g}_{\text{soil}} \text{ml}^{-1}$) was measured using replicated steel rings with a volume of 100 ml. D_{db} and pF were not measured below 4.25 m, owing to rock resistance. Volumetric soil water content (H_v , $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), soil water storage (R , mm), extractable soil water (EW, mm) and relative extractable soil water (REW, %) were derived as follows for each layer and summed over the profile:

$$H_v = H_g \times D_{db}, \quad \text{eqn 5}$$

$$R = H_v \times z, \quad \text{eqn 6}$$

$$\text{EW} = R_{\text{pF3}} - R_{\text{pF4.2}}, \quad \text{eqn 7}$$

$$\text{REW} = \left(\frac{R - R_{\text{pF4.2}}}{\text{EW}} \right), \quad \text{eqn 8}$$

where z is the thickness of soil layer

Root impacts were counted on each transverse wall by layer and grouped by diameter classes. Seasonal changes in the level of the water-table were monitored in the experimental well (well 1) and in a deeper one (well 2, at a distance of 200 m) after the first one had dried out during late March.

isotope composition ($\delta^{18}\text{O}$) were measured in well 1 during the experiments: about 200 ml of soil was cored horizontally, 40 cm beyond the wall and every 50 cm down to the bottom. During October 1996, a new well was dug (well 3), at 50 m distance, in an open field without trees. Water-table samples were collected deeply below the surface in well 2 with a hosepipe. Rain water was sampled on a daily basis with a rain gauge: 62% of rainfall events were sampled during 1996, and 86% during 1997. All trees sampled for sapwater were located in the 0.46 ha experimental plot. About 100 ml sapwood were rapidly collected at breast height with a hatchet at 20.00 h.

Sapwood and soil samples were sealed immediately in glass vials and frozen (-20°C). The vials were equipped with a tap, directly connectable to the water extraction line. Sample water was totally extracted during a 24 h cryogenic vacuum distillation, and shipped to the 'Centre de Recherches Géodynamiques' (Thonon-les-Bains, France) in sealed vials. The ^{18}O content of water samples was measured using the equilibration method with CO_2 (Epstein & Mayeda 1953). The relative abundances of ^{18}O and ^{16}O were determined using a mass spectrometer (FINIGAN MAT CH7) and results expressed using δ , as per mil (‰):

$$\delta^{18}\text{O} = \left(\frac{R_e - R_s}{R_s} \right) \times 1000, \quad \text{eqn 9}$$

where R_e and R_s refer to the $[^{18}\text{O}]/[^{16}\text{O}]$ ratio in the sample and the SMOW standard (Standard Mean Ocean Water), respectively. The method has a precision of $\pm 0.1\text{‰}$.

Monthly or annual means of rain water were weighted, that is each individual rain isotopic measurement was multiplied by the amount of the corresponding rain volume, and their sum divided by the total rain amount.

Results

PHENOLOGY AND RADIAL GROWTH

Annual rainfall in 1995 and 1996 was 919 and 1065 mm, respectively (Fig. 3a). The maximum levels of leafiness and defoliation of the *F. albida* trees occurred during the middle of the dry and wet season, respectively, as expected from the the reverse phenology of this species (Fig. 3b). The variability between trees was larger during the transient periods.

Leaf growth started during the last rains. Leaf shedding never started during the dry season, but always about 1 month after the first rains. During 1996, rain events began 1 month earlier than during 1995, and leaf shedding also started earlier. However, first rains of 1996 were scarce and leaves were shed far more gradually than during 1995. On the contrary, the important rains of September 1996 resulted in a delay and a slow-down of leaf initiation. Leafiness therefore

appeared inversely related to the distribution of rain events.

Radial growth started on 15 October 1996, i.e. after leaf initiation (Fig. 3b). The mean annual radial increment was 0.71 ± 0.25 cm ($n = 11$ trees). A slow-down of growth occurred during mid-February 1996, which was about 2 months before the beginning of leaf shedding. Radial growth was nil during the defoliated period, as expected, and trunk shrinkage was even observed.

REGULATION OF TRANSPIRATION

Predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) was hardly affected during the severe dry period (Fig. 3a). Ψ_{wp} was close to optimal on 10 October 1996 (-0.25 MPa) and diminished slowly to -0.5 MPa (3 March 1996). Thus the trees experienced only moderate water stress. After the first rains, Ψ_{wp} recovered to -0.3 MPa (5 July). Leaf shedding occurred during this recovery phase and was thus independent of water stress. Accordingly, the midday leaf water potential (Ψ_m) remained quite stable over the entire dry season, within the range -2.0 to -2.7 MPa. The high value recorded during 5 July 1996, was obtained on trees

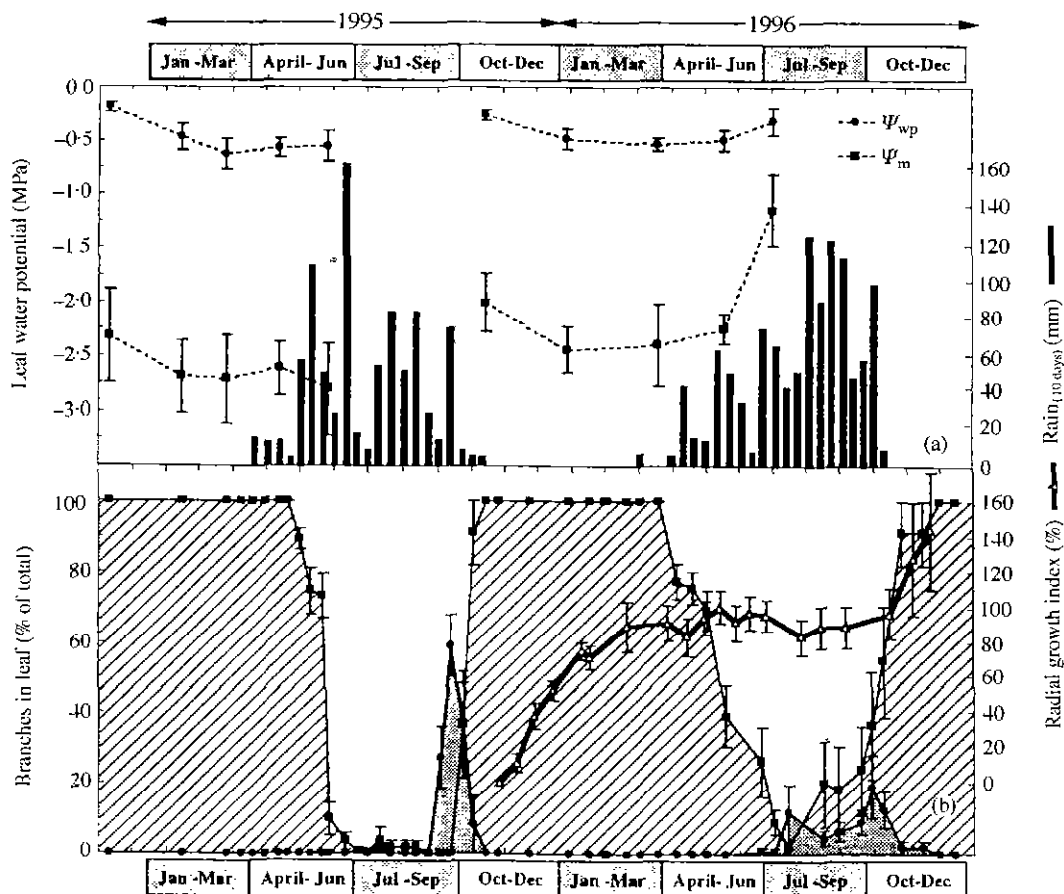


Fig. 3. Rain, water potential, phenology and radial growth of *F. albida* during the course of two successive years. (a) Rainfall (cumulated over 10 day periods), predawn (Ψ_{wp}) and midday (Ψ_m) leaf water potential (mean $\pm$ SD). (b) Fraction of branches bearing newly formed (grey area), or mature leaves (hatched area) and relative radial growth index (mean $\pm$ SE). $n = 11$ trees.

displaying newly formed leaves, which transpired less than the older ones (based on sapflow data), and therefore maintained high values of Ψ .

Transpiration was moderately affected by drought, at the daily and seasonal scales. An example of a daily time-course of sapflow density (F_d , $\text{kg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$) is presented in Fig. 4. It was measured during the period of high predawn water potential (October 1995). Minimum sapflow was recorded before dawn and maximum was observed after noon. F_d increased very early in the morning, as compared to the course of Penman Evapotranspiration (PET). This was owing to the lateral interception of irradiance by the isolated tree crown in the morning. F_d was still significant after sunset, revealing a very slow internal re-equilibration between crown and soil, and possibly the maintenance of some transpiration, owing to a high

vapour pressure deficit in the atmosphere. No midday decrease of F_d occurred.

Table 2 presents daily cumulative whole tree sapflow ($F_{24 \text{ h}}$) values on a daily and annual basis. Maximum levels of sapflow were recorded during October 1995. $F_{24 \text{ h}}$ thereafter decreased moderately, reaching 75%, 71% and 62% of this maximum, during the measurement days of December, March and May, respectively. $F_{24 \text{ h}}$ then displayed a drastic reduction during leaf shedding in July. The annual transpiration of the *F. albida* layer of the stand was coarsely computed from these data: it represented only *ca.* 4% of the annual rain input.

Global radiation, vapour pressure deficit (VPD) and Penman evapotranspiration (PET) increased during the dry season and were highest during the hottest period (21 March 1996, Fig. 5a). Meanwhile, the percentage branches in leaf was stable, and total leaf area still increasing as a result of twig growth (Fig. 5b). However, the ratio $F_{24 \text{ h}} \text{ PET}^{-1}$ decreased from 80 to 35 $\text{kg mm}^{-1} \text{ tree}^{-1}$ during the dry season. After the first rains, VPD diminished and $F_{24 \text{ h}} \text{ PET}^{-1}$ partially recovered, despite a 50% reduction in leafiness. Leaf shedding then resulted in a complete cessation of transpiration.

The soil-to-leaf, sapwood-specific hydraulic conductance (g_L) was computed from diurnal changes in Ψ and in F_d (Fig. 2). The relationship between the two parameters was almost linear, with a hysteresis between morning and afternoon values (lower sapflow at a given leaf water potential in the morning than in the afternoon). In addition, g_L was lower during the late dry season. The seasonal changes of g_L are reported in Fig. 5b, showing a decrease from 1 to 0.62 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ between October and December, and a more gradual one down to 0.46 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ till the end of May. During July, there were not enough leaves left for water potential measurements.

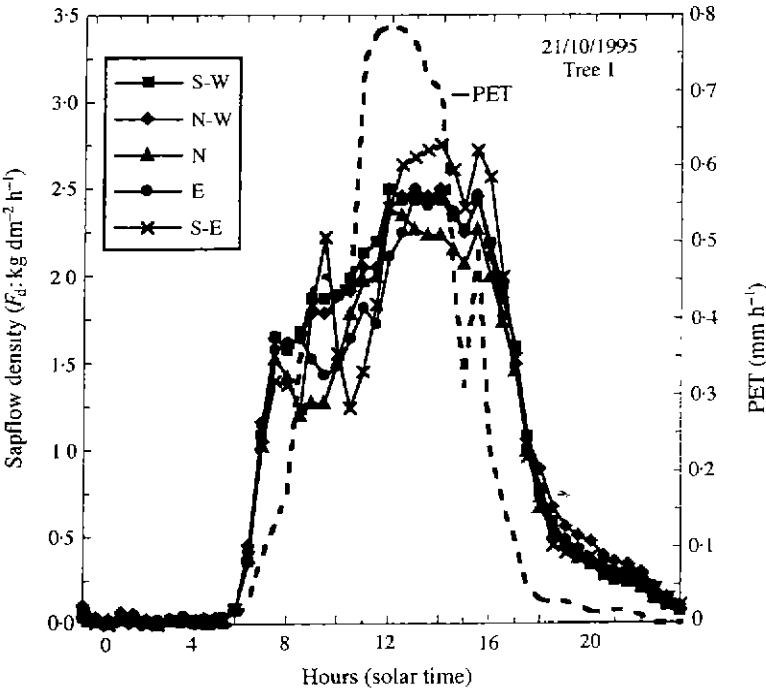


Fig. 4. Example of diurnal time-course of sapflow density (F_d) measured at breast height in the superficial sapwood of an adult *F. albida* tree (d.b.h. = 64 cm) and of Penman Evapotranspiration (PET). Five gauges inserted at breast height in five different azimuths (orientation in the insert).

DEPTH OF WATER UPTAKE

Soil moisture and rooting depth

The soil profile was described from the surface down to 4.25 m (Fig. 6). The texture was clayey-sand from

Table 2. Seasonal changes of the daily whole tree sapflow ($F_{24 \text{ h}}$) of adult *F. albida* (mean value for two trees, with 5 repetitions per tree); estimated transpiration of the trees from the parkland bottom (T, see eqn 4); estimated fraction of annual rain input transpired by the trees. Agroforestry parkland of Dossi, Burkina Faso, west Africa. 1995–1996

	Cumulative daily values					Cumulative annual values
	20 Oct. 1995	16 Dec. 1995	20 Mar 1996	25 May 1996	5 Jul. 1996	
Mean sapflow of experimental trees ($F_{24 \text{ h}}$, kg tree^{-1})	386	290	275	239	52	67112
Estimated daily transpiration of the <i>F. albida</i> layer (T, mm)	0.213	0.160	0.151	0.131	0.028	37
T as a fraction of annual rainfall						4%

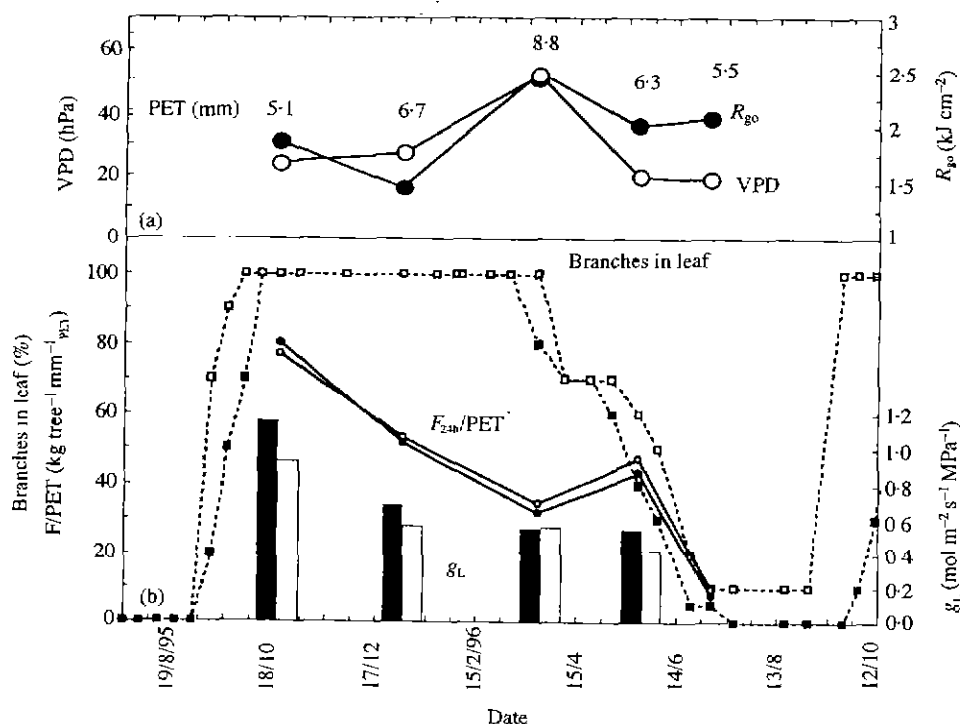


Fig. 5. Seasonal time-course of climate variables and regulation of transpiration in *F. albida*. (a) Diurnal mean vapour pressure deficit (VPD, white), daily cumulated global radiation (R_{go} , black) and potential-evapotranspiration (PET, Penman). (b) Fraction of branches in leaf, sapflow-to-potential evapotranspiration ratio (F_{24h}/PET^{-1}), and soil-to-leaf sapwood-specific hydraulic conductance (g_L). In Fig. 5b, values from two adult *F. albida* trees (black and white) measured during five sessions.

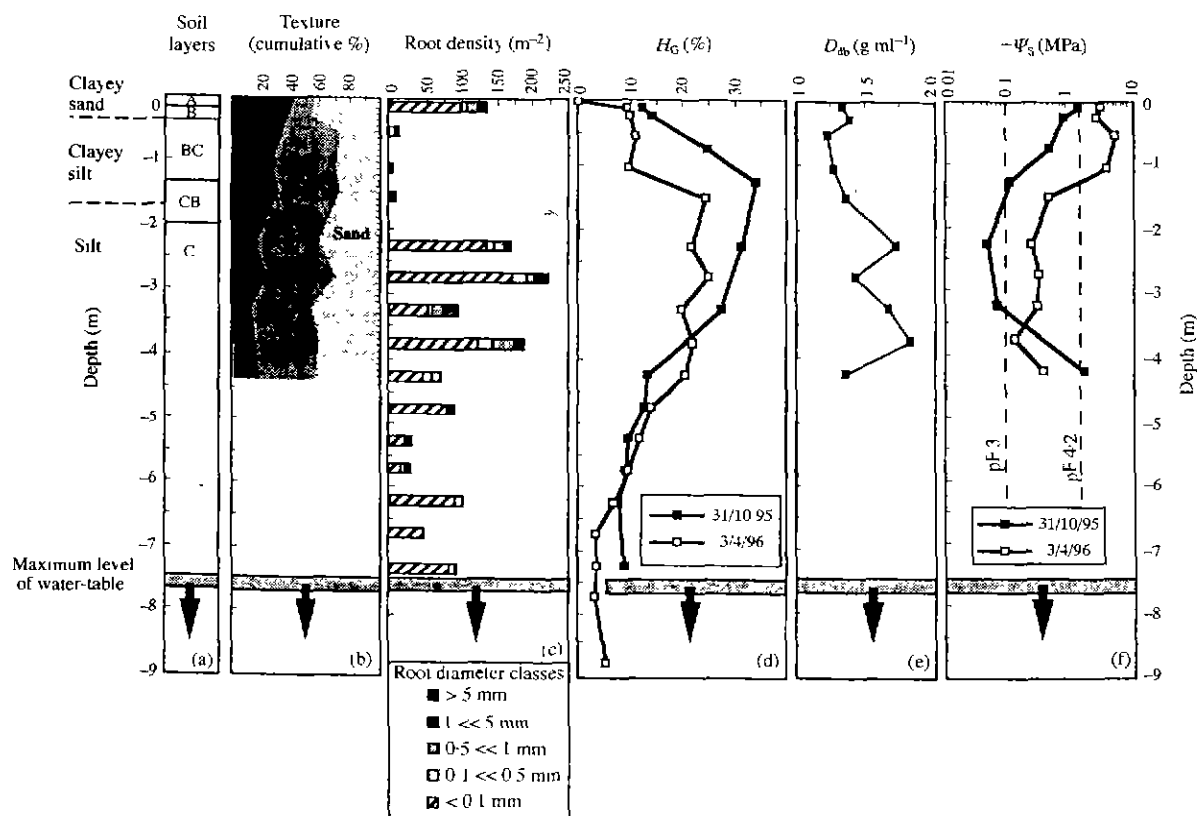


Fig. 6. Soil water availability in well 1, dug among the trees. (a) Soil layers; (b) texture (cumulative percentage of clay, silt and sand in the fraction of soil < 2 mm); (c) root density at the beginning of the dry season on the lateral walls; (d) gravimetric soil water content (H_G (%)) at the beginning (black) and at the end (white) of the dry season; (e) dry bulk density, D_{db} ; (f) soil water potential (Ψ_s) at the beginning and the end of the dry season. Well dug during October 1995 between the two adult *F. albida* trees monitored for sapflow (distance to trunks, 11 m; length, 2 m; width, 0.8 m; depth, 9.5 m). Each value corresponds to one single measurement, root densities and D_{db} to the mean of two measurements.

zero to 0.4 m, clayey-silt down to 1.7 m, and silt below this limit. This indicates a high water storage capacity. However, the fraction of coarse elements (> 2 mm) was large and increased downwards.

The vertical distribution of roots was described at opening of the well during October 1995 (Fig. 6c). Roots were recorded down to 7.25 m. Fine roots were numerous in the A-layer (0 to -0.20 m). Only a few roots were observed in the 0.4–1.7 m clayey-silt layer. They were very numerous again from 2 to 3.75 m, and scarce below, mainly located in cracks of the weathered rock. Rooting stopped in the vicinity of the water-table, the level of which fluctuated from 7.5 m (November, end of wet season) to ca. 11 m (end of dry season)

The vertical distribution of gravimetric soil water content (H_G) and of dry bulk density (D_{db}) is illustrated in Fig. 6d,e. Sampling for D_{db} was abandoned at a depth of 4.25 m, owing to low accuracy induced by the large fraction of coarse elements below this limit. Profiles of soil water potential (Ψ_s , Fig. 6f) were computed from soil water retention curves. From 1.5 to 3.5 m, the soil layers presented the largest values of H_G throughout the dry season and constituted a major water reservoir. The extractable water computed from 0 to 4.5 m was close to 780 mm (174 mm m⁻¹ of soil) during October. Roots were very abundant around 3.0 m. The relative extractable water (REW) of the soil layers between 0 and 4.5 m was estimated to be 93% in October and 36% in April. Cumulated water losses were ca. 450 mm, i.e. about half the annual rain

amount, during a period where annual crops were absent. However, the seasonal variations of soil humidity could not be solely attributed to extraction by *F. albida* roots. The superficial soil layers (0 to -1.5 m) dried severely after October; all annual plants dried out and roots of *F. albida* degenerated. In these layers, water loss during late dry season may be attributed mainly to direct soil evaporation. In the major soil water reservoir (1.5–3.5 m), water depletion may have originated from root extraction. Nevertheless, occurrence of drainage probably explains the observed water gain in the layers between 3.5 and 5.75 m during April, and depleted the 1.5–3.5 m layers concurrently with extraction by *F. albida* roots.

Throughout the dry season, predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) of the trees declined from -0.28 to -0.46 MPa, indicating that they equilibrated overnight with soil layers ranging from 2 to 4.25 m (curve of 3 April 1996, Fig. 6f). Rooting densities and soil water features suggest that *F. albida* could have absorbed water from the reservoirs between 1.5 and 4.25 m during a large part of the dry season. However, soil water potential was not recorded below 4.25 m, and trees were likely to have equilibrated as well with deeper layers, closer to the water-table.

Oxygen isotopes

Isotopic composition of oxygen ($\delta^{18}\text{O}$) of rain water displayed seasonal variations during the 1996 and 1997 wet seasons, with similar patterns during the 2 years (Fig. 7b). $\delta^{18}\text{O}$ of rains was high at the beginning of the rainy season, decreased during the period of heaviest rains and increased again. In contrast, the ground-water composition was very steady, averaging $-4.4 \pm 0.3\text{‰}$ ($n = 31$). Interestingly, the annual weighted average of rain $\delta^{18}\text{O}$ was -4.2‰ during 1996 and -3.4‰ during 1997, that is very similar to ground-water $\delta^{18}\text{O}$ of xylem sap extracted from the trunks was generally close to -4‰ (Fig. 7c), i.e. to the values recorded in ground-water. Significant deviations of xylem sap to higher values were recorded only during the beginning of the rainy season (June–July 1996), corresponding to a transiently higher value in rain water.

Soil water $\delta^{18}\text{O}$ profiles measured at the beginning and the end of the dry season 1995/1996 in a well close to the trees (well 1; Fig. 8a) and in a second one (1996/1997; well 3, Fig. 8b) under a tree-free area displayed dissimilar profiles, indicating a probably large lateral and annual variability of $\delta^{18}\text{O}$ profiles in the soils. Each profile exhibited a rather complex pattern. In the superficial soil layers, $\delta^{18}\text{O}$ was generally less negative, or even positive. A decrease of $\delta^{18}\text{O}$ was measured from the surface to -1 m (well 1) and to 2.25 m (well 3). Such a steep superficial gradient can be attributed mainly to direct soil evaporation. The gradient reversed below and this can correspond to the

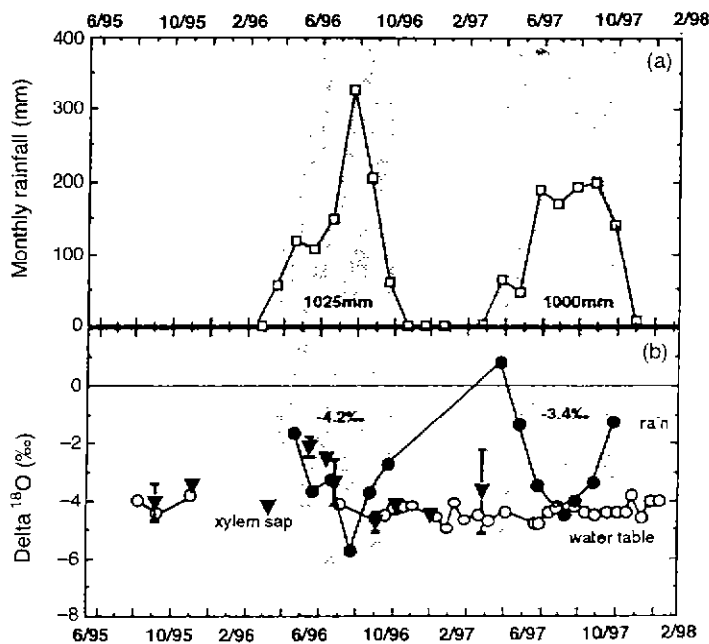


Fig. 7. Seasonal variability of the isotopic composition ($\delta^{18}\text{O}$) of water oxygen. (a) rainfall (cumulated monthly); (b) $\delta^{18}\text{O}$ of rain water (symbols, monthly mean of individual rain compositions weighted by corresponding rain amount; text, annually weighted mean), of the deep water-table (white) and of xylem sap (triangles, mean $\pm$ SD; $N = 2$ –8 trees).

signature of transitions between dry and wet season when incoming rain-water displayed lower $\delta^{18}\text{O}$ values. Another peak was recorded in the deeper layers. These vertical fluctuations in soil water $\delta^{18}\text{O}$ values were probably the signature of seasonal changes in rain water composition, the traces of which can be kept several years back in these deep soils.

During October 1995, values from the whole soil profile recorded in well 1 were lower than those of the xylem sap, except in the deepest layers. This evidences that the trees were extracting water mainly nearby the water-table. During March, xylem sap was close to that of soil water at 3 m and at 7 m depth, and the depth of water uptake remains ambiguous.

Discussion

INTENSITY OF THE DROUGHT STRESS EXPERIENCED BY *F. ALBIDA* TREES DURING THE DRY SEASON

Despite the long-lasting dry season, *F. albida* trees avoided severe drought stress in these Sudanese conditions. This lack of drought stress was probably related to the complex rooting system of the trees. Roots were distributed among three main soil compartments: (1) abundant fine roots in the superficial layers; (2) the

majority of roots between 2 and 4 m depth; (3) an appreciable number down to the zone of capillary rises from the water-table (7.5 m). The soil water content measurements revealed a large water reservoir from 2 to 4 m, the water potential of which was still above -0.5 MPa at the end of the dry season. Consistently, predawn leaf water potential, which is usually the equilibrium potential of trees with the deepest and wettest soil layers in the profile (Améglio *et al.* 1999), decreased only very slightly, to a level which could correspond to the soil water potential either in the water reservoir located between 2 and 4 m depth, or in the capillary rises in vicinity of the water-table. It was much higher than the value of -1.1 MPa reported by Ward & Breen (1983) along the Kunseb river (Namibia), where *F. albida* was distributed in its natural riparian habitat. During late dry season, soil-to-leaf sapwood-specific hydraulic conductance nevertheless decreased by half, revealing probably a slight water stress. In a temperate sessile oak stand, on a soil with fine texture, Bréda *et al.* (1993) found a similar reduction which they attributed to changes in the hydraulic conductance between soil and roots.

Sapflow density displayed maximum values of ca. $2.5 \text{ kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, which is similar to values recorded on the temperate, ring porous, sessile oak for instance (Lréda *et al.* 1993) and much more than for *Acacia tortilis* in Sahel ($0.7 \text{ kg dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in March; Do *et al.* 1997). Daily whole-tree sapflow ($F_{24 \text{ h}}$) decreased by one-third during the dry season, despite the increased Penman Potential Evapotranspiration (PET). Because $F_{24 \text{ h}} \text{ PET}^{-1}$ decreased by 50% in the meantime and before reduction in leaf area index, it is likely that canopy conductance diminished during the course of the dry season as a result of stomatal closure. *F. albida* seems to display a rather high stomatal sensitivity to soil water depletion. Roupsard, Joly, & Dreyer (1996) showed, for instance, that a complete stomatal closure was recorded in potted juveniles for a predawn water potential of -1 MPa. In addition to soil water depletion, increased vapour pressure deficit could have induced decreases in stomatal conductance. Owing to low tree density, the *F. albida* canopy is closely coupled to the atmosphere. Negative effects of vapour pressure deficit on canopy were observed in oak stands in the absence of soil drought (Bréda *et al.* 1993). Similarly, a small reduction of the ratio transpiration/PET was observed in the phreatophytic species *Prosopis* and *Salix* growing in the Mojave desert floodplain with a water-table at 3 m, when Penman evapotranspiration increased (Sala *et al.* 1996). The phreatophyte *Prosopis glandulosa* displayed no sensitivity to high vapour pressure deficits as long as the soil remained wet and a severe one during drought (Dugas, Heuer & Mayeux 1992). *Faidherbia albida* in the field probably reduced stomatal conductance in response to a combination of moderate soil water depletion and of increased vapour pressure deficit during the course of the dry season.

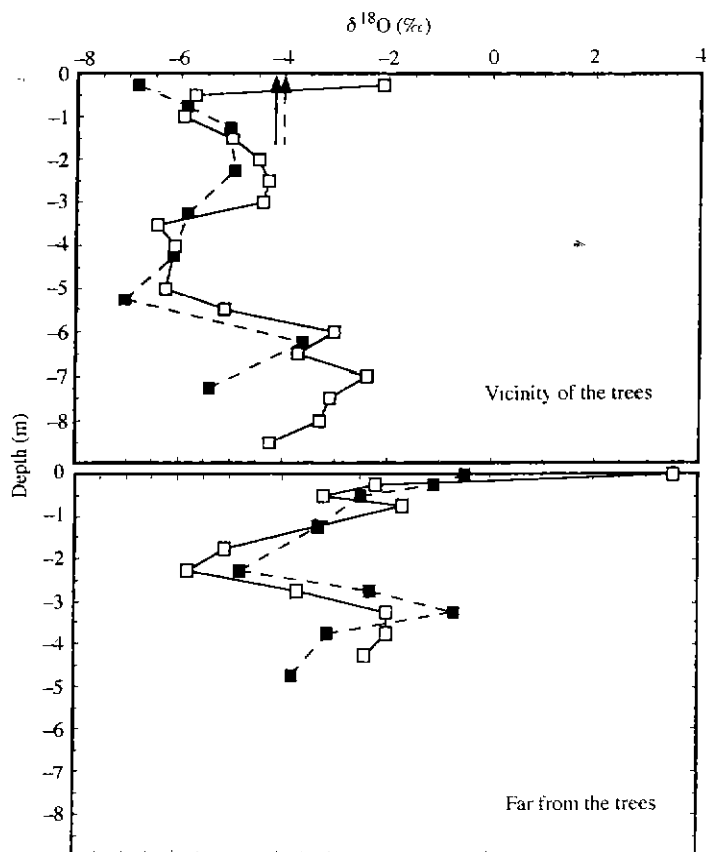


Fig. 8. Vertical profiles of the isotopic composition of water oxygen ($\delta^{18}\text{O}$) as recorded in two different wells (a) Well 1, dug between the two adult *F. albida* trees monitored for sapflow, and sampled at the beginning (black and dotted lines) and the end (white, full line) of the dry season 1995/1996 (b) Well 3, far from the tree stand, same symbols. Arrows indicate $\delta^{18}\text{O}$ of the xylem sap at the same dates

Altogether, these observations suggest that only a rather moderate drought stress affected *F. albida* during the dry season, which was unexpected, considering the local climate and the reverse phenology of this species, but can be explained by the rooting pattern and depth of water uptake.

EFFECTS OF DROUGHT ON PHENOLOGY AND RADIAL GROWTH

Leaf shedding started on *F. albida* trees after the first rains, when predawn leaf water potential had already recovered from the moderate dry-season decline. It was therefore not induced by an increased late dry season water stress. Duration and magnitude of leafiness were inversely related to precocity, amount and duration of rains, as shown by their interannual variability. This confirms earlier observations by Depommier (1996). The mechanisms of leaf shedding induction still remain to be understood in this species. Our results provide evidence that leaf shedding and drought are independent in this parkland, but this conclusion should not be extended to more arid zones or to juveniles during establishment growth. The question of why leaves are initiated only at the end of the wet season remains open.

Radial growth resumed when two-thirds of the branches were already fully leafed. It displayed two phases, one of rapid expansion from October to mid-February, and a second one of slow-down, and even stop from February to June. Interestingly, the slow-down occurred during the end of the dry period. It could be partly the result of drought-induced stomatal closure limiting assimilate supply. The annual diameter increment was nevertheless within the range of 0.4–1.3 cm reported for adult *F. albida* trees by Gourlay (1995) and Depommier (1996). Such an important growth rate confirms that the water and nutrient availability were favourable during a large fraction of the dry season in these Sudanese conditions. These results should be assessed in more arid conditions or during the juvenile stages.

OBLIGATE OR FACULTATIVE PHREATOPHYTE?

The ability of *F. albida* to withdraw water from deep soil layers was frequently inferred from indirect observations (Ward & Breen 1983) but not assessed experimentally. Our measurements in rain, sap, ground-water and soil support the feasibility of the isotopic method in such an environment, and points out some limitations as well.

Rains that occurred during the middle of the rainy season were depleted in heavy isotopes, as compared to early rains. This seasonal pattern was also observed by Mathieu & Bariac (1996) in Barogo, Burkina Faso, and by Smith *et al.* (1997) in Niger, and provides a useful signal. In addition, the upper soil layers were enriched in ^{18}O during the dry season. The sinusoidal

profiles of $\delta^{18}\text{O}$ we measured in the soil were probably induced by the seasonal variability in $\delta^{18}\text{O}$ of rains, by evaporation and by water dynamics in soil. The deep profile accumulated signatures from several (at least two) rainy seasons with a large seasonal variability visible in successive soil layers. The annual weighted average of rainfall almost corresponded to the composition of ground-water measured in this parkland, indicating that a large proportion of rainfall reached the water-table without significant evaporation.

The composition of the water-table displayed a remarkable stability, similar to what had been observed by Mathieu & Bariac (1996) and Flanagan & Ehleringer (1991); its composition was very close to the one reported in Niger during 1993 (Smith *et al.* 1997). $\delta^{18}\text{O}$ of xylem sap collected from the trees remained very close to this composition during the whole dry season, except during early rainy events, when it increased significantly and revealed absorption of water by superficial roots.

The complexity of $\delta^{18}\text{O}$ profiles in the soil made any attempt to quantify the relative contribution of given soil layers vs that of the water-table, to transpiration flow in the tree almost impossible. Absorption from the very superficial soil layers down to 1 m was probably almost nil, as attested by the severe water depletion and the root decay that was recorded in these layers. An important contribution of the deep water-table is highly probable during a large fraction of the dry season, but deep soil layers between 2 and 4 m may have also significantly contributed to transpiration flux of the trees. The first rains were nevertheless readily absorbed by superficial roots during the beginning of the rainy season.

Faidherbia albida thus behaves like a facultative phreatophyte, like *Tamarix* sp. (Busch *et al.* 1992). *Eucalyptus camaldulensis*, a species grown in the semiarid tropics, also have the ability to use deep water (Thorburn & Walker 1994; Dawson & Pate 1996). Windbreaks of *Azadirachta indica* used ground-water during the rainy season provided the water-table was at a moderate depth in the soil (6–8 m), while the associated crop relied solely on the superficial (2–3 m) soil layers (Smith, Jarvis & Odongo 1997). In *Banksia prionotes*, Dawson & Pate (1996) observed that deep-water uptake by the sinker root was largest when rain input was lowest. During the dry period, shallow roots remained well hydrated and plants were able to take profit of the early rainy events, similarly to what we observed in *F. albida*. The superficial roots of *F. albida* were probably kept alive during the dry season, with exception to the finest ones that decayed. This would have important implications in terms of carbon budget. Though these roots have a low contribution to annual water uptake, they could have a major importance for superficial mineral uptake. Mineral nutrients are generally concentrated superficially and available when these lay-

ers are wet, that is during the wet period. The lateral roots of dimorphic plants are commonly dedicated to nutrient acquisition, notably for several phreatophytic woody plants in Mediterranean type ecosystems of south-west Australia (Jeschke & Pate 1995).

In conclusion, *F. albida* displayed efficient growth during the dry season. The trees were tapping ground-water at large depths in the soil. The root system was complex, and colonized several soil compartments, with different water dynamics. Trees were likely to exploit all compartments at different periods of the year. As a result, drought had only a moderate impact on the transpiration of this drought-avoiding species. Annual transpiration was high, like in many other phreatophytes. However, owing to the low tree density in the parkland, stand transpiration represented only about 5% of the annual rainfall. This confirmed the suitability of this species for agroforestry purposes, with respect to water use. The lack of water consumption during the cropping season (reverse phenology), the low water consumption (low densities) and the use of deep-water reserves make this tree a minor competing species for water with the associated crops. It could explain partly its success in west-African parklands. The present results are mainly valid for Sudanese conditions, and it would be worth investigating the water relations of *F. albida* in more arid conditions.

Acknowledgements

The authors express their deep gratitude to A. Dao, the Kobié and N'Kambi families for their technical help, and the cultivators of Dossi for their kind welcome. We are also thankful to Etienne Dambrine and Jean Marc Guehl for isotopic advice and to Jack Dainty for having reviewed an earlier draft of the manuscript. Patrick Gross was very helpful for electronics, and Agnès Noir for isotopic analyses. They are indebted to INERA-Productions Forestières, Ouagadougou. Burkina Faso, for having welcomed O.R. for 2 years. O.R. was supported by a PhD grant of CIRAD-Forêt.

References

- Alexandre, D.Y. & Ouedraogo, J.S. (1992) Variations in roots morphology of *Faidherbia albida* in relation to soil and agronomic effects. *Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics. *Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991* (ed. Vandenbeldt), pp. 107–110. ICRISAT-ICRAF.
- Améglio, T., Archer, P., Cohen, M., Valancogne, C., Daudet, F.A., Dayau, S. & Cruiziat, P. (1999) Significance and limits in the use of predawn leaf water potential for tree irrigation. *Plant and Soil* **207**, 155–167.
- Bishop, K. & Dambrine, E. (1995) Localisation of tree water uptake in Scots pine and Norway spruce with hydrological tracers. *Canadian Journal of Forest Research* **25**, 286–297.
- Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E. & Granier, A. (1993) Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research* **23**, 1136–1143.
- Busch, D.E., Ingraham, N.L. & Smith, S.D. (1992) Water uptake in woody riparian phreatophytes of the southwestern United States: a stable isotope study. *Ecological Applications* **2**, 450–459.
- Commission de Pédologie et de Cartographie des Sols (1967) *Classification française des sols*. Laboratoire de géologie-pédologie, ENSA, Grignon.
- Dawson, T.E. & Ehleringer, J.R. (1991) Streamside trees that do not use stream-water: evidence from hydrogen isotopes ratios. *Nature* **350**, 335–337.
- Dawson, T.E. & Pate, J.S. (1996) Seasonal water uptake and movement in root systems of Australian phreatophytic plants of dimorphic root morphology: a stable isotope investigation. *Oecologia* **107**, 13–20.
- Depommier, D. (1996) *Structure, dynamique et fonctionnement des parcs à Faidherbia albida (Del.) A. Chev. Caractérisation et incidence des facteurs biophysiques et anthropiques sur l'aménagement et le devenir des parcs de Dossi et de Watinoma, Burkina Faso*. PhD thesis, University of Paris, France.
- Depommier, D. & Détéienne, P. (1996) Croissance de *Faidherbia albida* dans les Parcs du Burkina Faso. Etude des cernes annuels dans la tige et le pivot racinaire. *Les Parcs à Faidherbia* (ed. R. Peltier), pp. 23–53. *Cahiers scientifiques* No 12. CIRAD-Forêt, Nogent-sur-Marne.
- Do, F., Rocheteau, A., Diagne, A.L. & Grouzis, M. (1997) Flux de sève et consommation en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord Ferlo. *L'Acacia au Sénégal*. Dakar (eds C. Campa, C. Grignon, M. Gueye & S. Hamon), pp. 63–80. ORSTOM, Collection Colloques et Séminaires, Paris.
- Dugas, W.A., Heuer, M.L. & Mayeux, H.S. (1992) Diurnal measurements of honey mesquite transpiration using stem flow gauges. *Journal of Range Management* **45**, 99–102.
- Dupuy, N.C. & Dreyfus, B.L. (1992) *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Applied and Environmental Microbiology* **58**, 2415–2419.
- Ehleringer, J.R. & Dawson, T.E. (1992) Water uptake by plants: perspective from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment* **15**, 1073–1082.
- Ehleringer, J.R., Phillips, S.L., Schuster, W.S.F. & Sandquist, D.R. (1991) Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* **88**, 430–434.
- Epstein, S. & Mayeda, T. (1953) Variation in ^{18}O content of waters from natural sources. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **4**, 213–224.
- Fagg, C.W. & Barnes, R.D. (1990) African acacias: study and acquisition of the genetic resources. *Final Report on ODA Research Scheme R. 4348*. Oxford Forestry Institute, Oxford.
- FAO-UNESCO, (1988) *Carte Mondiale des Sols. Echelle 1/5000000. Légende révisée: Ressources en sol du monde*. FAO, Rome.
- Flanagan, L.B. & Ehleringer, J.R. (1991) Stable isotope composition of stem and leaf water: applications to the study of plant water use. *Functional Ecology* **5**, 270–277.
- Flanagan, L.B., Ehleringer, J.R. & Marshall, J.D. (1992) Differential uptake of summer precipitations among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant, Cell and Environment* **15**, 831–836.
- Gourlay, I.D. (1995) Growth rings characteristics of some African *Acacia* species. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 121–140.
- Granier, A. (1987) Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* **3**, 309–320.
- Guinko, S. (1984) *Végétation de Haute-Volta*. PhD thesis. University of Bordeaux, France.

- Hottin, G. & Ouedraogo, O.F. (1975) *Carte géologique de la république de Haute Volta-Région Centre-Sud Echelle 1/100 000*. BUMIGEB, Ouagadougou, Burkina Faso.
- Jeschke, W.D. & Pate, J.S. (1995) Mineral nutrition and transport in xylem and phloem of *Banksia prionotes*, a proteaceous tree of dimorphic root morphology. *Journal of Experimental Botany* **46**, 895–905.
- Köstner, B., Granier, A. & Cernak, J. (1998) Sap flow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Annales des Sciences Forestières* **55**, 13–27.
- Le Roux, X., Bariac, T. & Mariotti, A. (1995) Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna. *Oecologia* **104**, 147–155.
- Mathieu, R. & Barnac, T. (1996) An isotopic study (^2H and ^{18}O) of water movements in clayey soils under a semiarid climate. *Water Resources Research* **32**, 779–789.
- Pégorié, J. (1989) *Potentialités agroforestières de la zone semi-aride du Burkina Faso*. ICRAF: Rapport AFRENA/SALWA, No.24, Ouagadougou, Burkina Faso.
- Pélissier, P. (1980) L'arbre en Afrique tropicale. La fonction et le signe. *Cahiers ORSTOM, Sciences Humaines* **17**, 127–130.
- Roupsard, O., Joly, H.I. & Dreyer, E. (1996) Ecophysiologie de *Faidherbia albida*. I. Fonctionnement hydrique en parc agoforestier, II. Variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles. *Les Parcs à Faidherbia* (ed. R. Peltier), pp. 85–101. *Cahiers scientifiques* No. 12 CIRAD-Forêt, Nogent-sur-Marne.
- Sala, A., Smith, S.D. & Devitt, D.A. (1996) Water use by *Tamarix ramosissima* and associated phreatophytes in a Mojave desert floodplain. *Ecological Applications* **6**, 888–898.
- Smith, D.M., Jarvis, P.G. & Odongo, J.C.W. (1997) Sources of water used by trees and millet in Sahelian windbreak systems. *Journal of Hydrology* **198**, 140–153.
- Smith, S.D., Wellington, A.B., Nachlinger, J.L. & Fox, C.A. (1991) Functional response of riparian vegetation to streamflow diversion in the eastern Sierra Nevada. *Ecological Applications* **1**, 89–97.
- Thorburn, P.J. & Walker, G.R. (1994) Variations in stream water uptake by *Eucalyptus camaldulensis* with differing access to stream water. *Oecologia* **73**, 486–489.
- Valentini, R., Scarascia-Mugnozza, G.E. & Ehleringer, J.R. (1992) Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology* **6**, 627–631.
- Ward, J.D. & Breen, C.M. (1983) Drought stress and the demise of *Acacia albida* along the lower Kuiseb River, Central Namib Desert: preliminary findings. *South African Journal of Science* **79**, 444–447.
- White, J.W.C., Cook, E.R., Lawrence, J.R. & Broecker, W.S. (1985) The D/H ratios of sap in trees: implications for water sources and tree rings D/H ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **49**, 237–246.
- Wickens, G.E. (1969) A study of *Acacia albida* Del. (Mimosoideae). *Kew Bulletin* **23**, 181–202.

Received 12 June 1998, revised 15 January 1999; accepted 26 January 1999