

colloques

et

séminaires

L'acacia au Sénégal

Éditeurs scientifiques
Claudine Campa
Claude Grignon
Mamadou Gueye
Serge Hamon

CRSTOM
éditions



L'acacia
au Sénégal

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

Maquette de couverture

Michelle Saint-Léger

Maquette intérieure

Catherine Plasse

Mise en page

Louma productions

Fabrication – Coordination

Elisabeth Lorne

Photo de couverture :

Population d'*Acacia tortilis* spp. *raddiana* en saison sèche (avril 1993),
vallée du fleuve Sénégal, 15° 59,64 N – 13° 38,96 W,
photo M.-H. CHEVALLIER / Cirad-Forêt.

La loi du 1^{er} juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article L. 122-4). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© Orstom éditions, 1998

ISSN : 0767-2896

ISBN : 2-7099-1423-9

Actes de la réunion thématique sur l'acacia au Sénégal

3-5 décembre 1996 à Dakar (Sénégal)

COMITÉ D'ORGANISATION

C. Campa, Chargée de Recherche, Orstom
M. Gueye, chef de l'URA Productions Végétales, Isra

APPUI SCIENTIFIQUE

C. Grignon, Professeur Ensa-M
S. Hamon, Directeur de Recherche, Orstom

APPUI LOGISTIQUE

P. Mathieu, Représentant Orstom Sénégal
M. Bedo, J. Kubler, A. Traoré (Administration Orstom Dakar)
V. Giraudet-Fall (Administration Orstom Dakar)
V. Rotival (Disc Dakar)
M. Ferrer (Orstom Montpellier)
Direction scientifique Isra

Cette réunion a été financée par la commission scientifique du Monde végétal de l'Orstom et s'est tenue dans la salle de Conférence de la Direction générale de l'Isra (Institut sénégalais de recherches agricoles).

Le département Milieu et activités agricoles a participé au cofinancement des missions et voyages des participants.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement
Monsieur A. Nongonierma (Ifan, Dakar) pour sa participation.

Nous remercions également Messieurs J.-L. Guillaumet,
Président de la commission scientifique du Monde végétal
de 1992 à 1997 et G. Hainnaux, chef du département Milieux
et activités agricoles de 1992 à 1997, de nous avoir donné
les moyens financiers pour mener à bien cette réunion.

Sommaire

Avant-propos	13
--------------------	----

Introduction

Les acacias au Sénégal : Taxonomie, écologie, principaux intérêts	15
J. Vassal	

Écologie des acacias

Dynamique des interactions arbre-herbe en milieu sahélien. Influence de l'arbre sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée	37
M. Grouzis et E. Akpo	

Fonctionnement hydrique et réponses des ligneux sahéliens à l'aridité	47
M. Grouzis, M. Diouf, A. Rocheteau et A. Berger	

Flux de sève et consommation en eau d' <i>Acacia tortilis</i> dans le Nord Ferlo	63
F. Do, A. Rocheteau, A.L. Diagne et M. Grouzis	

Fonctionnement hydrique et profondeur de prélèvement de l'eau de <i>Faidherbia albida</i> dans un parc agroforestier soudanien	81
O. Roupsard, A. Ferhi, A. Granier, F. Pallo, D. Depommier, B. Mallet, H.I. Joly et E. Dreyer	

Effet des contraintes hydrique et saline sur la germination de quelques acacias africains	105
P. Ndour et P. Danthu	

Gommose et rythmes de production gommière chez <i>Acacia senegal</i> (L.) Willd	123
M. Dione et J. Vassal	

Agroforesterie et acacia

Bilan des recherches sur les introductions d'acacias australiens au Sénégal	137
A. Gaye, P.N. Sall et S.A. Ndiaye Samba	

Étude phénologique de <i>Faidherbia albida</i> : effet de l'émondage, du site et de la dimension de l'arbre sur les phénophases de l'espèce au Burkina Faso	159
D. Depommier	

Azote et acacia

Régulation de l'absorption de nitrate par la racine	183
C. Grignon	
Les litières et la dynamique de l'azote dans divers biotopes à acacia d'Afrique occidentale et centrale	205
F. Bernhard-Reversat, J.M. Harmand et K. Uguen	
Assimilation de l'azote chez <i>Acacia albida</i> Del.	221
D. Diouf, C. Campa, I. Ndoye et B. Dreyfus	

Biotechnologie des acacias

Application des cultures <i>in vitro</i> dans le genre <i>Acacia</i>	237
E. Duhoux, A. Galiana, J. Ahée et C. Franche	
Culture <i>in vitro</i> d'acacias sahéliens : aspects du microbouturage et de l'embryogenèse somatique	257
A. Borgel, D. Sané, Y. Kparé, M. Diouf et M.H. Chevallier	
Protéines glycosylées de cals <i>in vitro</i> d' <i>Acacia senegal</i> . Evolution en fonction de différentes conditions de culture et au cours de stress hydriques	273
I. Hippolyte	

Diversité génétique et acacias

Diversité génétique des acacias	287
M.H. Chevallier et A. Borgel	
Diversité génétique de l' <i>Acacia tortilis</i> au Sénégal	309
C. Cardoso, M.H. Chevallier, A. Borgel, J.P. Brizard et J.M. Leblanc	

Identifications chimique et physico-chimique des exsudats d'acacias : constances et variabilités ; chimiotaaxonomie	329
J.-C. Fenyo, S. Servant-Duvallet et M.-C. Vandeveld	
Diversité génétique et fixation biologique de l'azote chez les acacias	351
M. Gueye et I. Ndoye	

Organismes associés aux acacias

<i>Acacia</i> : nodulation et rhizobiums associés	359
P. de Lajudie, N. Dupuy, A. Ndiaye, M. Neyra, C. Boivin, M. Gillis et B. Dreyfus	
Utilisation des facteurs Nod pour la caractérisation symbiotique des rhizobiums : application aux souches d' <i>Acacia</i> et de <i>Sesbania</i> du Sénégal	377
C. Boivin, G. Lortet, J. Lorquin, S. Ba, N. Méar, M. Ferro, P. de Lajudie, J.-C. Promé et B. Dreyfus	
Sélection de souches de rhizobium d' <i>Acacia seyal</i> tolérantes au sel	387
F. Diaw-Guene, C. Campa et M. Gueye	
Relations entre les nématodes et les <i>Acacia</i> : synthèse des travaux préliminaires au Sénégal	397
P. Cadet, R. Duponnois et K. Senghor	
Interactions entre les symbioses bactériennes et fongiques et les nématodes à galles chez <i>Acacia holosericea</i>	413
R. Duponnois, K. Senghor, A.M. Bâ, M. Ducouso et P. Cadet	
Biodiversité et variabilité génétique des Glomales associés à <i>Acacia albida</i> Del. au Sénégal	423
T.A. Diop, P. Simoneau, Y. Dalpé, C. Planchette et D.G. Strullu	
Conclusion L'acacia au Sénégal. Quelles orientations futurs pour la recherche ?	443
Résumés	449
Liste des auteurs	471

Avant-propos

La commission scientifique du Monde végétal a organisé, en décembre 1996 à Dakar, en collaboration avec l'Institut sénégalais de recherches agricoles (Isra), des journées de réflexion scientifique relatives à une plante ligneuse qui occupe une place prépondérante dans le paysage des zones tropicales sèches : l'*Acacia*. Ces journées se proposaient de faire le point sur les recherches menées, en partenariat, par l'Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération (Orstom) au Sénégal sur les acacias.

Très utilisés dans le milieu paysan, souvent intégrés dans les programmes d'agroforesterie, ces ligneux sont représentés par une douzaine d'espèces dans les différents profils édapho-climatiques du Sénégal. Mentionnés dès les années cinquante dans les rapports floristiques de l'Orstom, les acacias font partie, depuis les années quatre-vingt, de nombreux programmes scientifiques menés dans le cadre de recherches pour le développement, souvent à caractère régional et soutenus par la Communauté européenne (CEE). Devant la diversité croissante de ces programmes, tant au Sénégal que dans d'autres pays d'Afrique, il apparaissait nécessaire de confronter les différentes expériences acquises afin de faire le point sur l'avancée des connaissances.

Des trente exposés, traitant de divers aspects d'écologie, d'écophysologie, d'agroforesterie, de physiologie, de génétique, de microbiologie, de nématologie, de mycologie ainsi que des derniers développements en biotechnologies, vingt-cinq communications ont été rassemblées dans ce document. Elles sont le reflet des travaux effectués en partenariat avec le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad), le Centre national de recherche scientifique (CNRS), l'Institut national de la recherche agronomique (Inra) ou l'Orstom avec l'Institut des forêts (Idefor) en Côte d'Ivoire, l'Institut de la recherche agronomique (IRA), devenu Institut de la recherche agricole pour le développement au Cameroun (IRAD), l'Institut national de l'environnement et des recherches agricoles (Inera) au Burkina Faso, l'Isra et l'Université Cheikh Anta Diop à Dakar (UCAD) au Sénégal.

Un chapitre introductif décrivant au lecteur les différents acacias présents au Sénégal, met en évidence les divergences existant au niveau de la taxonomie, divergences qui nous ont conduits à laisser aux auteurs le choix de la nomenclature des espèces sur lesquelles ils ont travaillé : ainsi, le « kad »,

« arbre miracle » du Sénégal, sera considéré comme faisant partie des *Acacia* et sera indifféremment appelé *Faidherbia albida* ou *Acacia albida* dans l'ouvrage. Les communications sont rassemblées selon les thématiques de recherche. Chaque thème regroupe un article de synthèse des travaux dans le domaine abordé ainsi que la présentation des travaux les plus récents. La première partie fait l'état des connaissances en écologie et écophysiologie, en relation avec la contrainte hydrique, pour les espèces socio-économiquement les plus importantes dans les régions sahéliennes, et plus particulièrement *A. tortilis*, *F. albida* et *A. senegal*. La deuxième partie présente les différentes politiques de valorisation agroforestières des acacias réalisées au Sénégal et au Burkina Faso. La troisième partie rassemble les données existantes sur la contribution des acacias dans le cycle de l'azote, l'exposé de synthèse faisant une présentation plus générale des derniers acquis sur l'absorption du nitrate par les racines. La quatrième partie présente les expérimentations réalisées en culture *in vitro*. La cinquième partie est consacrée à la diversité génétique des acacias et la sixième partie regroupe les connaissances acquises sur les organismes associés aux acacias et leurs inter-relations : bactéries symbiotiques fixatrices d'azote, nématodes et champignons symbiotiques.

Nous espérons que cet ouvrage, pluridisciplinaire, apportera au lecteur, familier ou non de l'*Acacia* et des zones arides, des connaissances nouvelles sur cet arbre, même si tous les domaines ne sont pas abordés.

Nous tenons à remercier les auteurs ainsi que le comité de lecture pour leur participation enthousiaste à la réalisation de cet ouvrage.

Introduction

Les acacias au Sénégal

Taxonomie, écologie, principaux intérêts

On observe au Sénégal une douzaine d'espèces indigènes du genre *Acacia*, représentées dans les différentes zones écoclimatiques et formations végétales du pays. Plusieurs d'entre elles constituent des éléments déterminants des paysages, notamment dans la moitié septentrionale, où elles jouent un rôle très important sur le plan écologique et socio-économique.

Dans ce texte introductif des actes de la réunion consacrée à « l'Acacia au Sénégal », nous situons les espèces autochtones au sein de la classification du genre *Acacia* et identifions les taxons sur la base des caractères les plus discriminants. Nous y incluons *Faidherbia albida* (= *A. albida*) que l'on peut rattacher aux acacias *sensu lato* (Acacieae - cf. Vassal 1981). L'espèce *A. farnesiana*, introduite en Afrique, sera simplement citée dans la clé d'identification.

La nomenclature des espèces du genre *Acacia* qui est utilisée ici se réfère aux conceptions taxonomiques de Brenan et Exell (1957), Brenan (1959) et Ross (1979). Nous indiquons les principales synonymies et quelques noms vernaculaires fréquemment utilisés. Nous nous sommes basés par ailleurs sur les travaux de Trochain (1940), Aubréville (1950), Berhaut (1975), Nongonierma (1977), Giffard (1974), von Maydell (1983), Brenan (1983), Vassal (1967; 1969; 1972; 1981), Vassal *et al.* (1977), CNUCED/GATT (1978) et CTFT (1988). Les espèces sont replacées dans leur contexte biogéographique selon les subdivisions écoclimatiques de Trochain (1940) et Giffard (1974). Nous rappelons par ailleurs leurs principaux intérêts sur le plan économique ainsi que leur importance potentielle sur le plan écologique.

Taxonomie

Faidherbia A. Chev. 1934

F. albida (Del.) A. Chev. 1934

(= *Acacia albida* Del. 1813 - *A. albida* var. *senegalensis* Benth. 1842 - *A. albida* var. *microfoliolata* De Wild. 1925 - *A. albida* var. *variofoliolata* De Wild. 1925 - *A. saccharata* Benth. 1842 - *A. gyrocarpa* Hochst. ex A. Rich. 1847 - *A. mossambicensis* Bolle 1861)

Le genre monotypique *Faidherbia*, fondé sur l'espèce *Acacia albida* Delile, est aujourd'hui admis par de nombreux auteurs (CTFT/ CIRAD, 1988). Il a été créé par Chevalier (1934) au vu des caractères originaux de l'espèce *A. albida* par rapport aux autres taxons à épines stipulaires appartenant aux Gummiferae Benth. (voir ci-dessous) : notamment la soudure basale des filets staminateux, le rythme phénologique foliaire inversé et l'anatomie du bois (structure étagée et rayons étroits - cf. Fahn *et al.* 1986). A ces traits distinctifs s'ajoute un assemblage de particularités : pétiole et anthères non glanduleux, inflorescence en épi, ovaire stipité, gousses orangées, larges, spiralées et indéhiscentes (« Apple-ring Acacia »), pollen à exine granuleuse en polyades à 32 monades tétraporées (Guinet, 1969), plantule à cotylédons sessiles et feuilles primordiales bipennées (Vassal, 1967), graines à téguments minces, à funicule filiforme et grande aréole (Vassal, 1971), aminoacides des graines de type Vulgares Benth. (Evans *et al.*, 1977). *Faidherbia albida*, sur le plan des réactions immunologiques, diffère d'autre part des acacias *sensu stricto* (Brain, 1987). Il ne nodule qu'avec des souches de *Bradyrhizobium* à croissance lente (Dreyfus et Dommergues, 1981 ; de Lajudie *et al.*, 1991).

Brenan (1959, 1983) a distingué 2 races géographiques A et B, non officiellement décrites, que l'on peut brièvement définir ainsi :

- A : folioles à bords ciliolés ou glabrescentes, petites (6 mm de long et 1,5 mm de large) - tendance générale glabrescente ;
- B : folioles pubescentes plus grandes (jusqu'à 12 mm de long et 4 mm de large) - tendance générale pubescente.

La race B est fréquente en Afrique de l'Ouest, mais les intermédiaires entre les 2 races sont nombreux. Les variétés *senegalensis*

Benth., *microfoliolata* De Wild. et *variofoliolata* De Wild. se rapportent toutes à la race B.

La position systématique de *Faidherbia* demeure controversée au sein des Mimosoideae. Son rattachement aux Acacieae (Vassal, 1981) ne doit pas occulter ses affinités marquées avec les Ingeae (Guinet, 1981).

Acacia (Tourn. 1694) Mill. 1754

Les acacias *sensu stricto*, indigènes du Sénégal, appartiennent à 2 séries créées par Bentham (1842) et que l'on peut sommairement caractériser ainsi :

Vulgares : arbres, arbustes ou lianes sans épines stipulaires, inermes ou à aiguillons épars ou infrastipulaires ;

Gummiferae : arbres ou arbustes non lianescents, à épines stipulaires plus ou moins développées, dépourvus d'aiguillons.

Les espèces fourragères introduites au Sénégal proviennent d'Australie et appartiennent à la série Phyllodineae Benth. (à feuilles modifiées en phyllodes).

Dans une révision générale du genre *Acacia*, fondée sur une somme pluridisciplinaire de données, Vassal (1972) a réévalué les séries de Bentham et créé 3 sous-genres (subdivisés en sections). Les équivalences entre les deux classifications sont montrées dans le tableau 1.

Pedley (1986) a proposé d'élever ces taxons au rang de genre (respectivement *Acacia*, *Senegalia* et *Racosperma*), décision qui n'a pas reçu de réelle adhésion au plan international.

Seuls les sous-genres *Aculeiferum* (sections *Aculeiferum* et *Monacantha*) et *Acacia* sont représentés au Sénégal dans la végétation autochtone. Rappelons¹ que ces 2 taxons sont caractérisés par des types polliniques nettement distincts : (3)4 pores (type poré) dans le sous-genre *Aculeiferum*, 3-4 sillons et 3 pores (type colporé) à exine columellaire dans le sous-genre *Acacia*. Les 2 groupes sont également bien discriminés par des caractères

¹ Pour plus d'informations sur la caractérisation des différents sous-genres on se reportera notamment à Guinet (1969) et Vassal (1972).

séminologiques (Vassal, 1971; 1975; 1986; Maumont, 1990), ontogéniques (Vassal, 1969; 1971), caryologiques (Vassal et Lescanne, 1976) et phytodermologiques (Grosso *et al.*, 1994). Les espèces fourragères introduites appartiennent aux sections Uninervea et Heterophyllum du sous-genre Heterophyllum.

BENTHAM (1842)	VASSAL (1972)	
Séries	Sous-genres	Sections
Gummiferae ¹	Acacia	Acacia
Vulgares ¹ Filicinae ²	Aculeiferum	Aculeiferum Monacantha Filicinae
Phyllodineae Pulchellae Botrycephalae	Heterophyllum ³	Uninervea Pulchelloidea Heterophyllum

¹ Cosmopolite; ² Amérique Centrale et du Sud; ³ Australie et îles des Océans Indien et Pacifique.

I Tableau 1

Relations entre les séries de Benthams et les sous-genres de Vassal dans la classification du genre *Acacia*.

Caractérisation des acacias sénégalais

Sous-genre *Aculeiferum* Vas. (espèces à aiguillons)

* Espèces à tendance liane, sarmenteuses, à aiguillons épars - Plantules à 1ère feuille bipennée et collet nul à peu marqué - Funicule filiforme ou peu épais sans tendance arille : SECTION MONACANTHEA VAS.

– Fleurs en glomérules paniculés (« groupe *A. pennata* ») :

Acacia kamerunensis Gandoger 1913

(= *Acacia pennata* sensu Hutch. & Dalz. in F.T.W.A. 1928 - *A. pennata* var. *dolichosperma* sensu Bak. f. in L.T.A. 1930 - *A. silvicola* Gilbert & Boutique 1952 pro parte)

– Fleurs en épis

+ Glannde pétiolaire pédonculée - Gousses glabres ou subglabres - Espèce très lianescente :

Acacia ataxacantha DC. 1825

(= *Acacia eriadenia* Benth. 1846 - *A. macrostachya* sensu Oliv. in F.T.A. 1871 - *A. lugardiae* N.E. Br. 1909 - *A. caffra* var. *rupestris* Sim. 1909 - *A. ataxacantha* var. *australis* Burt Davy 1922)

- + Glande pétiolaire sessile discoïde - Gousses ± pubescentes
- Arbuste sarmenteux ou arbre :

A. macrostachya Reich. ex DC. 1825

(= *Acacia* aff. *suma* sensu A. Chev. 1920 - *A. ataxacantha* sensu P. Sousa 1948, non DC.)

* Espèces non lianescentes (arbres/arbustes) à aiguillons infrastipulaires généralement par 2 ou 3 - Fleurs en épis - Plantules à première feuille pennée et collet saillant - Funicule relativement épais à tendance arille : SECTION ACULEIFERUM

- Feuilles à 13-40 paires de pennes - Aiguillons par 2 (voire solitaires), puissants, bruns :

A. polyacantha Willd. 1806 subsp. *campylacantha* (Hochst. ex A. Rich.) Brenan 1956

(= *Acacia campylacantha* Hochst. ex A. Rich. 1847 - *A. erythrantha* Steud. ex A. Rich. 1847 - *A. catechu* sensu Schweinf. in *Linnaea* 1867-8 - *A. caffra* sensu Oliv. in F.T.A. 1871, pro parte - *A. suma* sensu Benth. in *Trans. Linn. Soc. London* 1875, pro parte - *A. caffra* var. *tomentosa* sensu Bak. f. L.T.A. 1930, pro parte - *A. catechu* subsp. *suma* (Roxb.) Rob. var. *campylacantha* (Hochst. ex A. Rich.) Rob. in *Candollea* 1948 - *A. caffra* var. *campylacantha* (Hochst. ex A. Rich.) Aubrév. 1950).

- Feuilles à 3-16 paires de pennes - Aiguillons par 3 (les 2 latéraux redressés) voire solitaires :

- + 7-16 paires de pennes et 13-25 paires de folioles - Gousses mûres glabres :

A. dudgeoni Craib. ex Holl. 1911

(= *Acacia samoryana* A. Chev. 1912 - *A. senegal* sensu Hutch. & Dalz. in F.T.W.A. 1928, pro parte - *A. senegal* subsp. *senegalensis* Rob. var. *samoryana* (A. Chev.) Rob. 1948)

- + (2) 3-8 (12) paires de pennes et 10-20 paires de folioles - Gousses plus ou moins pubérulentes/pubescentes :

A. senegal (L.) Willd. 1806 - « verek » des Ouolofs, « patouki » des peuls et Toucouleurs, « awarwar » ou « irouar » des Maures var. *senegal* Brenan 1959

(= *Acacia verek* Guill. & Perr. in *Fl. Seneg. Tent.* 1832 - *A. rupestris* Stocks ex Boiss. 1872 - *A. virchowiana* Vatke & Hildebr. 1880, pro parte - *A. senegal* var. *platyosprion* Chiov. 1932 - *A. senegal* subsp. *modesta* (Wall.) Rob. var. *rupestris* (Stocks ex Bois.) Rob. 1948 - *A. senegal* subsp. *senegalensis* Rob. var. *verek* Rob. 1948)

Sous-genre *Acacia* (espèces à épines stipulaires)

* Espèces à gousses indéhiscentes à tardivement déhiscentes

- Gousses droites à faiblement arquées

+ Gousses non étranglées entre les graines - Involucelle apical à subapical

- Gousses fusiformes, trapues, à section subcirculaire, à graines non ordonnées - Feuilles portant jusqu'à 21 paires de folioles - Fleurs odorantes en glomérules jaune vif - Arbuste pouvant atteindre 4 m à écorce ne se pelant pas - Jeunes rameaux glabres ou presque : *A. farnesiana* (L.) Willd. 1806 (espèce introduite)

- Gousses épaisses aplaties à graines sur 1 rang - Feuilles portant jusqu'à 50 paires de folioles - Fleurs en glomérules crème à jaune clair - Arbre atteignant 20 à 25 m à écorce tendant à se peler :

A. sieberana DC. 1825

< jeunes rameaux glabres : var. *sieberana* A. Chev. 1927

(= *Acacia sing* Guill. & Perr. 1832 - *A. verrugera* Schweinf. 1867-8 - *A. purpurascens* Vatke 1880 - *A. blommaertii* De Wild. 1925 - *A. nefasia* sensu Lebrun 1947, pro parte - *A. sieberana* var. *sing* (Guill. & Perr.) Rob. 1948)

< jeunes rameaux à tendance pubescente :

var. *villosa* A. Chev. 1927

(= *Acacia rehmanniana* sensu Hutch. & Dalz. in F.T.W.A. 1928 - *A. sieberana* var. *rehmanniana* (Schinz) Rob. 1948)

+ Gousses à bord plus ou moins crénelé - Involucelle basal ou ne dépassant pas la moitié inférieure du pédoncule - Feuilles portant jusqu'à 30 paires de folioles - Glomérules de fleurs jaune vif - Arbre atteignant une quinzaine de mètres à écorce rugueuse, ne se pelant pas - Jeunes rameaux densément tomenteux :

A. nilotica (L.) Willd. ex Del. 1813

- Gousses moniliformes fortement étranglées entre les graines, pubescentes blanchâtres :

subsp. *tomentosa* (Benth.) Brenan 1957² - « gonakié » des Ouolofs

(= *A. nebeeb* Adans. 1898 - *A. neboueb* Baill. 1863-4 - *A. arabica* var. *tomentosa* Benth. in Hook. 1842 - *A. scorpioides* var. *pubescens* A. Chev. 1927 - *A. nilotica* var. *tomentosa* (Benth.) A.F. Hill 1940)

- Gousses à bords crénelés de façon généralement irrégulière, tomenteuses à subtamenteuses :

subsp. *adstringens* (Schumach. & Thonn.) Roberty 1948 - « nebeeb » des Ouolofs

² La sous-espèce *nilotica*, très proche morphologiquement (gousse et rameaux glabres), a une distribution plus orientale et n'est pas recensée au Sénégal par Brenan (1957) et Ross (1979).

(= *A. adansonii* Guill. & Perr. 1832 - *A. nilotica* var. *adansonii* (Guill. & Perr.) O. Kuntze 1891 - *A. arabica* var. *adansonii* (Guill. & Perr.) A. Chev. 1920 - *A. scorpioides* var. *adstringens* (Schumach. & Thonn.) A. Chev. 1927 - *A. arabica* var. *adstringens* (Schumach. & Thonn.) Bak. f. 1930 - *A. nilotica* var. *adstringens* (Schumach. & Thonn.) Chiov. 1932 - *A. nilotica* var. *adansoniana* (Dubard) A.F. Hill. 1940 - *A. nilotica* subsp. *adstringens* var. *adstringens* Rob. 1948 - *A. nilotica* subsp. *adstringens* var. *adansonii* (Guill. & Perr.) Rob. 1948 - *A. adstringens* (Schumach. & Thonn.) Berhaut 1954 - *A. nilotica* subsp. *Adansonii* (Guill. & Perr.) Brennan 1957)

– Gousses ± spiralées, légèrement constrictées entre les graines (Gousse glabre - Involucelle dans le tiers inférieur du pédoncule - Feuilles portant jusqu'à 20 paires de folioles - Glomérules de fleurs crème à blanchâtre - Arbre pouvant atteindre 10 m à cime plus ou moins arrondie - Jeunes rameaux glabres ou glabrescents) :

A. tortilis (Forssk.) Hayne 1827

subsp. *raddiana* (Savi) Brennan var. *raddiana* 1957 - « seïng » des Ouolofs, « Talha » ou « Tahl » des Maures

(= *Acacia raddiana* Savi 1830 - *A. fasciculata* Guill., Perr. & A. Rich. 1832 - *A. tortilis* var. *lenticellosa* Chiov. 1932 - *A. tortilis* forma *raddiana* Rob. 1948)

* Espèces à gousses déhiscentes papyracées ± falciformes et constrictées entre les graines

– Gousses de couleur brune, pouvant atteindre 1 cm de large - Glomérules (fleurs jaune vif) de 12-15 mm de diamètre - Feuilles plus longues que les épines stipulaires à (2)3-7(8) paires de pennes - Écorce pulvérulente rouge à vert/gris pâle - Arbre de 6-12 m :

A. seyal Del. 1813 - « sourour » des Ouolofs, « sadra bed » des Maures

var. *seyal* Oliv. 1871

(= *Acacia stenocarpa* Hochst. ex A. Rich. 1847 - *A. flava* (Forssk.) Schweinf. var. *seyal* (Del.) Rob. 1948)

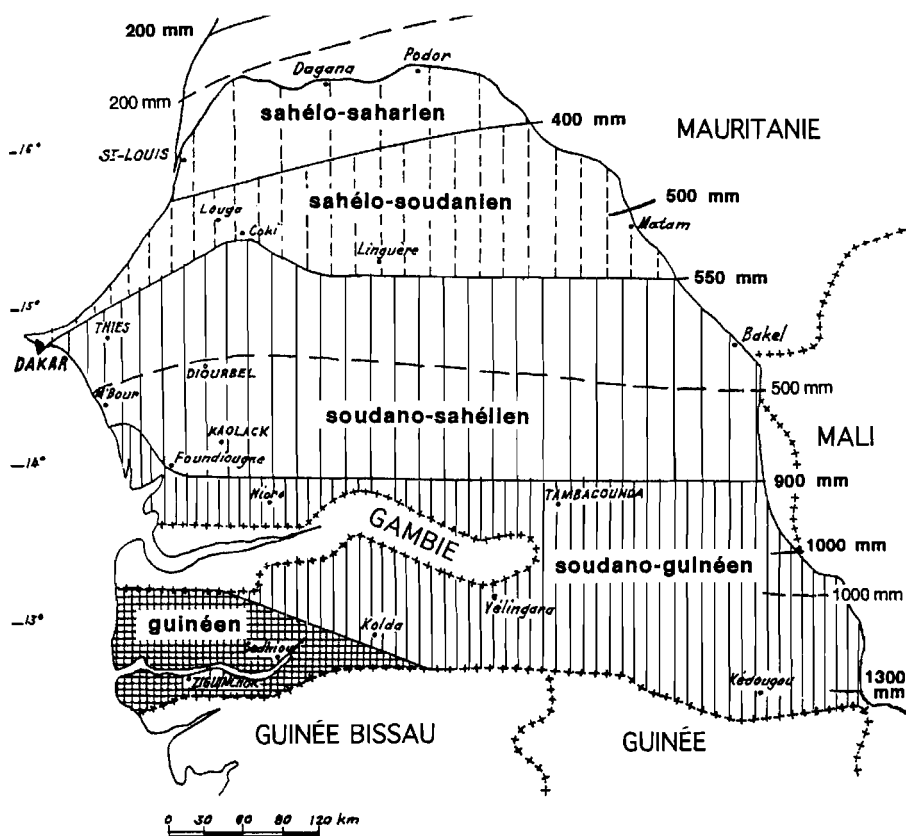
– Gousses brun rougeâtre, atteignant au plus 0,5 cm de large - Glomérules (fleurs jaune vif) de 8-10 mm de diamètre - Feuilles plus courtes que les épines stipulaires à 1-2 (3) paires de pennes - Écorce brunâtre, à verdâtre brillante, non poudreuse, pouvant se peler - Arbuste de 1 à 6 m :

A. ehrenbergiana Hayne 1827 - « tamat » des Maures

(= *Acacia ehrenbergii* Nees 1828 - *A. flava* (Forssk.) Schweinf. 1896 - *A. seyal* sensu A. Chev. 1934 non Del. - *A. flava* var. *ehrenbergiana* (Hayne) Rob. 1948)

Répartition géographique et écologie

Dans ce paragraphe, nous nous référerons aux zones écoclimatiques distinguées par Trochain (1940) et Giffard (1974). La carte 1 est issue, après modifications, de l'ouvrage de Giffard. Les limites des domaines et secteurs écoclimatiques sont établies selon les moyennes pluviométriques 1931-1960 (traits continus). Sont par ailleurs indiqués les glissements méridionaux de ces mêmes domaines ou secteurs compte tenu des données plus récentes 1971-1980 (traits discontinus).



Carte 1 - Zones écoclimatiques au Sénégal et glissement méridional des isohyètes (d'après Trochain, 1940 et Giffard, 1974) - traits continus : données pluviométriques 1931-1960 - traits discontinus : données pluviométriques 1971-1980.

Les différentes zones sont ainsi caractérisées pluviométriquement :

Domaine sahélien : 200 - 250 / 550 - 600 mm

– secteur sahélo-saharien : 200 - 250 / 350 - 400 mm

– secteur sahélo-soudanien : 350 - 400 / 550 - 600 mm

Domaine soudanien : 550 - 600 / 1 250 - 1 350 mm

– secteur soudano-sahélien : 550 - 600 / 900 - 1 000 mm

– secteur soudano-guinéen : 900 - 1 000 / 1 250 - 1 350 mm

Domaine guinéen : > 1 250 - 1 350 mm

Faidherbia albida

F. albida a une large répartition en Afrique (cf. cartes dressées par Ross, 1966, Vassal *et al.*, 1977, Brenan, 1983, CTFT, 1988). Les races A et B sont présentes en mélange au Sénégal. Possible dans les trois domaines écoclimatiques, cette espèce a son optimum écologique entre 500 et 800 mm, c'est-à-dire essentiellement dans le secteur soudano-sahélien où elle affectionne les sols sableux. Plus au nord (jusqu'au fleuve et au delà) elle supporte bien les longues saisons sèches et se développe sur des sols sablo-argileux profonds alluvionnaires grâce à un système racinaire mixte atteignant la nappe phréatique. On peut éventuellement l'observer à travers le Sahara dans les oueds du Hoggar ou du Tassili N° Ajjer.

Acacia

Nous considérerons les espèces des deux sous-genres dans leur distribution du sud au nord du Sénégal en les situant globalement dans leurs domaines et secteurs écoclimatiques de prédilection.

Sous-genre *Aculeiferum*

L'*A. kamerunensis* n'est présent que dans le domaine guinéen où il se trouve en limite septentrionale de son aire. Il fréquente les lieux humides de Casamance, notamment les bosquets de Palmiers à huile des rizières. Cette espèce sarmenteuse du « groupe *pennata* » affectionne les bas-fonds et zones inondées. Elle s'étend plus au sud vers la Guinée Bissau, la Sierra Leone, le Libéria, la Côte d'Ivoire, le Togo, le Nigéria et le Cameroun (Vassal *et al.*, 1977).

Le secteur soudano-guinéen sénégalais est propice au développement de l'espèce *A. dudgeoni*, plus particulièrement près de

Kédougou et dans la réserve du Niokolo-Koba. Cette espèce se trouve ici à sa limite occidentale qui passe entre Dalafi et Tambacounda (Nongonierma, 1977). Elle mord partiellement sur le secteur soudano-sahélien (isohyète 800 mm). On l'observe plus au sud jusqu'au nord de la Côte d'Ivoire, du Ghana, du Togo et du Bénin.

L'espèce *A. macrostachya* est relativement tolérante sur le plan pluviométrie puisqu'on la rencontre dans la « fourchette » 500-1600 mm. Elle est surtout présente dans les savanes et fourrés du domaine soudanien où elle fréquente les cuirasses ferrugineuses, les éboulis latéritiques et versants érodés (en association fréquente avec *Combretum micranthum*).

A. polyacantha subsp. *campylacantha* s'observe dans des limites écoclimatiques assez voisines de celles d'*A. macrostachya*, c'est-à-dire principalement dans le domaine soudanien. Cet acacia colonise les sols frais, humides et riches, parfois lourds. Fréquent sur argiles alluviales, il manifeste une préférence pour les nappes phréatiques élevées. C'est un taxon à large répartition, présent de Dakar à l'Éthiopie. Au sud du Sénégal, Trochain (1940) note sa présence possible dans les galeries forestières du domaine guinéen.

A. ataxacantha est surtout présent dans les secteurs soudano-sahélien et sahélo-soudanien. Au sud, il s'associe aux savanes sur cuirasses latéritiques qu'il tend souvent à envahir après défrichements. Il forme souvent des fourrés avec *Combretum micranthum*. On l'observe aussi dans des galeries forestières. Son extension sahélienne est vaste, allant de Dakar jusqu'à l'Afrique orientale.

Le gommier *A. senegal* (var. *senegal*) a la distribution la plus septentrionale parmi les espèces du sous-genre *Aculeiferum*. Il a une préférence pour des pluviométries moyennes comprises entre 200 et 600 mm c'est-à-dire pour le domaine sahélien (secteurs sahélo-saharien et sahélo-soudanien). Il affectionne particulièrement les sols sableux profonds (dunes fossiles, sols bruns rouges subarides, sols ferrugineux tropicaux) mais s'observe aussi sur sols limoneux, bruns argileux sous de plus fortes pluviométries (jusqu'à 800 mm - secteur soudano-sahélien). Ses peuplements dépassent le fleuve Sénégal au nord. Sa limite ouest se situe à une centaine de kilomètres de la côte (nord-est de Tivaouane). Son aire transsahélienne s'étend jusqu'à l'Afrique orientale (Brenan, 1983).

Sous-genre *Acacia*

L'*A. sieberana* a l'extension la plus méridionale au sein de ce sous-genre. On l'observe dans les domaines sahélien et soudanien, souvent sur sols lourds et frais, dans des bas-fonds, mais aussi parfois sur sols sableux. Nongonierma (1977) signale la variété *sieberana* du sud-mauritanien et du Sénégal jusqu'en Afrique orientale alors que la variété *villosa* est plutôt de tempérament soudanien et se présente souvent isolément dans les savanes boisées jusqu'aux zones préforestières.

A. nilotica subsp. *tomentosa* affectionne les terres argileuses et fraîches des bords de cours d'eau et de marécages. Cette sous-espèce colonise particulièrement les zones soumises aux inondations (submergées 3 à 4 mois) dans un couloir géographique situé de part et d'autre du fleuve Sénégal jusqu'aux galeries forestières inondées entre Goudiry et Bakel.

A. nilotica subsp. *adstringens* a une aire nettement plus vaste allant du secteur sahélo-saharien au secteur soudano-guinéen. Ce taxon ne présente pas la même hygrophilie que la sous-espèce *tomentosa*. On peut l'observer sur les ergs morts septentrionaux, les latérites, dans les champs de mil abandonnés mais aussi dans les dépressions. Plus au sud, il colonise souvent des sols argileux.

A. seyal var. *seyal* a une aire d'influence allant du secteur sahélo-saharien au secteur soudano-sahélien, c'est-à-dire dans une zone où la pluviométrie varie de 200 à 1 000 mm environ (Vassal *et al.*, 1977). L'espèce prospère essentiellement sur des sols argileux mais s'observe sur des sols pierreux, dans des zones de cultures abandonnées voire en bas de pentes, près des mares et au bord des marigots. C'est l'arbre caractéristique des régions semi-arides marquant de sa présence les paysages sahéliens du Sénégal à la Somalie.

A. ehrenbergiana, parfois confondu avec *A. seyal*, a un tempérament écologique beaucoup plus xérophile. Son optimum pluviométrique se situe autour de 300-400 mm dans le secteur sahélo-saharien (vallées sèches et talus). L'espèce supporte 50/100 mm de pluie sur sols sableux. Elle est ainsi signalée dans différents secteurs à travers tout le Sahara (Celles et Manière, 1980). Elle est présente dans le sud marocain. Au Sénégal, elle se cantonne dans l'extrême nord, aux alentours du fleuve Sénégal.

A. tortilis subsp. *raddiana* est un taxon marquant des paysages dans le domaine sahélien où il forme parfois des peuplements purs. On l'observe sur différents types de sols : rocailleux, sableux (ergs morts), latéritiques, voire sablo-limoneux et affectionne aussi les points d'eaux temporaires ou permanents ainsi que les abords des puits. Il est présent du Sénégal à l'Afrique orientale et à l'Arabie méridionale. Très xérophile, cet acacia abonde notamment en Mauritanie et se retrouve en abondance au nord du Sahara. Il supporte en effet des pluviométries de l'ordre de 50 mm et résiste bien aux importantes différences de températures ³.

Principales utilisations

L'organisation, par l'Orstom et l'Isra, d'une réunion sur « l'acacia au Sénégal » témoigne de l'importance accordée à ce genre de Légumineuses pour la valorisation économique du pays.

Les acacias, en particulier sahéliens, sont, depuis la nuit des temps, diversement exploités par les populations des différentes ethnies. D'une façon générale, ils constituent tous plus ou moins une source traditionnelle de bois d'œuvre ou de feu ainsi que de fourrage aérien. Certains sont plus connus pour leur production de tanins, de gomme arabique, leurs usages en médecine traditionnelle ou pour leur aptitude à enrichir les sols en azote grâce aux symbioses bactériennes. Nous signalerons ici les principaux usages des espèces autochtones.

Bois d'œuvre

Le bois de *Faidherbia albida* est jaune clair et relativement facile à travailler notamment pour la fabrication d'ustensiles de cuisine. Il n'est pas très durable.

Le Nebneb (*A. nilotica* subsp. *adstringens*) et le Gonakié (*A. nilotica* subsp. *tomentosa*) sont connus pour leur bois très dur (cœur), souvent difficile à travailler, de couleur brun rougeâtre, parfois veiné. Les utilisations sont nombreuses : outils divers, ustensiles de

³ L'arbre fameux dit « du Ténééré » (Niger) était un *Acacia* subsp. *raddiana*.

cuisine, construction, batellerie, charronnage. Le bois de Gonakié est particulièrement durable. Il résiste bien à l'eau et aux termites.

Le bois d'*A. sieberana* sert à la fabrication de divers ustensiles. Il a l'inconvénient d'être facilement attaqué par les insectes. Celui d'*A. senegal*, assez dur, est susceptible d'être utilisé en ébénisterie. *A. polyacantha* subsp. *campylacantha* présente un bois coloré (rosé à rouge brun, veiné de noir), durable, facile à polir, que l'on exploite pour la réalisation d'outils agricoles, piquets, etc.

Charbon de bois

Le bois d'*A. nilotica* fournit un charbon de bois de très bonne qualité. Pour ce type d'utilisation signalons, entre autres, les espèces *polyacantha* (subsp. *campylacantha*), *tortilis* (subsp. *raddiana*) et *senegal*.

Fourrage aérien

On connaît le rôle éminent joué sur ce plan par l'espèce *Faidherbia albida*. Sa phénologie foliaire inversée assure au bétail un apport fourrager considérable et de grande qualité nutritive en saison sèche. Les gousses, très riches en protéines et glucides (moyenne annuelle de 120 à 140 kg par arbre mesurée à Bambey), ont une valeur nutritive double de celle d'une bonne herbe de savane. Notons aussi que *A. nilotica* est un excellent fourrager qui augmenterait notablement la production de lait. Un arbre de la sous-espèce *tomentosa* peut produire autour de 80 kg de gousses par an. Par ailleurs on a montré que 6 kg environ d'écorce d'*A. seyal* pourraient suffire comme alimentation d'une vache produisant autour de 5 l de lait.

Tanins

Parmi les espèces riches en tanins (écorces, gousses), nous retiendrons notamment *Faidherbia albida*, *A. nilotica*⁴, *A. polyacantha* (subsp. *campylacantha*), et *A. tortilis* (subsp. *raddiana*). On utilise particuliè-

⁴ Liste à laquelle il conviendrait d'ajouter l'espèce non autochtone *A. farnesiana*.

rement les tanins d'*Acacia nilotica* subsp. *tomentosa* extraits des gousses vertes ou des écorces qui en contiennent respectivement 30-32 % et 20 % environ. Les gousses de la sous-espèce *adstringens* sont légèrement moins riches en tanin. Notons que les copeaux de bois de cœur d'*A. polyacantha* subsp. *campylacantha* donnent une sorte de cachou employé pour la teinture et le tannage.

Gomme arabique

(voir ce volume les articles de J.-C. Fenyo et M. Dione – J. Vassal)

Plusieurs espèces d'*Acacia* exsudent de la gomme en saison sèche, suite à des blessures naturelles ou artificielles. Cet hydrocolloïde polysaccharidique est très recherché dans différents domaines industriels (confiserie, pharmacie, alimentation diététique, ingrédients alimentaires, colles, *etc.*) en raison de ses propriétés émulsifiantes, stabilisantes et épaississantes. Produite par différentes espèces (*A. ehrenbergiana*, *A. nilotica*, *A. seyal*, *A. sieberana*, *A. tortilis* (subsp. *raddiana*), *A. polyacantha* subsp. *campylacantha*, *A. senegal*), la gomme arabique est, depuis les temps les plus reculés, exploitée par l'homme à travers le Sahel, notamment comme ingrédient alimentaire, anti-inflammatoire, diurétique, pour l'impression et l'apprêt des étoffes. La meilleure gomme est dure, claire, très hydrosoluble, de faible viscosité et à pouvoir rotatoire négatif. A cet égard l'exsudat d'*A. senegal* présente les meilleures caractéristiques (viscosité moyenne de 16 ml/g - rotation spécifique voisine de -30°) d'où les différents travaux pluridisciplinaires engagés sur cette espèce (voir notamment Vassal *et al.* 1992) et les essais de plantations expérimentales et industrielles entrepris à travers le Sahel, notamment au Sénégal, en vue d'optimiser et rationaliser la production. La production sénégalaise s'est ralentie (autour de 30 000 tonnes à la fin des années 80) du fait des aléas climatiques mais pourrait retrouver un plus haut niveau, compte tenu de l'avancée des connaissances, si les choix de politique agricole étaient assortis de moyens suffisants et d'une volonté de persévérance dans le contexte climatique incertain du Sahel. Un effort particulier de promotion de certaines espèces gommières autres que *A. senegal* serait utile (Vassal et Dione, 1993). Il pourrait concerner notamment les *A. polyacantha* subsp. *campylacantha*, *A. sieberana*, *A. seyal* (gomme « Tâh » du Soudan) et *A. ehrenbergiana*.

Phytothérapie

Les gommés sont souvent utilisées contre la dysenterie ou les ulcérations. Celles d'*A. seyal* auraient des vertus aphrodisiaques. On emploie certaines gousses pour stopper les saignements, favoriser les cicatrises des ulcères ou calmer la toux (*A. nilotica*). Les écorces de *Faidherbia albida* sont désinfectantes (décoctions), fébrifuges et antitussives (infusions); mâchées, elles sont antidontalgiques (comme les racines d'*A. nilotica* subsp. *adstringens*). Celles d'*A. senegal* et d'*A. polyacantha* subsp. *campylacantha* soignent les ulcérations de l'estomac, les œdèmes et la dysenterie. Elles sont aussi vermifuges et guérissent les maladies de peau (*A. tortilis* subsp. *rad-diana*). Les feuilles ont des vertus anti-inflammatoires et pectorales (*A. ataxacantha*). Celles de *A. macrostachya*, consommées en quantité suffisante, stoppent la propagation des venins de serpents. D'autres ont des vertus fébrifuges, anti-dermatoses (*A. kamerunensis*) ou permettent de lutter contre les inflammations oculaires (*A. nilotica* subsp. *tomentosa*). Les extraits de racines d'*A. polyacantha* subsp. *campylacantha* sont reconstituants et antisiphilitiques. Les décoctions de racines de *Faidherbia albida* sont antivomitives. Les macérats racinaires d'*A. ataxacantha* sont utilisés pour lutter contre les parasitoses intestinales et pour cicatriser les plaies.

Utilisations diverses

Les tiges des espèces sarmenteuses servent à faire des liens ou des cordages (*A. ataxacantha*, *A. kamerunensis*). On tresse également des cordes avec les racines d'*A. senegal*. Les feuilles et les écorces d'*A. kamerunensis* servent comme toxique de pêche.

Amélioration et stabilisation du sol

Grâce à leurs associations symbiotiques les acacias *sensu lato* sont susceptibles d'assimiler l'azote atmosphérique et de le restituer au milieu d'où l'amélioration sensible des sols depuis longtemps constatée et exploitée (voir ce volume). Cette aptitude est particulièrement connue chez *Faidherbia albida*, dont l'importante couronne enrichit par ailleurs le sol grâce à l'apport d'une volumineuse litière. L'association de cet arbre à différentes cultures traditionnelles (Mil, Arachide...) assure des rendements remar-

quables. Notons que cette espèce, comme la plupart des acacias, joue un rôle écologique complémentaire en favorisant la fixation du sol grâce à un système racinaire mixte très développé. Cette double aptitude à fixer et améliorer les sols place les acacias au premier rang dans toute politique de restauration de milieux arides dégradés tels que les milieux sahéliens.

Conclusion

Bien qu'en nombre restreint au Sénégal, les espèces d'acacias (*sensu lato*) constituent généralement des éléments marquants des paysages de ce pays, que ce soit dans les milieux préforestiers, les savanes ou les steppes. Certaines d'entre elles comme *Faidherbia albida*, *Acacia senegal*, *A. seyal* ou *A. nilotica* jouent à divers titres un rôle déterminant dans les équilibres écologique et économique du pays en favorisant l'activité agricole (par la fixation et la restauration des sols) et en garantissant les ressources essentielles (bois d'œuvre ou de feu, fourrage) ou complémentaires (utiles en tant que monnaie d'échange comme la gomme arabique). Un tel équilibre est nécessairement fragile du fait d'une emprise humaine souvent très forte, mal contrôlée (surcharge pastorale, surexploitation des ligneux producteurs de gomme ou de bois) et aggravée du fait d'un assèchement climatique latent depuis près de 30 ans. Des actions appropriées ont été entreprises par les organismes en charge des régions les plus fragilisées dans le tiers septentrional du pays : elles se sont traduites par des aménagements sylvo-pastoraux (comme le projet sénégal-allemand) ou des plantations villageoises (du type Probovil), projets réalistes impliquant notamment des espèces d'acacias. La plantation expérimentale de gommiers mise en œuvre à la station de recherches forestières de M'Biddi (ISRA) a ouvert de nouvelles perspectives d'exploitation rationnelle du gommier *Acacia senegal* (ce volume).

Ce colloque axé sur « l'Acacia au Sénégal » arrive à point nommé pour fédérer les efforts de recherche en vue de mieux appréhender la biologie de l'arbre *in situ* (interactions avec les organismes associés, stress lié à la sécheresse, aux saignées, *etc.*), l'évolution de leurs peuplements, leur reproduction ainsi que leurs potentialités génétiques en vue de l'amélioration des espèces. Il traduit une avan-

cée prometteuse des connaissances sur la biologie et l'écologie des acacias qui laisse bien augurer de la place que ceux-ci peuvent occuper dans une large perspective d'amélioration du potentiel économique au Sénégal.

J. Vassal
Botaniste-écologue

Bibliographie

- AUBREVILLE (A.), 1950 - Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F., Cameroun, A.E.F. *Soc. Ed. Géogr. Mar. Et Col.*, 523 pp.
- BENTHAM (G.), 1842 - Revision of the suborder Mimoseae. *London J. Bot.* 1 : 318 - 528
- BENTHAM (G.), 1875 - Revision of the suborder Mimoseae. *Trans. Linn. Soc. London* 30 : 335 - 668
- BERHAUT (J.), 1975 - Flore illustrée du Sénégal, IV. Mimosées. Ministère du Développement rural, Sénégal : 439 - 591
- BRAIN (P.), 1987 - Immunology and phylogeny : a preliminary study of *Acacia*. *S. Afr. J. Bot.* 83 : 422-427
- BRENAN (J.P.M.), 1959 - Leguminosae - subfamily Mimosoideae. In *Flora of Tropical East Africa*, London, 173 pp.
- BRENAN (J.P.M.), 1983 - *Manuel sur la taxonomie des espèces d'acacias*. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, Rome, 53 pp.
- BRENAN (J.P.M.), EXELL (A.), 1957 - *Acacia pennata* and its relatives in tropical Africa. *Bot. Soc. Brot.* 31 : 99 - 140
- CELLES (J.C.), MANIERE (R.), 1980 - Remarques sur la distribution en Afrique nord-occidentale d'*Acacia seyal* Delile et d'*Acacia ehrenbergiana* Hayne. *Candollea* 35 : 183 - 200
- CHEVALIER (A.), 1934 - Nouvelles observations sur quelques Acacias de l'Afrique occidentale. *Rev. Bot. Appl.* 14 : 875 - 884
- CTFT/CIRAD, 1988 - *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (synonyme *Acacia albida* Del.). Monographie. Publ. Centre Technique Forestier Tropical, 72 p.
- DREYFUS (B.L.), DOMMERGUES (Y.R.), 1981 - Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Appl. and Environ. Microbiol.* 41 : 97 - 99
- EVANS (C.E.), QURESHI (M.Y.), BELL (E.A.), 1977 - Free amino-acids in the seeds of *Acacia* species. *Phytochem.* 16 : 565 - 570
- FAHN (A.), WERKER (E.), BAAS (P.), 1986 - Wood Anatomy and Identification of Trees and Shrubs from Israël

- and Adjacent Regions. The Israël Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, 221 p.
- FREUDENBERGER (M.), 1988 - Contradictions of gum arabic afforestation projects : observations from the Linguere Department of northern Senegal. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 16 : 87 - 122
- GIFFARD (P.L.), 1974 - *L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche*. Centre Technique Forestier Tropical, 431 pp.
- GROSSO (B.), SAINT-MARTIN (M.), VASSAL (J.), 1994 - Stomatal types of the genus *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae). An appraisal of diversity and taxonomic interest. *Bot. J. Linn. Soc. London* 116 : 325 - 341
- GUINET (P.), 1969 - *Les Mimosacées. Étude de palynologie fondamentale : corrélations, évolution*. Institut Français de Pondichéry. Travaux de la section scientifique et technique 9 : 1 - 293
- GUINET (P.), 1981 - Mimosoideae : the characters of their pollen grains. *Advances in Legume Systematics* 2 : 835 - 855
- JOLY (H.I.), 1991 - *Acacia albida* ou *Faidherbia albida*? Taxonomie : potentialités de l'électrophorèse isoenzymatique. *Bois et Forêts des Tropiques* 230 : 33 - 37
- LAJUDIE (P. DE), NEYRA (M.), DUPUY (N.), ALAZARD (D.), GILLIS (M.), DREYFUS (B.), 1991 - Diversité des *Rhizobium*, spécificité de nodulation et aptitude à fixer l'azote chez les Acacias sahéliens. In *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides* (Groupe d'Étude de l'Arbre éd.) : 257 - 262
- MAUMONT (S.), 1990 - *Intérêt taxonomique et phylogénique des marqueurs tégumentaires séminaux chez les Acacieae et Ingeae*. Thèse Université P. Sabatier, Toulouse, 197 pp.
- VON MAYDELLE (H.J.) VON, 1983 - *Arbres et arbustes du Sahel. Leurs caractéristiques et leurs utilisations*. Office Allemand de la Coopération Technique (GTZ), 531 pp.
- NONGONIERMA (A.), 1976 - Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. II. Caractères des inflorescences et des fleurs. *Bull. IFAN* 38 série A : 487-642
- NONGONIERMA (A.), 1977 - Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. IV. Distribution bioclimatique des différents taxa - V. Caractères biométriques des fruits. *Bull. IFAN* 39 série A : 318-339 et 695-787
- PEDLEY (L.), 1986 - Derivation and dispersal of *Acacia* (Leguminosae) with particular reference to Australia, and the recognition of *Senegalia* and *Racosperma*. *Bot. J. Linn. Soc.* 92 : 219-254
- ROSS (J.H.), 1966 - *Acacia albida* Del. in Africa. *Bol. Soc. Brot.* 40 : 187-205
- ROSS (J.H.), 1979 - *A conspectus of the African Acacia species*. Memoirs of the Botanical Survey of South Africa 44, 155 pp.
- TROCHAIN (J.L.), 1940 - *Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal*. Libr. Larose, Paris, 433 pp.
- VASSAL (J.), 1967 - La plantule d'*Acacia albida* Del. (*Faidherbia albida* (Del.) A. Chev.).

Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse
103 (3-4) : 583-589

VASSAL (J.), 1969 -
Contribution à l'étude de la
morphologie des plantules d'Acacias.
Acacias africains. *Bull. Soc. Hist. nat.*
Toulouse 105 (1-2) : 55-111

VASSAL (J.), 1971 -
Contribution à l'étude morphologique
des graines d'*Acacia*. *Bull. Soc. Hist.*
nat. Toulouse 107 (1-2) : 191-278

VASSAL (J.), 1972 -
Apport des recherches
ontogéniques et séminologiques à
l'étude morphologique, anatomique et
phylogénique du genre *Acacia*. *Bull.*
Soc. Hist. nat. Toulouse
108 (1-2) : 125-247

VASSAL (J.), 1975 -
Histologie comparée des téguments
séminaux dans quelques espèces
d'Acacias. *Boissiera* 24 : 285-297

VASSAL (J.), 1979 -
Intérêt de l'ontogénie foliaire pour la
taxonomie et la phylogénie du genre
Acacia. *Bull. Soc. Bot. France*
126 : 55-65

VASSAL (J.), 1981 -
Acacieae. In *Advances in Legume*
Systematics 1. (R.M. Polhill,
et P.H. Raven eds), : 169-171

VASSAL (J.), 1986 -
S.E.M. studies on seed coat patterns
of genus *Acacia* subgen. *Aculeiferum*
Vas. *Candollea* 41: 113-120

VASSAL (J), LESCANNE (N.), 1976 -
Cytologie et taxonomie dans le genre
Acacia. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*,
115 : 101-110

VASSAL (J.), BREMAN (J.P.M.),
ELAMIN (H.M.), LIBERATO (M.C.),
POLHILL (R.M.), ROBERTSE (P.J.),
SCHREIBER (A.), WICKENS (G.E.),
1977 -
Distribution maps of African
Acacia species : *A. seyal*, *A. albida*
and species of the *pennata* group.
Bulletin of the International Group
for the Study of Mimosoideae
5 : 31-45 (13 cartes)

VASSAL (J.), SALL (P.), DIONE (M.),
FENYO (J.C.), VANDEVELDE (M.C.),
SERVANT-DUVALLET (S.),
CHAPPUIS (A.), 1992 -
Modélisation du comportement
de populations artificielles d'Acacias
gommiers (*Acacia senegal*) dans
le Ferlo sénégalais. Compte rendu
de fin de programme MRT
(88 L 0465), 75 pp.

VASSAL (J.), DIONE (M.) 1993 -
Les acacias gommiers au
Sahel : exsudation gommrière
et production - perspectives. In
Natural resources and social
conflicts in the Sahel, 5th Sahel
Workshop, Sandbjerg, Denmark, :
180-192

WICKENS (G.E.), 1969 -
A study of *Acacia albida* Del.
(Mimosoideae). *Kew Bull.*
23 : 181-202.

Écologie des acacias

partie 1



Dynamique des interactions arbre-herbe en milieu sahélien

Influence de l'arbre sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée

Michel Grouzis,
Ecologue

Elie Akpo,
Botaniste-écologue

Introduction

Les écosystèmes sahéliens subissent une forte dégradation en raison de la péjoration des conditions climatiques et de l'anthropisation croissante (Grouzis et Albergel, 1989). Cette situation est préjudiciable aux conditions de vie des populations et à l'économie des pays sahéliens, puisque la végétation spontanée constitue la base de l'alimentation des troupeaux et que la production vivrière repose sur la culture pluviale.

Un des problèmes des plus urgents à résoudre dans les régions sahéliennes est la reconstitution des écosystèmes dégradés. Elle doit reposer sur l'association herbacées-ligneux afin de concilier les nécessités de la production herbacée (cultures, espèces pastorales) et la stabilité du milieu apportée par les ligneux en raison de leur moins grande sensibilité aux perturbations de l'environnement.

La compétition pour l'eau entre arbres (Berger *et al.*, 1996) et entre arbre et herbe a très souvent été évoquée dans les modèles de fonctionnement et d'aménagement des savanes (Walker et Noy-Meir,

1982 ; Knoop et Walker, 1985 ; Fowler, 1986 ; Walker, 1987 ; Belsky, 1990). Pourtant, de nombreux auteurs ont montré que dans les milieux semi-arides les arbres favorisent non seulement les facteurs microclimatiques (Tiedeman et Klemmedson, 1977 ; Kellman, 1979 ; Bernhard-Reversat, 1982 ; Ovalle et Avendano, 1988) mais augmentent aussi la diversité et la production de la strate herbacée (Ovalle et Avendano, 1987 ; Coughenour *et al.*, 1990 ; Vetaas, 1992). On peut donc considérer que les arbres augmentent la production des cultures et des herbages à travers les pratiques agroforestières et sylvo-pastorales (Kessler et Breman, 1991).

En Afrique, de nombreux travaux ont été conduits dans les zones sub-humides (moyennes des précipitations annuelles entre 500 et 1 500 mm) (Sanford *et al.*, 1982 ; Georgiadis, 1989 ; Belsky *et al.*, 1989 ; Weltzin et Coughenour, 1990 ; César, 1991), mais les interactions arbre-herbe ont été peu étudiées dans les zones plus arides (précipitations annuelles inférieures à 300 mm). De même, les propriétés écophysologiques des espèces autochtones utilisables dans les aménagements sont loin d'être bien cernées (Ullman, 1985 ; 1989).

L'objectif du programme de recherche « Arbre/herbe en zone sahélienne » a été d'étudier les interactions des ligneux et des herbacées afin de préciser les relations de compétition ou de complémentarité entre ces deux composantes de l'écosystème. Il s'agissait de caractériser les niches exploitées et les mécanismes mis en jeu pour l'utilisation des ressources, notamment l'eau et les éléments nutritifs. La connaissance des propriétés écophysologiques des espèces et des processus d'allocation des ressources permet de mieux définir les moyens techniques à mettre en œuvre pour régénérer des écosystèmes dégradés, l'objectif étant la recherche de la stabilité du milieu. Elle permet également de sélectionner les espèces autochtones les plus appropriées, compte tenu de leurs performances relatives à la tolérance, à la sécheresse et à l'enrichissement du sol.

Les recherches réalisées de 1988 à 1994 par le Laboratoire d'Écologie Végétale ont porté sur la région de Souilène (Ferlo, nord Sénégal, 280 mm de pluies annuelles) et sur celle de Dahra, plus au sud (450 mm de pluies annuelles). Elles s'articulent autour de deux axes : (1) la dynamique des interactions arbre/herbe, c'est-à-dire l'étude de l'influence de l'arbre sur la structure et le fonctionnement du couvert herbacé ;

(2) le fonctionnement hydrique et les réponses adaptatives des espèces ligneuses, notamment les *Acacia*, à l'aridité.

Cette partie de notre travail a eu pour but de définir l'effet de l'arbre sur la structure spatiale de la strate herbacée et de rechercher l'existence d'espèces herbacées strictement inféodées aux biotopes sous couvert. Nous avons caractérisé l'influence de l'arbre sur le niveau de production de la phytomasse épigée et hypogée, sur le déroulement des cycles de vie des espèces herbacées, sur la composition minérale de la strate herbacée et, par là, sur l'immobilisation d'éléments minéraux.

Les caractéristiques des niches écologiques sous et hors couvert (fertilité du sol, microclimat) ont été identifiées. Sur le plan de l'exploitation des ressources pastorales, l'effet de l'arbre sur la production et la qualité des herbages a été apprécié.

■ Méthodologies

L'approche repose essentiellement sur des relevés de végétation et des conditions de milieu (fertilité du sol [N, P, C], microclimat [température et humidité relative de l'air, température du sol, rayonnement global]) hors et sous couvert ligneux.

Les investigations ont été menées à l'échelle des communautés végétales (influence de l'arbre sur la composition floristique) et à l'échelle de la station écologique (influence de l'arbre sur la phénologie et la production de la strate herbacée, et sur le bilan hydrique).

■ Résultats

Influence de l'arbre sur la structure et la phénologie de la strate herbacée

L'arbre modifie la structure spécifique de la végétation en modifiant la composition floristique et en augmentant significativement la

richesse floristique (Grouzis *et al.*, 1991 ; Akpo, 1993). Les espèces caractéristiques du couvert ligneux, généralement des sciaphytes et des hygrophytes, sont dans leur grande majorité des dicotylédones (*Amaranthaceae*, *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*) ou des monocotylédones à feuilles larges (*Brachiaria*, *Panicum* [*Poaceae*], *Commelina* [*Commelinaceae*], *Stylochiton* [*Araceae*]). Les espèces caractéristiques des milieux découverts, généralement des xérophytes, appartiennent dans leur majorité à la famille des *Poaceae* à feuilles étroites plus ou moins enroulées (*Eragrostis*, *Leptothrium*, *Aristida*...).

Les cycles phénologiques des espèces caractéristiques des biotopes hors et sous couvert montrent une différence fondamentale (Akpo et Grouzis, 1993). Le cycle phénologique des espèces hors couvert est plus précoce et se caractérise par une durée plus courte (25 jours en moins). En raison de la succession de vagues de germination, cette différence est atténuée au niveau du groupement végétal. L'accomplissement normal des cycles phénologiques des ligneux et des herbacées montre qu'il n'y a apparemment pas d'interaction compétitive entre les espèces ligneuses dominantes étudiées (*Balanites*, *Acacia tortilis*) et la strate herbacée.

Sur le plan structural, il a été possible de confirmer que la végétation herbacée sahélienne est organisée en mosaïques de communautés élémentaires (Akpo, 1993 ; Akpo et Grouzis, 1995), déterminées par deux facteurs essentiels : l'éclairement déterminé par le couvert ligneux et le gradient hydrique généré par la topographie.

Influence de l'arbre sur la production et la composition minérale de la strate herbacée

La production de phytomasse épigée est 1,5 à 3 fois plus élevée sous l'ombrage qu'à l'extérieur. Pour les mêmes conditions écologiques, les productivités moyennes sont 2 à 3 fois plus élevées (Grouzis et Akpo, 1997). En atténuant les effets des déficits pluviométriques, l'ombrage accroît d'un facteur 5 l'efficacité en eau de la strate herbacée sous couvert.

Le couvert ligneux favorise aussi la phytomasse racinaire. Bien qu'une distinction entre les racines des ligneux et celles des herbacées n'ait pas été possible, on peut admettre, compte tenu du décalage important entre les deux courbes de production, que la quantité de racines des herbacées dans la phytomasse racinaire sous l'arbre est plus importante que celle observée à l'extérieur (Grouzis et Akpo, 1997). Le rapport entre la phytomasse hypogée et la phytomasse totale est plus élevé à l'extérieur, indiquant ainsi des conditions plus xériques au niveau de ce biotope.

L'enrichissement des tissus des herbacées en cations majeurs et en N et P est toujours plus important sous l'ombrage, entraînant des restitutions plus importantes (Akpo, 1993 ; Akpo *et al.*, 1995). Cela explique que les flux d'éléments minéraux entre le sol et la végétation passent essentiellement par la strate herbacée.

Influence de l'arbre sur la régénération

L'arbre améliore la régénération de certaines espèces ligneuses (Akpo et Grouzis, 1996). C'est *Acacia tortilis* qui offre le couvert le plus favorable à la régénération. Globalement, c'est *Boscia senegalensis* qui est l'espèce la plus favorisée, suivie par *Balanites aegyptiaca*, *Calotropis procera* et *Acacia tortilis*.

Influence de l'arbre sur les conditions écologiques

Les résultats ont aussi permis de montrer que les meilleures performances de la strate herbacée sous ombrage sont dues, en zone sahélienne, à des conditions écologiques plus favorables. Ainsi, le facteur de transmission du rayonnement global est de l'ordre de 20 %, tandis que la part du rayonnement photosynthétique actif qui traverse le feuillage des arbres pour atteindre la strate herbacée est de 49 %. Par rapport à l'extérieur, la température est moins élevée sous l'arbre quel que soit le moment considéré dans la journée. Au moment du maximum, un écart de 6 °C a pu être observé entre les deux biotopes (Akpo, 1993). De même, un écart de 5 °C a pu être

enregistré entre la température du sol à 10 cm de profondeur sous et hors couvert ligneux. Par ces différents effets l'arbre réduit donc les conditions d'évaporation.

L'arbre augmente la fertilité des sols. Cette fertilité est envisagée sous l'angle du bilan nutritif et de la réserve hydrique des différents biotopes. La matière organique est 2 à 5 fois plus élevée pour l'horizon de surface (0 à 10 cm) et 1,5 fois pour l'horizon plus profond (50 cm) sous l'ombrage que dans la zone découverte. La qualité de la matière organique (C/N) montre que l'humification est quasi inexistante. Les teneurs en N sont 2 fois plus élevées sous l'ombrage pour l'horizon de surface. En profondeur, cette différence ne représente plus que 4 %. Un rapport de même ordre de grandeur est observé pour P (Akpo, 1993). Sous ombrage, nous avons par ailleurs montré l'importance de l'avifaune sur les apports en N et en P (Tréca *et al.*, 1996).

Sous le couvert de l'arbre, la quantité de précipitations arrivant au sol est plus faible de 13 % par rapport à l'extérieur en raison de l'interception par le feuillage de l'arbre. Mais, du fait de l'écoulement le long du tronc, la pénétration est meilleure et ce sol reste sensiblement plus humide. Il présente par ailleurs un dessèchement ascendant. Hors couvert, la réhumectation est plus précoce ; l'assèchement se fait de manière descendante (Nizinski *et al.*, 1992).

Dans les conditions sahéliennes, l'impact positif de l'arbre sur la strate herbacée est principalement dû à l'amélioration des disponibilités en eau et à l'augmentation de la fertilité du sol.

L'amélioration des conditions hydriques sous ombrage est imputable aussi bien à la réduction de l'ETP (Schoch, 1966) qu'à une meilleure infiltration (Tiedeman et Klemeson, 1977 ; Kessler et Breman, 1991).

L'augmentation de la fertilité du sol sous couvert ligneux est largement due à la chute du feuillage des arbres (Belsky *et al.*, 1989 ; Claude *et al.*, 1991). Bernhard-Reversat et Poupon (1980) pensent cependant que l'enrichissement du sol sous ombrage serait plus dû à la décomposition de la végétation herbacée qu'à la litière des arbres, tandis que Menaut *et al.* (1985) rapportent que le *turn-over* des racines est probablement plus important que l'accumulation de la litière épigée. L'aptitude de certaines espèces,

notamment les légumineuses, à fixer l'azote atmosphérique de l'air a aussi été évoquée pour expliquer le relèvement du niveau de fertilité du sol sous ombrage (Gérakis et Tsangarakis, 1970; Shearer *et al.*, 1983). Bien que ce mécanisme soit possible, diverses raisons telles l'amélioration de la teneur en azote sous des espèces non légumineuses comme *Balanites* et *Adansonia* (Bernhard-Reversat, 1982), la limitation de la fixation de l'azote dans les conditions sahéliennes en raison du faible niveau de phosphore et des sévères conditions d'alimentation en eau (Högberg, 1986), conduisent à limiter son effet.

Conclusion

En milieu sahélien, l'arbre favorise donc les conditions édapho-climatiques de développement de la strate herbacée. Au niveau du système d'exploitation, cet effet se traduit par une amélioration des conditions d'élevage, d'une part par son action à travers la strate herbacée (production, matière azotée digestible, énergie) et d'autre part par son action propre (production de feuilles, apport de matière verte pendant 9 mois de l'année : Akpo et Grouzis, 1992).

Notons enfin que l'augmentation de la production des herbages sous le couvert ligneux peut être due à des réponses adaptatives des espèces herbacées aux conditions microclimatiques du couvert (Maranga, 1986; Weltzin et Coughenour, 1990; Grouzis *et al.*, 1993).

L'étude conduite sur l'influence de l'arbre sur le fonctionnement de la strate herbacée a montré un effet bénéfique de l'arbre en zone sahélienne. Des travaux menés actuellement en zones plus humides du Sénégal (800 à 1 200 mm de précipitations annuelles) montrent que les résultats ne sont pas généralisables. En effet, dans les zones plus méridionales, le couvert, bien que favorisant la diversité spécifique de la strate herbacée, inhibe fortement la production. Des travaux complémentaires sont en cours pour préciser les interactions arbre/herbe en fonction du facteur limitant régional.

Bibliographie

- AKPO (L. E.), 1993 - Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques, TDM, ORSTOM Paris, 174 p.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1992 - Effets de l'arbre sur la production et la qualité des pâturages sahéliens. Séminaire : Bilan sur les recherches relatives au sylvo-pastoralisme au Sahel. UNESCO/RCS — Sahel/ République d'Allemagne, Dakar, 7-12 mai 1992.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1993 - Etude comparée de la phénologie de la végétation herbacée sous et hors couvert ligneux en milieu sahélien. *Webbia*, 47 (2) : 1-15.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1995 - Structure spécifique d'une végétation sahélienne. Cas de Wiidu Thiengoli (Ferlo, Sénégal). *Bull Mus Natl Hist Nat*, 4^e sér, 17, section B, *Adansonia*, n° 1-2 : 39-52.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1996 - Influence du couvert sur la régénération de quelques espèces ligneuses sahéliennes (nord Sénégal, Afrique Occidentale). *Webbia*, 50 (2) : 247-263.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), BA (T. A.), 1995 - L'arbre et l'herbe au Sahel : effets de l'arbre sur la composition chimique des pâturages naturels du nord — Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Revue Médicale Vétérinaire*, 146 (10) : 663-670.
- BELSKY (A. J.), 1990 - Tree/grass ratios in East African savannas : a comparison of existing models. *J. Biogeo*, 17 : 483-489.
- BELSKY (A. J.), AMUNDSON (R. G.), DUXBURY (J. M.), RIHA (S. J.), ALI (A. R.), MWONGA (S. M.), 1989 - The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. Appl. Ecol.*, 26 : 1005-1024.
- BREGER (A.), GROUZIS (M.), FOURNIER (C.), 1996 - The water status of six woody species coexisting in the Sahel (Ferlo, Senegal). *J. Trop. Ecol.*, 12 : 607-627.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1982 - Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos*, 38 : 321-332.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), POUPON (H.), 1980 - Nitrogen cycling in a soil-tree system in a sahelian savanna, example of *Acacia senegal*. In Nitrogen cycling in West African ecosystem. T Rooswal ed. SCOPE/UNEP, RSAS, Stockholm, 363-369.
- CESAR (J.), 1991 - Les facteurs de production herbacée des savanes humides d'Afrique tropicale. IV^e Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, 4 p.
- CLAUDE (J.), GROUZIS (M.), MILLEVILLE (P.), 1991 - Un espace sahélien : la Mare d'Oursi. Burkina Faso, ORSTOM ed. Paris, 241 p.
- COUGHENOUR (M. B.), DELTING (J. K.), BAMBERS (I. E.), MUGAMBI (M. M.), 1990 - Production an nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia*, 83 : 546-552.

- FOWLER (N.), 1986 -
The role of competition in plant communities in arid and semi-arid regions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17 : 89-110.
- GEORGIADIS (N. J.), 1989 -
Microhabitat variation in an African savanna : effects of woody cover and herbivores in Kenya. *J. Trop. Ecol.*, 5 : 93-108.
- GERAKIS (P. A.),
TSANGARAKIS (C. E.), 1970 -
The influence of *Acacia senegal* on fertility of sand sheet ("Goz") soil in the central Sudan. *Plant Soil*, 33 : 81-86.
- GROUZIS (M.), AKPO (L. E.), 1997 -
Influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *J. Arid. Environ.*, 35 : 285-296.
- GROUZIS (M.), ALBERGEL (J.), 1989 -
Du risque climatique à la contrainte écologique : incidence de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso. *In Le risque en agriculture*, M. Eldin, P. Milleville édés, Orstom Paris, Coll. À travers Champs, 243-254.
- Grouzis (M.), Nizinski (J.), Akpo (L. E.), 1991 -
L'arbre et l'herbe au Sahel. Influence de l'arbre sur la structure spécifique et la production de la strate herbacée, et sur la régénération des espèces ligneuses. IVe Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, 22-26 avril, 207-210.
- Grouzis (M.), Nizinski (J.), Fournier (C.), 1993 -
L'arbre et l'herbe au Sahel. Physiologie des arbres et arbustes des zones arides et semi-arides. Interactions entre arbre et herbe au Sahel. Effets sur la composition floristique et sur l'efficience de l'utilisation de l'eau *In Groupe d'Etude de l'Arbre*, A Riedacker, E Dreiser, C Pafadman, H Joly, G Bory eds., Paris France, 131-144.
- HOGBERG (P.), 1986 -
Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa : a review. *J. Trop. Ecol.*, 2 : 359-372.
- KELLMAN (M.), 1979 -
Soil enrichment by neo-tropical savanna trees. *J. Ecol.*, 67 : 565-577.
- KESSLER (J. J.), BREMAN (H.), 1991 -
The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agroforestry Systems*, 13 : 41-62.
- KNOOP (W. T.), WALKER (B. H.), 1985 -
Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *J. Ecol.*, 73 : 235-253.
- MARANGA (E. K.), 1986 -
An ecological perspective of the phytosociology of woody *Acacia* / herbaceous understory complex. *In Proceedings Conf Agr Research Center*, Egerton College, Njiro, Kenya, RM Hansem, BM Woie, RD Child eds, 243-252.
- MENAUT (J. C.), BARBAULT (R.), LAVELLE (P.), LEPAGE (M.), 1985 -
African savannas : biological systems of humification and mineralisation. *In Ecology and management of the worlds savanna*, JC Tothill, JC Mott eds., Aust Acad Sci Cambera, 14-32.
- Nizinski (J.), Morand (D.), Fournier (C.), 1992 -
Le rôle du couvert ligneux sur le bilan hydrique d'une steppe (nord du Sénégal). *Cahiers ORSTOM, sér Pédol. vol. XXVII (2) : 225-236.*

- OVALLE (C.), AVENDANO (J.), 1987 - Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. In Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 8 (4) : 385-404.
- OVALLE (C.), AVENDANO (J.), 1988 - Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. 2. Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 9 (2) : 113-134.
- SANFORD (W. W.), USMAN (S.), OBOT (E. O.), ISICHEI (A. O.), WARI (M.), 1982 - Relationship of woody plants to herbaceous production in Nigerian savanna. *Trop. Agric.*, 59 (4) : 315-318.
- SCHOCH (P. G.), 1966 - Influence sur l'évaporation potentielle d'une strate arborée au Sénégal et conséquences agronomiques. *Agronomie tropicale*, 11 : 1283-1290.
- SHEARER (G.), KOHL (D. H.), VIRGINIA (R. A.), BRYAN (B. A.), SKEETENS (J. L.), NILSEN (E. T.), SHARIFI (M. R.), RUNDEL (P. W.), 1983 - Estimantes of N_2 — fixation from variations in the natural abundance of ^{15}N in Sonoran desert ecosystems. *Oecologia*, 56 : 365-373.
- TIEDEMAN (A. R.), KLEMMEDSON (J. O.), 1977 - Effect of Mesquite trees on vegetation and soils in the desert grassland. *J. Range. Manag.*, 30 : 361-367.
- TRECA (B.), TAMBA (S.), AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1996 - Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du nord Sénégal. *Rev. Ecol., (Terre Vie)* 51 : 259-373.
- ULLMAN (I.), 1985 - Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of sahelian and saharian Acacias in the dry season. *Flora*, 176 : 383-409.
- ULLMAN (I.), 1989 - Stomatal conductance and transpiration of *Acacia* under field conditions : similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees*, 3 : 45-56.
- VETAAS (O. R.), 1992 - Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *J. Veget. Sci.*, 3 : 337-344.
- WALKER (B. H.), 1987 - Determinants of tropical savannas. IBUS Monograph series n° 3, IRL Press, Oxford, 155 p.
- WALKER (B. H.), NOY-MEIR (I.), 1982 - Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In Ecology of tropical savannas, B H Walker eds., Berlin, 556-590.
- WELTZIN (J. F.), COUGHENOU (M. B.), 1990 - Savanna tree influence on understory vegetation Oand soil nutrients in northwestern Kenya. *J. Veget. Sci.*, 1 : 325-334.

Fonctionnement hydrique et réponses des ligneux sahéliens à l'aridité

Michel Grouzis,
Ecologue

Macoumba Diouf,
Ecophysiologiste

Alain Rocheteau,
Métérologue/Électronicien

André Berger,
Ecophysiologiste

Introduction

L'utilisation des espèces autochtones dans les opérations de réhabilitation nécessite une bonne connaissance de leurs réponses adaptatives aux contraintes du milieu. La dynamique de la végétation ligneuse en milieu sahélien (Poupon et Bille, 1974; Piot et Diaïté, 1983; Grouzis *et al.*, 1996) laisse supposer que les différents taxons présentent d'importantes différences dans leurs réponses aux contraintes écologiques. Contrairement aux milieux savanicoles d'Afrique du Sud (Bate *et al.*, 1982) et d'Amérique du Sud (Goldstein et Sarmiento, 1987; Sobrado, 1986; Borchet 1994), les connaissances sur le fonctionnement hydrique des espèces sahéliennes sont relativement peu développées (Ullman, 1985 ; 1989; Eyog Matig et Dreyer, 1991). Nous avons cherché à caractériser le régime hydrique de différents taxons, notamment les *Acacia* qui sont les espèces dominantes des formations sahéliennes, l'équilibre sol/plante et l'action des facteurs microclimatiques et internes de la plante sur le fonctionnement stomatique.

Matériels et méthodes

Six espèces ont été étudiées dans le site de Souilène (16° 21' N - 15° 26' W). Le choix de ces espèces a été déterminé par la dynamique de leur population (Lawesson, 1990). Deux espèces (*Combretum glutinosum* et *Acacia senegal*) sont en régression, deux espèces (*Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*) sont en extension et deux espèces (*Acacia tortilis* et *Ziziphus mauritiana*) sont relativement stables. Cet ensemble permet de réunir le type biologique à feuillage persistant (*Boscia*, *Balanites*, *Combretum*) et le type à feuillage caduc (*Acacia tortilis*, *A. senegal* et *Ziziphus*). La variabilité du comportement en fonction du gradient climatique a été suivie pour *A. tortilis* sur les zones de Dahra (15° 21' N - 15° 26' W) et de Souilène.

L'humidité du sol a été évaluée par la méthode neutronique (Sonde SOLO 25) et son potentiel hydrique mesuré à l'aide d'un psychromètre PCT-50-30-SF.

Des mesures instantanées et des observations en continu ont permis de caractériser les paramètres hydriques de la plante. Les méthodes instantanées autorisent des mesures ponctuelles de l'état d'hydratation de la plante, à l'échelle horaire. Elles portent sur le potentiel hydrique foliaire (chambre à pression PMS 1001) et la conductance stomatique (poromètre à diffusion LICOR-1600). Les paramètres microclimatiques ont été enregistrés à l'aide d'une chaîne d'acquisition automatisée (Rocheteau, 1994).

Résultats et discussion

Régime hydrique en milieu naturel

Syndrome du fonctionnement hydrique : relation avec la phénologie et la situation phytogéographique

Les résultats relatifs aux différentes espèces sahéliennes ont été rapportés afin de situer le comportement des deux espèces d'*Acacia* : *A. senegal* et *A. tortilis*.

L'examen de l'ensemble des données concernant le régime hydrique des 6 espèces permet de dresser un syndrome de fonctionnement hydrique de chaque espèce et de les regrouper en 3 types qui correspondent à leur situation phytogéographique (Fournier, 1995 ; Berger *et al.*, 1996).

Combretum glutinosum, dont l'aire de répartition est centrée sur les zones climatiques soudano-sahélienne et nord-soudanienne, se trouve sur le site expérimental de Souilène, en limite nord et sèche de son aire de répartition. Cette espèce présente des potentiels de tension de sève, ou potentiels hydrostatiques, toujours très élevés : les plus bas voisinent -1 MPa, ce qui indique l'existence de conditions hydriques très favorables. La différence entre le potentiel de tension de sève minimal et la tension de sève de base donne l'amplitude journalière maximale de tension. Elle permet d'apprécier de manière indirecte l'intensité du flux transpiratoire (TRP) de l'individu en milieu de journée. Ce flux est toujours important et varie peu dans le temps, indiquant des niveaux de transpiration élevés en toutes saisons. Ces deux éléments permettent de faire l'hypothèse d'une conductance hydraulique du système sol-plante (K_h) élevée et relativement stable au cours du temps. En effet, le potentiel de tension de sève de la plante au cours de la journée dépend du potentiel de sève de base (T_b) et de la chute de potentiel de tension, liée à l'intensité de la transpiration. Les deux termes sont reliés par la relation

$$T_{\text{sève}} = T_b - \text{TRP} / K_h$$

dans laquelle TRP représente la transpiration et K_h la conductance hydraulique. Cette relation n'est applicable que dans le cas où K_h est constante au cours des saisons. Dans le cas de *Combretum glutinosum*, l'hypothèse d'une conductance hydraulique élevée et stable semble confortée par le fait que TRP/ K_h varie peu. Les déterminations indirectes de K_h , par la mesure de la vitesse de récupération, montrent également que K_h varie peu. On sait que cette espèce, représentée par de rares individus, est en voie de régression. Il est probable que les individus qui survivent sur le site expérimental se trouvent dans des situations exceptionnelles, très favorables au point de vue hydrique. Cependant, l'examen superficiel des lieux d'implantation des individus ne permet pas de détecter des particularités, comme par exemple un ruissellement associé à des bas-

fonds. Une étude approfondie du sol et de la répartition de l'enracinement devrait apporter des éléments de réponse.

Le deuxième groupe correspond à 2 espèces à feuillage persistant (*Balanites* et *Boscia*) dont l'aire s'étend sur des territoires plus au nord, qui couvrent la zone climatique saharo-sahélienne et même saharienne. Ces espèces sont caractérisées non seulement par des potentiels de tension de sève de saison sèche très bas (-5 à -2,5 MPa), mais surtout par des potentiels de tension de sève de saison humide qui restent bas (-3 à -2 MPa). Il faut cependant faire une distinction entre ces 2 espèces car leurs niveaux moyens de potentiel de tension de sève ainsi que la variabilité intersaisonnière sont très différents. *Boscia*, par son feuillage persistant et important, sa conductance stomatique élevée, a des niveaux de transpiration toujours très élevés, ce qui n'est pas le cas de *Balanites*.

Le troisième groupe rassemble les espèces à feuillage caduc, qui ont une aire de répartition centrée par rapport à la zone climatique du site de Souilène. Celle de *Acacia senegal* est la mieux centrée sur la zone sahéenne « *sensu stricto* » ; celle de *Acacia tortilis* est décalée sur la zone saharo-sahélienne, et celle de *Ziziphus mauritiana* sur la zone sahélo-soudanienne. Les potentiels de tension de sève atteints en saison sèche varient entre -1,6 et -2,7 MPa. Ces valeurs relativement basses entraînent une réduction de la transpiration et, par conséquent, de fortes variations saisonnières de l'intensité du flux transpiratoire. Ces variations peuvent être attribuées essentiellement à la perte du feuillage mais peut-être également à la réduction de la conductance stomatique.

Augmentation rapide du potentiel de tension de base en pleine saison sèche

Chez *Acacia senegal*, le potentiel de tension de sève subit une brusque augmentation en saison sèche (fin février-mars). Cette augmentation, de 0,6 à 1,1 MPa, ne correspond à aucun événement pluviométrique, puisque les pluies ne débiteront que plus de 3 mois après. Une variation identique, mais de moindre intensité, s'observe sur *Acacia tortilis* et sur *Ziziphus mauritiana*. Une augmentation de 0,84 MPa a aussi été observée chez *A. tortilis* à Dahra. Dans tous les cas, ce phénomène apparaît lorsque l'espèce a perdu la totalité ou

une grande partie du feuillage. Il précède de plusieurs semaines le début du débourrement des bourgeons, qui a lieu lui-même avant l'arrivée des pluies. Cette « précession foliaire » (Le Houérou, 1989) est fréquemment observée sous les tropiques (Bullock et Solis-Magallanes, 1990 ; Borchert, 1994) et son déterminisme a été abondamment discuté (Daubenmire, 1972).

Dans notre étude, une augmentation du potentiel de tension de sève, à potentiel hydrique constant, pourrait être obtenue par une diminution du potentiel osmotique de la sève brute, liée par exemple à un transfert de solutés des cellules de stockage vers le xylème. Ce dernier paramètre n'ayant pas été mesuré, il est difficile d'affirmer l'existence d'un tel processus. Cependant, il a été observé chez d'autres espèces ligneuses, dans des conditions similaires. Une étude des modifications du potentiel osmotique de la sève xylémique et de la conductance hydraulique des rameaux serait à entreprendre pour consolider cette hypothèse.

Équilibre entre potentiel de tension de sève et état hydrique du sol

Le suivi du comportement des différentes espèces en saison humide a permis de montrer nettement que l'on se trouve loin de l'équilibre thermodynamique sol-plante. La plupart des espèces ligneuses (*Acacia senegal*, *A. tortilis*, *Combretum* et *Ziziphus*) et des espèces herbacées qui colonisent le sol à cette saison, présentent des potentiels de tension très élevés (-0,05 et -0,5 MPa), indiquant par là que le potentiel hydrique du sol est voisin de 0 sur la tranche exploitée par les espèces herbacées. Les potentiels de tension les plus élevés observés en saison des pluies sont respectivement de -1,71 MPa et -3,0 MPa chez *Balanites* et *Boscia*. Il est manifeste que ces deux plantes sont loin de l'équilibre hydrique avec le sol. Un phénomène semblable a été observé par Sobrado (1986) dans les forêts tropicales sèches du Venezuela et par Kupperts *et al.* (1987) sur différentes espèces d'*Eucalyptus* en Australie. Les mécanismes physiologiques qui empêchent l'équilibre thermodynamique entre l'eau du sol et l'eau de la plante seraient dus à l'évitement de la resaturation hydrique totale et à l'existence d'une très forte résistance hydraulique dans le trajet sol/plante (Berger *et al.*, 1996). Cette dernière se situerait vraisemblablement au niveau des racines.

Modélisation du fonctionnement stomatique

Procédure de modélisation

Sur la base d'un modèle dont les composantes partielles ont été proposées par différents auteurs, nous avons essayé d'établir, à partir d'observations *in situ*, un schéma des réponses des *Acacia* aux facteurs du milieu.

La procédure de modélisation, déjà utilisée par Fournier (1995), est basée sur la méthode proposée respectivement par Jarvis (1976) et Chambers *et al.* (1985).

Les relations connues entre la conductance stomatique (G_s), le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), la température de la surface foliaire (T_f), le déficit de pression de vapeur de l'air (D) et le potentiel de tension de sève (T_s) constituent la base du modèle. En supposant que chacun de ces paramètres agit de façon indépendante sur la conductance stomatique (G_s), l'équation générale s'écrit :

$$G_s = G_{smax} * G(PAR) * G(D) * G(T_f) * G(T_s) * G(CO_2)$$

avec G_{smax} : conductance maximale mesurée, chaque G représentant une fonction partielle empirique normalisée ($0 \leq G \leq 1$) de chacune des variables : PAR, D , T_f , T_s et CO_2 .

Le déficit de pression de vapeur D a été remplacé par le gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air ($D.P.V.S.$). La fonction relative au CO_2 a été éliminée car la pression partielle de ce gaz peut être considérée comme constante au cours des saisons. L'équation devient alors :

$$G_s = G_{smax} * G(PAR) * G(D.P.V.S.) * G(T_f) * G(T_s)$$

Nous avons retenu (Fournier, 1995; Diouf, 1996) :

(1) le modèle exponentiel de Jones (1983) pour le rayonnement :

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

avec PAR : valeur mesurée du rayonnement; $K1$: constante empirique estimée à partir du rayonnement minimal permettant d'obtenir une conductance stomatique maximale.

(2) le modèle linéaire (Farquhar *et al.*, 1980) pour le déficit de pression de vapeur saturante :

$$G(D.P.V.S.) = 1 - (K2 * (D.P.V.S. - D.P.V.S_c))$$

avec $D.P.V.S_c$: valeur du gradient de pression de vapeur saturante entre l'air et la feuille déclenchant la fermeture des stomates ; $K2$: constante d'ajustement empirique.

(3) le modèle de Feng *et al.* (1990) basé sur l'équation d'Arrhénius pour la température foliaire

$$G(Tf) = [K3 * EXP(-K4/Tf)] / [1 + (K5 * EXP((K6/ Tfop) - (K6/Tf)))]$$

avec Tf : température de la feuille en ° C ; $Tfop$: température de la feuille en ° C au maximum de G_s ; $K3$, $K4$, $K5$, et $K6$: constantes empiriques des paramètres du modèle.

(4) le modèle exponentiel (Jarvis, 1976) pour le potentiel de tension de sève

$$G(Ts) = 1 - [EXP * ((T_{smax} - Ts)/K7)]$$

avec T_s : tension de sève mesurée en MPa ; T_{smax} : tension de sève maximale pour que $G_s = 0$; $K7$: constante empirique estimée à partir des données.

Détermination des paramètres du modèle

Pour caractériser la réponse de la conductance stomatique à ces différents paramètres, nous avons déterminé, pour chaque facteur, les autres étant considérés comme non limitants, l'équation de la courbe enveloppe des points expérimentaux constituant le nuage. Les points situés sous cette enveloppe ont diverses origines, qui selon Webb (1972), peuvent être dus : à l'interaction d'un autre facteur, à la variabilité biologique et/ou tout simplement aux erreurs de mesure.

Les fonctions partielles ont été appliquées aux données expérimentales couvrant toute notre période d'étude à Souilène et à Dahra.

Le domaine de valeurs (tabl. 1) couvre bien ceux communément rencontrés en zone sahélienne. Ils est suffisamment large pour permettre d'établir les ajustements entre facteurs.

Espèce	Site	Référence	Paramètres			
			PAR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	D.P.V.S. (kPa)	Tf (° C)	Ts (Mpa)
<i>Acacia senegal</i>	Souilène	Fournier (1995)	154-1870 (94)	0,4-5,7 (94)	26,5-40,1 (94)	-1,2/-3,5 (54)
<i>Acacia tortilis</i>	Souilène	Fournier (1995)	25-1940 (187)	0,1-6,1 (187)	18,9-42,9 (187)	-0,6/-3,1 (187)
<i>Acacia tortilis</i>	Dahra	Diouf (1996)	23-2190 (99)	0,91-8,3 (99)	20-43,5 (99)	-0,48/-3,9

■ Tableau 1

Domaine de variation des valeurs expérimentales utilisées pour la détermination des facteurs du modèle (PAR : Rayonnement photosynthétiquement actif; D.P.V.S. : déficit de pression de vapeur saturante; Tf : Température foliaire; Ts : potentiel de tension de sève). Les nombres d'observations figurent entre parenthèses.

A titre d'exemple, la figure 1 donne, pour *A. tortilis* dans les sites de Souilène (Fournier, 1995) et de Dahra (Diouf, 1996), les relations entre la conductance stomatique normalisée (G_s) et les différents paramètres étudiés. Les valeurs retenues des constantes sont rassemblées dans le tableau 2.

Espèce et Origine	Référence	Constantes						
		K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7
<i>A. tortilis</i> (Souilène)	Fournier (1995)	189	0,32	13,1	71,1	0,278	351,5	0,262
<i>A. tortilis</i> (Dahra)	Diouf (1996)	166	0,164	315,8	180,2	0,334	652,5	0,533

■ Tableau 2

Valeurs des constantes empiriques du modèle.

On peut noter sur la figure 1a qu'une G_s de 90 % est obtenue pour un rayonnement de l'ordre de $500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à Dahra comme à Souilène.

La figure 1b montre 3 principales phases de la réponse de la G_s en fonction de la température foliaire (Tf) :

– dans la première, la G_s augmente avec Tf et atteint un maximum à partir de 31 °C à Dahra comme à Souilène;

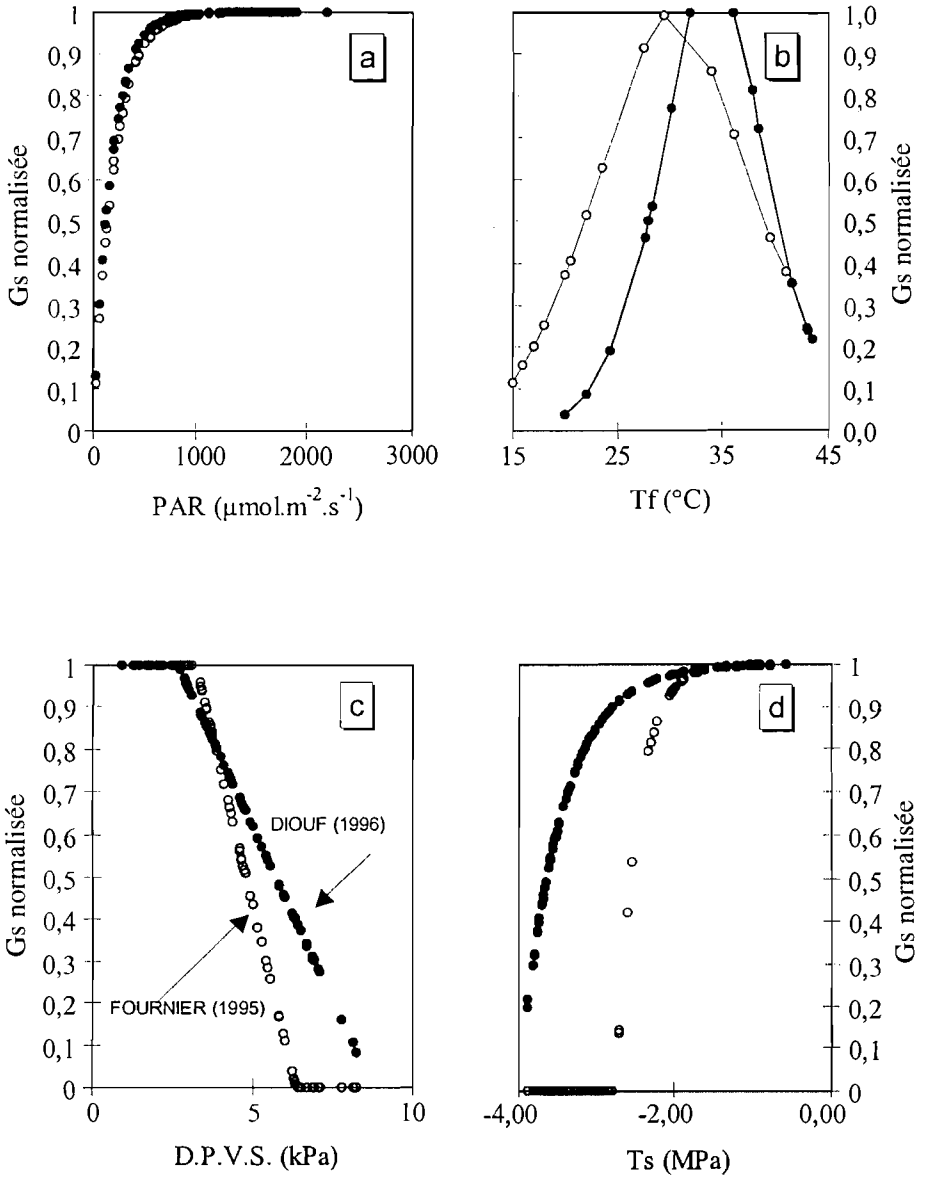


Figure 1
 Modélisation de la conductance stomatique d'*Acacia tortilis* en relation avec les variables du climat et de la plante pour deux stations sahéliennes du Sénégal : Dahra (● : Diouf, 1996) et Souilène (○ : Fournier, 1995).

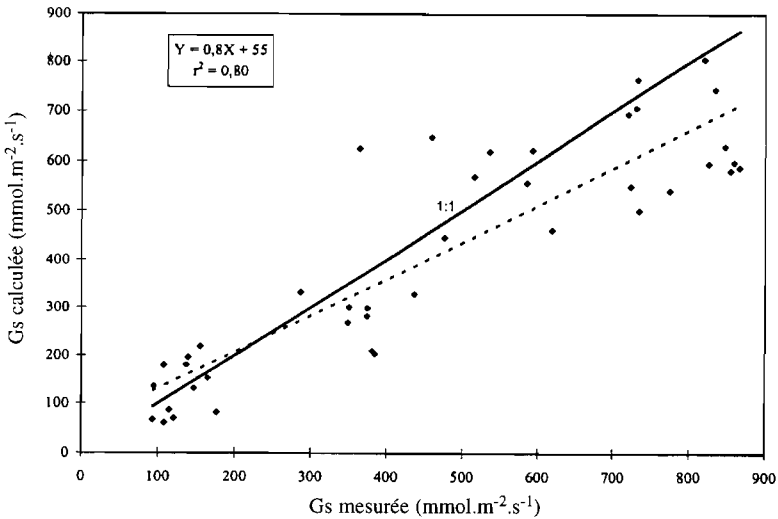


Figure 2

Relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à partir du modèle pour *Acacia tortilis* à Dahra. En trait plein, la bissectrice (1:1) et en tirets, la régression linéaire entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées par le modèle.

- dans la seconde phase, la Gs maximale présente à Dahra un plateau entre 31 et 37 °C ; à noter qu'une température foliaire optimale moyenne (Tfop) de 34 °C a été retenue dans le modèle ;
- dans une troisième phase, on assiste pour les 2 sites, à une baisse irréversible de la Gs lorsque Tf continue à augmenter.

On peut noter sur la figure 1c que la Gs maximale est obtenue pour des valeurs faibles du D.P.V.S. On remarque une baisse de la Gs à partir d'un déficit de 2,7 kPa à Dahra (même si la plante arrive à maintenir une Gs de 89 % jusqu'à une valeur du D.P.V.S. de 3,3 kPa à Dahra et de 3,2 kPa à Souilène). A partir de cette valeur, les déficits croissants engendrent une chute linéaire de Gs jusqu'à des minima atteints pour des valeurs de l'ordre de 8 kPa à Dahra et de 5 kPa à Souilène.

Enfin, il apparaît sur la figure 1d que Gs reste maximum dans la gamme de Ts de -0,5 à -1,5 MPa pour les deux sites. La diminution de la Gs s'amorce à partir d'une Ts de -1,5 MPa. Toutefois, une Gs

de 90 % est conservée jusqu'à une T_s de -2,70 MPa à Dahra et de 2,14 MPa à Souilène.

Le modèle permet de montrer que la conductance stomatique maximale est obtenue pour une action combinée des différents facteurs dans les proportions suivantes :

- rayonnement supérieur ou égal à $500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les deux sites ;
- D.P.V.S. inférieur ou égal à 2,7 kPa à Dahra et de 3,2 kPa à Souilène ;
- température foliaire comprise entre 31 et 37 °C à Dahra et de 31 °C à Souilène ;
- tension de sève supérieure ou égale à -1,5 MPa pour les deux sites.

Pour *A. senegal* à Souilène, les valeurs rapportées par Fournier (1995) sont les suivantes :

- PAR : $910 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; D.P.V.S. : 2,2 kPa ;
- T_f : 33 °C ; T_s : -1,5 MPa.

Des différences apparaissent entre les deux espèces notamment pour le PAR et le D.P.V.S.

Comparaison des valeurs calculées et des valeurs observées

La figure 2 donne, pour *A. tortilis* à Dahra, la relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à l'aide du modèle général. Cet ajustement est hautement significatif ($p = 0,001$) pour un coefficient de détermination de 0,80.

Les relations obtenues par Fournier (1995) à Souilène sont :

- pour *A. tortilis* : $G_{sc} = 1,08 (\pm 0,12) G_{sm} - 0,005$ $r^2 = 71$ % ;
- pour *A. senegal* : $G_{sc} = 0,98 (\pm 0,16) G_{sm} - 0,024$ $r^2 = 69$ %.

Pour les deux espèces, il apparaît qu'une pente voisine de 1 avec un écart-type incluant la bissectrice est obtenue.

Le modèle peut être considéré comme acceptable puisqu'il n'engendre pas des différences d'estimation importantes par rapport aux mesures *in situ* de la conductance. Les fonctions partielles choisies sont donc représentatives.

Bien que ce modèle puisse convenir pour la prédiction de la Gs et l'interprétation des mesures réalisées au champ, il faut souligner qu'il peut avoir des limites qui sont ici à l'origine de la sous-estimation. On peut distinguer principalement :

- les interactions entre les facteurs environnementaux ;
- les gammes de valeurs restreintes de certaines variables.

Des différences interspécifiques sont notables. Cependant, *A. tortilis* présente un comportement physiologique similaire pour les deux sites du Sahel sénégalais. En effet, les différences qui semblent exister dans les réponses de cette espèce entre les deux sites sont dues plus particulièrement à la différence dans les gammes des valeurs observées, notamment pour la température foliaire, qu'à de réelles différences du fonctionnement hydrique intersites. Ceci met l'accent sur la nécessité d'effectuer de nombreuses observations dans une gamme de valeurs suffisamment large pour couvrir le maximum de variabilité du paramètre observé.

Conclusion

Le suivi en conditions naturelles des variations saisonnières du potentiel de tension de sève et de la conductance stomatique, en relation avec les facteurs du milieu, a permis de caractériser le fonctionnement hydrique de quelques espèces du Sahel sénégalais. Sur le plan du régime hydrique, les *Acacia* étudiés (*A. tortilis* et *A. senegal*) se caractérisent par :

- des valeurs intermédiaires du potentiel de tension de sève atteintes au cœur de la saison sèche (-1,6 à -2,7 MPa contre 1MPa pour *Combretum glutinosum* et -5 et -2,5 MPa pour *Balanites* et *Boscia*) ;
- une forte remontée du potentiel de tension de sève en saison sèche ; ce caractère est probablement lié à la remobilisation des solutés et prépare très certainement le débourrement ;
- un relatif équilibre thermodynamique sol-plante au cours de la saison des pluies, contrairement à *Balanites* et *Boscia* ;

– une forte variation de l'intensité transpiratoire liée essentiellement à la perte du feuillage.

L'identification des relations entre la conductance stomatique et certains facteurs du milieu et de la plante a permis de modéliser le fonctionnement stomatique des *Acacia* et de préciser les valeurs seuils des différents paramètres. Des différences interspécifiques sont notables, alors que les différences intersites pour une même espèce semblent être plus liées à la gamme des valeurs observées.

Si les travaux réalisés sur le comportement des espèces ligneuses par les méthodes écophysologiques classiques ont permis d'apporter des connaissances originales sur des espèces sahéliennes jusqu'à maintenant peu connues, et de mettre en évidence certains processus (remontée de la tension de sève en pleine saison sèche, déséquilibre sol/plante chez certaines espèces pendant la période favorable), il reste néanmoins à compléter ces résultats par des données sur les consommations réelles en eau des différents taxons.

Bibliographie

BATE (G. C.), FURNISS (P. R.),
PENDLE (B. G.), 1982 -
« Water relations of southern
African savannas. » *In Ecology
of tropical savannas.* (B. J.) Huntley,
(B. H.) Walker éds. Ecological
Studies 42. Springer-Verlag,
Berlin : 336-358.

BERGER (A.), GROUZIS (M.),
FOURNIER (C.), 1996 -
The water status of six woody
species coexisting in the Sahel
(Ferlo, Senegal). *J. Trop. Ecol.*,
12: 607-627.

BORCHERT (R.), 1994 -
Water status and development
of tropical trees during
seasonal drought.
Trees, 8: 115-125.

BULLOCK (S. H.),
SOLIS-MAGALLANES (J. A.), 1990 -
Phenology of canopy trees of

a tropical deciduous forest in
Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.

CHAMBERS (J. L.), HINCKLEY (T. M.),
COX (G. S.), ASLIN (R. G.), 1985 -
Boundary-line analysis and models
of leaf conductance for four oak-
history forest species. *Forest Sci.*,
31 (2): 432-450.

DAUBENMIRE (R.), 1972 -
Phenology and other characteristics
of tropical semi-deciduous forest in
northwestern Costa Rica. *J. Ecol.*,
60: 147-170.

DIOUF (M.), 1996 -
*Étude du Fonctionnement
hydrique et réponses à l'aridité des
ligneux sahéliens. Cas d'Acacia
raddiana en zone soudano-
sahélienne du Sénégal.* Thèse de
3ème cycle, univ. Cheikh Anta Diop,
Dakar.

- EYOG-MATIG (O.), DREYER (E.), 1991 - Fonctionnement hydrique de quatre essences de reboisement au Nord-Cameroun : évolution saisonnière du potentiel hydrique et de la conductance stomatique. *In* Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides : 85-91.
- FARQUHAR (G. D.), SCHULZE (E. D.), KÜPPERS (M.), 1980 - Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to the water loss. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 7: 315-327.
- FENG (Y.), LI (X.), BOERSMA (L.), 1990 - The Arrhenius Equation as a model for explaining plant responses to temperature and water stress. *Ann. Bot.* 66: 237-244.
- FOURNIER (C.), 1995 - *Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistent dans une savane sahélienne* (région du Ferlo, Nord Sénégal). TDM, Paris, ORSTOM, 130 p.
- GOLDSTEIN (G.), SARMIENTO (G.), 1987 - «Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation.» *In* Determinants of tropical savanna, (B. H.) Walker éd., IUBS Monograph series 3: 13-38.
- GROUZIS (M.), VINCKE (C.), DIEDHIOU (I.), 1996 - « Vingt ans d'évolution de la végétation ligneuse dans le Ferlo sénégalais. » *In* Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement de formations pluristrates, (M.) Grouzis éd., Contrat STDIII, TS3*CT92-0047, Rapport de troisième année : 3-14.
- JARVIS (P. G.), 1976 - The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 273: 593-610.
- JONES (H. J.), 1983 - *Plant and microclimate : a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 323 p.
- KÜPPERS (M.), NEALES (T. F.), KÜPPERS (B. I. L.), SWAN (A. G.), MYERS (B. A.), 1987 - Hydraulic flow characteristics in the lignotuberous mallee *Eucalyptus beheriana* F. Muell. in the field. *Plant Cell Environ.*, 10: 27-37.
- LAWESSON (J. E.), 1990 - Sahelian woody vegetation in Sénégal. *Vegetation*, 86: 161-174.
- LE HOUEROU (H. N.), 1989 - «The grazing land ecosystems of the African Sahel.» Springer-Verlag, Ecological studies, Vol 75: 282.
- PIOT (J.), DIAITE (I.), 1983 - *Systèmes de production d'élevage au Sénégal. Étude du couvert ligneux*. GRIZA/LAT, CTFT, Nogent/Marne, ISRA/LNERV, Dakar : 37 p.
- POUPON (H.) BILLE (J. C.), 1974 - Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la strate ligneuse. *Terre Vie*, 28: 49-75.
- ROCHETEAU (A.), 1994 - *Données météorologiques de la station de Dahra (Djoloff, Sénégal)* : Juin 1993-Juin 1994, Rapport multigr., Dakar, ORSTOM/CCE, 21 p.
- SOBRADO (M. A.), 1986 - Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water

potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416.

ULLMAN (I.), 1985 -
Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of sahelian and saharian Acacias in the dry season. *Flora* 176: 383-409.

ULLMAN (I.), 1989 -
Stomatal conductance and transpiration of Acacia under field conditions : similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees* 3: 45-56.

WEBB (R. A.), 1972 -
Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J. Hortic. Sci.* 47: 309-319.

Flux de sève et consommation en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord Ferlo

Frederic Do,
Ecophysiologiste

Alain Rocheteau,
Métrologue et électronicien

Amadou Lamine Diagne,
Ecophysiologiste

Michel Grouzis,
Ecologiste

■ Introduction

Acacia tortilis est une espèce ligneuse clé des écosystèmes et agro-systèmes des zones les plus arides d'Afrique (White, 1983). Mais les études écophysiologiques sur son adaptation à l'aridité et son fonctionnement hydrique sont rares (Fagg et Greaves, 1990) et se limitent à la caractérisation du fonctionnement foliaire durant quelques journées (Ullman, 1989). L'approche exploratoire menée initialement par le laboratoire d'Écologie Végétale de l'Orstom à Dakar a permis d'identifier plusieurs caractères potentiels d'adaptation (Nizinski *et al.*, 1994; Fournier, 1995; Berger *et al.*, 1996; Diouf, 1996) : exploitation latérale des réserves hydriques du sol, feuillage caduc, fermeture stomatique précoce, ajustement osmotique. Ces travaux ont souligné l'intérêt d'une approche plus quantitative du fonctionnement hydrique global pour progresser dans

l'étude et ensuite analyser les conséquences sur les interactions arbre-herbe. Pour les différents systèmes agroforestiers tropicaux, le besoin de quantification est systématiquement retrouvé lors du bilan des connaissances (Sanchez, 1995). Une approche quantitative en continu du fonctionnement hydrique global est devenue possible grâce aux méthodes thermo-électriques de mesure des flux de sève brute (Valancogne et Granier, 1993).

L'objet du présent travail est donc, par l'intermédiaire de la mesure des flux de sève, de quantifier la consommation en eau d'un individu moyen et de préciser la contribution du pivot racinaire au cours de la saison. De plus, on essaiera d'identifier les relations entre la dynamique saisonnière des flux et les déterminismes majeurs que sont la demande évaporative, la phénologie foliaire et la disponibilité en eau.

Matériels et méthodes

Site d'étude

Le site d'étude se localise dans la zone sylvo-pastorale du Nord Ferlo, dans le nord du Sénégal. Le climat de la région est sahélien *sensu stricto* avec une moyenne des précipitations annuelles de 282 mm (1918-1990, Dagana) affectée d'un coefficient de variation élevé (37 %) (Akpo, 1993). La saison des pluies s'étale sur environ 2 à 3 mois entre juillet et septembre. Les températures maximale et minimale de l'air sont de 41° et 22 °C dans le mois le plus chaud (mai) et de 31 et 14 °C dans le mois le plus frais (janvier). L'évapotranspiration potentielle est en moyenne de 2031 mm an⁻¹.

Le paysage de la zone se caractérise par des formations dunaires de faible amplitude, non orientées, délimitant de petites dépressions fermées. Le peuplement végétal représente une steppe très ouverte à épineux constituée d'une strate herbacée, principalement composée de graminées annuelles, parsemée d'arbres et d'arbustes en densité

plus élevée dans les dépressions (Poupon, 1980). La strate arborescente est principalement composée d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan, de *Balanites aegyptiaca* (L.) Del et de *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. La densité moyenne de ligneux est de 124 individus ha⁻¹ avec pour les trois espèces, la proportion d'individus et le recouvrement des couronnes au sol suivants : *Acacia tortilis*, 22 et 24 % ; *Balanites aegyptiaca*, 31 et 13 % ; *Boscia senegalensis*, 44 et 2 % (Akpo, 1993), soit un recouvrement global relativement élevé de 38 %. Le site expérimental se situe à proximité du village de Souilène (16°20'39"N, 15°25'40"W), il englobe sur 1 ha le haut d'une dune jusqu'au bas de pente, la ligne de plus grande pente du site étant de 1,6 %. On a choisi d'étudier spécifiquement un bosquet de 3 individus d'*Acacia tortilis* de taille moyenne et une surface herbacée hors couvert. Les arbres ont en moyenne une hauteur de 7 m, une circonférence au sol de 0,64 m ($\pm 0,05$) et une surface projetée de la couronne de 30 m² ($\pm 10,8$).

Le sol appartient au groupe des sols « Diéri », sols brun-rouges, faiblement évolués, formés sur matériau sableux pauvre en argile (Maignien, 1965). Les teneurs moyennes en sable, argile, matière organique, azote et phosphore total (P₂O₅) sont respectivement de 90 %, 6 %, 1,8 ‰, 0,15 ‰, 0,3 ‰ dans le premier mètre de sol. Le sol est profond et relativement homogène jusqu'à la profondeur maximale explorée (4,0 m). La profondeur de la nappe phréatique se situerait aux environs de 40 m d'après le puits fonctionnel à proximité du site.

Mesure des flux de sève

Principe

La densité de flux de sève brute est mesurée par la méthode de Granier (1985, 1987). Le principe est que la circulation de la sève refroidit par convection une sonde chauffée à puissance constante. Le capteur est constitué de deux aiguilles contenant des thermocouples Cuivre/Constantan montés en opposition. Elles sont insérées radialement dans le bois ou xylème, au delà du cambium. Un écart de 10 cm environ sépare l'aiguille chauffée de la deuxième aiguille en amont du flux, qui a pour objet de suivre la température

du milieu avant chauffage. La décroissance de l'écart de température entre les deux sondes est reliée à la densité de flux par une formule empirique, validée en laboratoire sur de nombreuses espèces et des matériaux poreux synthétiques :

$$J_u = 4,284 [(dT_o - dT_u) / dT_u]^{1,231}$$

avec J_u , densité de flux de sève en $l \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$; dT_o , écart de température maximal à flux nul en (v (40($v/^\circ C$))); dT_u , écart de température en présence de flux. Le flux de sève total traversant l'organe conducteur est alors estimé par la relation : $F_u = J_u * S_a$ avec S_a , surface d'aubier ou surface conductrice totale en dm^2 .

D'une journée à l'autre, les variations du contenu en eau de la partie aérienne des arbres sont négligées et la transpiration journalière est assimilée au flux de sève total cumulé sur 24 heures. La précision relative des flux journaliers est estimée à 10 % (Cabibel et Do, 1991a).

Les fluxmètres de Granier ont été pour une part fournis par la société UP (Ruffinistr. 16, 80637 Munchen) et pour une autre part, fabriqués au laboratoire à Dakar.

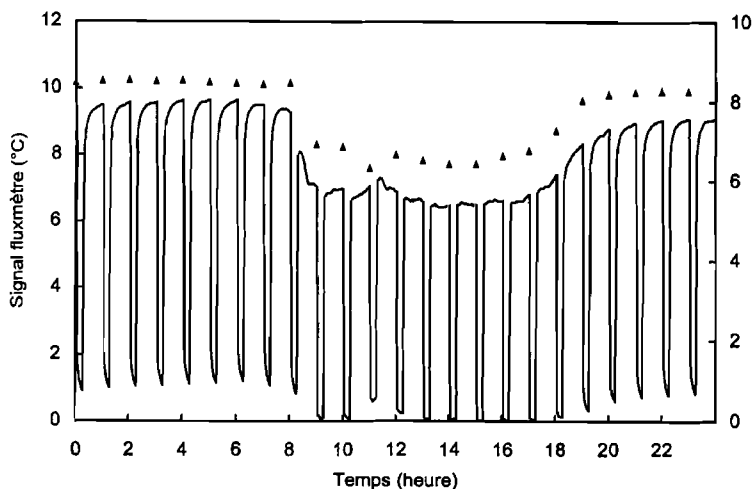
Échantillonnage

La densité de flux de sève dans les troncs est évaluée à partir de l'insertion de 3 fluxmètres disposés à 120° (Nord, Nord-Est, Sud-Est) à environ 1,25 m du sol sur chacun des 3 arbres. Chaque fluxmètre est protégé du rayonnement direct par un déflecteur. La densité de flux dans les pivots racinaires est suivie à partir de l'insertion de 2 fluxmètres à environ -0,60 m, nettement sous le départ des racines primaires de surface, sur chacun des 3 arbres. Une excavation de 1 m de diamètre sur 1 m de profondeur autour du tronc a été réalisée pour permettre l'installation et le contrôle de l'état du matériel. Elle est recouverte par des panneaux amovibles.

Les flux totaux sont obtenus en affectant à la densité moyenne des flux dans le tronc ($n = 9$) et dans le pivot racinaire ($n = 6$) les surfaces conductrices estimées par des relations statistiques établies avec le diamètre extérieur. Les valeurs moyennes de surface s'avèrent équivalentes entre les troncs ($1,75 dm^2$) et les pivots racinaires ($1,82 dm^2$), ce qui souligne le diamètre important des pivots.

Correction des gradients de température

Les cinétiques de contrôle réalisées en absence de chauffage de la sonde « chaude » révèlent que l'hypothèse d'une température équivalente entre les deux niveaux d'insertion des sondes n'est pas vérifiée dans les conditions d'étude. Un gradient positif de 0,5 à 1,0 °C apparaît systématiquement la nuit, il s'annule voire devient négatif le jour. Ce gradient ne peut être négligé, car il induit en particulier une surestimation de dTo dont les conséquences sur les valeurs de flux peuvent être très importantes. Dans l'exemple de la figure 1, sans correction, ce phénomène conduit à une surestimation de la densité de flux de 86 %. Ce problème, inhérent à des situations de forts rayonnements à l'intérieur des couverts et de proximité du sol, a déjà été signalé (Do, 1987). La correction par l'intermédiaire de corrélations avec des paramètres climatiques (Cabibel et Do, 1991a; Guttierrez *et al.*, 1994) est lourde et peu adaptée à des suivis de longue durée. La nouvelle méthode proposée est illustrée par la figure 1. La mesure de dTu brut, réalisée à l'heure juste, est suivie d'une coupure du chauffage durant 15 minutes avec mesure du gradient final, ce qui permet de calculer



■ Figure 1

Exemple du signal du fluxmètre de Granier avec coupure périodique du chauffage. Coupures durant 15 minutes pour la mesure du gradient vertical de température effectuée le 28 novembre 1995 (capteur 39SO; scrutation 2 min 30 s).

(-) dTu brut; (▲) dTu corrigé

automatiquement un dTu corrigé pour chaque capteur. Le choix des durées de chauffage et de coupure résulte d'une optimisation fondée sur des tests *in situ*. La procédure est permise par l'introduction, dans le circuit d'alimentation des résistances, de relais commandés par une centrale (Campbell Ltd, 21X).

Les écarts maxima de température à flux nul se stabilisent après une décroissance à une valeur caractéristique de chaque système capteur-bois environ 20 jours après installation.

Mesures climatiques et évapotranspiration potentielle (ETP)

Les données climatiques (température, humidité relative, rayonnement global, vitesse du vent et précipitation) sont enregistrées localement avec un pas de temps horaire.

L'évapotranspiration potentielle de référence est calculée à l'échelle journalière selon la formule de Penman avec les coefficients adaptés à la zone pour la formule de Brunt (Riou, 1975 ; Choïsnel *et al.*, 1992).

Mesure de l'humidité du sol et estimation de l'évapotranspiration réelle (ETR)

L'humidité du sol est suivie jusqu'à 4,0 m de profondeur par mesure neutronique (humidimètre SOLO 25, Nardeux S.A., Les Ulis, France). Un étalonnage gravimétrique unique est utilisé entre 0,10 et 4,00 m ($R^2 = 0,985$, $n = 30$). La densité apparente qui varie entre 1,45 et 1,55 sur le profil, a été déterminée par mesure gamma (gamma-densimètre CPN 501, Campbell Pacific Nuclear Ltd, Martinez-CA, USA). Le profil hydrique à la capacité au champ a été obtenu par expérience de ressuyage *in situ* (stock moyen sur 1,0 m : 78 mm). Les profils hydriques à -1,6 MPa sont obtenus à partir des mesures sur échantillons à pF 4,2 (stock moyen sur 1,0 m : 25 mm). Le dispositif suivi présente 3 tubes sous couvert et 3 tubes hors couvert. Les mesures sont réalisées périodiquement tous les mois en saison sèche et tous les 15 jours en saison des pluies.

L'évapotranspiration réelle (ETR) est estimée par l'intermédiaire d'un bilan hydrique simplifié du sol sur la tranche 0 - 4,00 m,

négligeant le ruissellement, le drainage et les remontées capillaires :

$$\text{ETR} = P - dS_{0-4,0}$$

avec P, précipitations cumulées entre les deux dates de mesure ; $dS_{0-4,0}$, variation de stock hydrique (final - initial). Les ETR sous couvert et hors couvert sont obtenues à partir de la moyenne des 3 tubes.

Suivi de la phénologie foliaire

Selon le même rythme que le suivi hydrique, les stades phénologiques de l'ensemble des individus d'*Acacia tortilis* de la parcelle contrôlée (40) sont décrits selon la méthode visuelle proposée par Grouzis et Sicot (1980). Pour la feuillaison, ce sont V1 : bourgeonnement, pas de feuilles développées ; V2 : début de feuillaison, bourgeons foliaires et feuilles épanouies sur plus de 10 % et moins de 50 % des rameaux ; V3 : pleine feuillaison, feuilles en majorité épanouies ; V4 : début de sénescence, feuilles jaunissantes ou sèches sur plus de 10 % et moins de 50 % des rameaux ; V5 : sénescence, feuilles sèches et chute des feuilles. Ces stades sont transformés en indice qualitatif de feuillaison : minimal (1), pour les stades V1 et V5 ; intermédiaire (2) pour les stades V2 et V4 ; maximal (3) pour le stade V3.

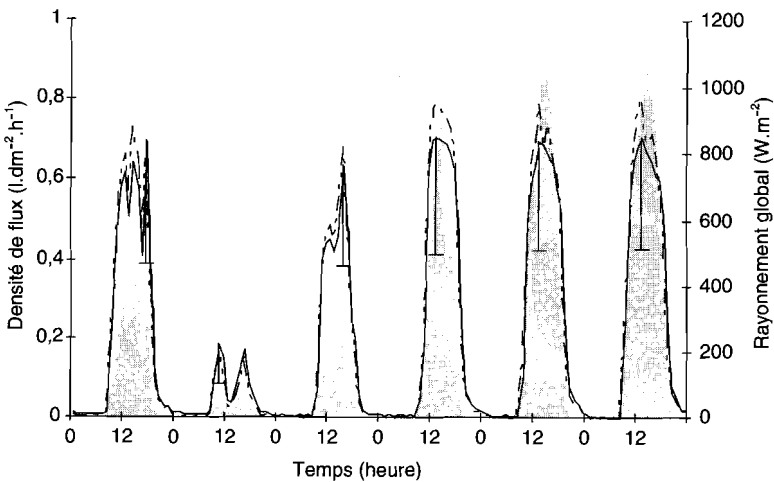
■ Résultats

Cinétique horaire des densités de flux

La figure 2 montre un exemple de cinétique horaire des densités moyennes de flux dans les troncs et les pivots racinaires pour la période du 8 au 13 mars, durant laquelle le rayonnement global a varié fortement (de 500 à 7000 $\text{w.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$), avec des traces de pluie le 9 mars. Dans cette période de transition entre la saison sèche

« fraîche » et la saison sèche « chaude », les valeurs maximales observées en milieu de journée se situent entre 0,6 et 0,8 l.dm⁻².h⁻¹. A l'échelle horaire, il apparaît une forte concordance entre le rayonnement global et les densités de flux, ce qui est attendu, le rayonnement solaire étant le moteur de l'ouverture stomatique et de l'ascension de la sève. Mais la concordance est moins nette à l'échelle journalière. On peut noter le synchronisme et l'équivalence des densités de flux dans le tronc et dans le pivot racinaire. Par rapport aux valeurs moyennes représentées, si les cinétiques de chaque capteur s'avèrent très synchronisées, les niveaux des maxima sont hétérogènes. La taille des écarts types de la figure 2 illustre ce point, les coefficients de variation évoluant entre 30 et 50 %, et la variabilité est aussi grande intra-arbre que inter-arbre. Ceci a deux conséquences : pour des arbres de ce diamètre, il est important d'implanter plusieurs capteurs par individu ; d'autre part, la précision relative de la moyenne obtenue est faible (environ 30 % dans ce cas).

L'intégration sur 24 h des densités de flux permet de calculer une densité cumulée et d'estimer la transpiration journalière par unité de surface conductrice de bois.



■ Figure 2
Exemple de cinétique horaire de densité de flux de sève.
Enregistrements effectués entre le 8 et le 13 mars 1996.
(-) moyenne tronc (n = 9) et écart type des maxima ;
(--) moyenne pivot racinaire (n = 6) ; | rayonnement global.

Évolution décadaire de la densité de flux et de l'ETP

La demande évaporative exercée sur le peuplement végétal est analysée par l'évolution décadaire de l'ETP (fig. 3). Elle se situe entre 4 et 6 mm.j⁻¹ en saison sèche « fraîche », elle atteint ses maxima en saison sèche « chaude », 7 à 9 mm.j⁻¹, et décroît avec la saison des pluies pour rejoindre des valeurs entre 5 et 7 mm.j⁻¹.

Contrairement à l'échelle horaire, la densité de flux journalière dans le tronc présente, à l'échelle de la saison, une évolution opposée à celle de l'ETP : elle est maximale en saison sèche « fraîche » en janvier-février, entre 6 et 8 l.dm⁻².j⁻¹, quasi-nulle en mai au plus fort de la saison sèche « chaude », puis remonte ensuite lentement pour atteindre 4 à 5 l.dm⁻².j⁻¹ en fin de saison des pluies. Comme à l'échelle horaire, ces valeurs moyennes sont associées à une forte variabilité (fig. 3). En correspondance avec l'ETP, la représentation des moyennes décadaires tend à lisser les évolutions.

Les densités de flux suivies dans le pivot racinaire sont systématiquement similaires à celles suivies dans le tronc. Les surfaces

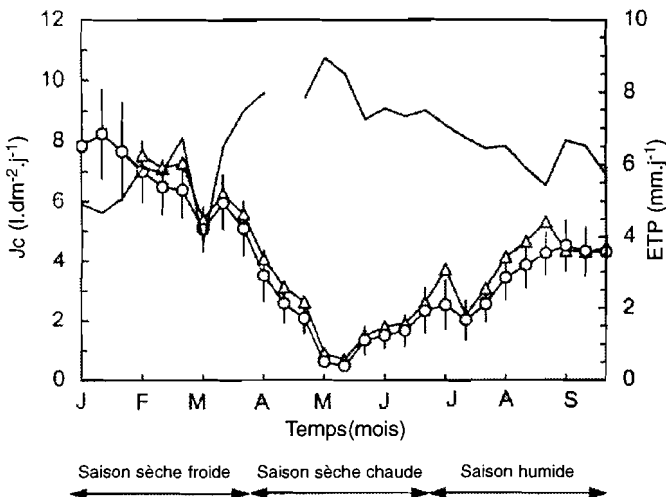


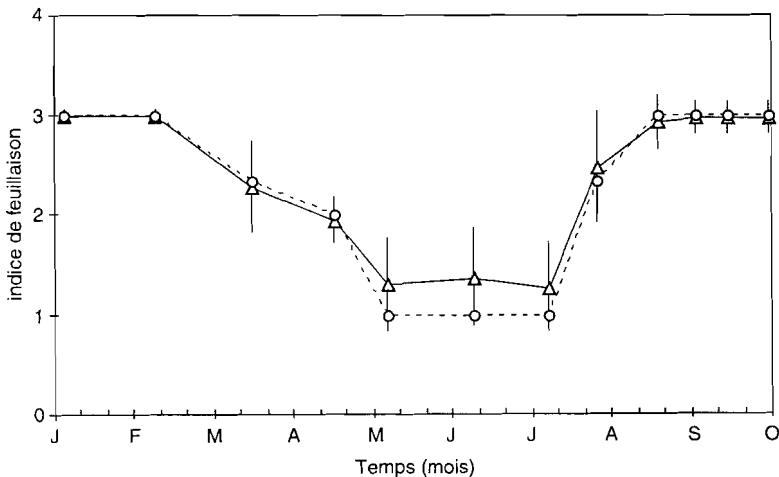
Figure 3
Évolution saisonnière de la densité de flux de sève cumulée et de l'évapotranspiration potentielle. Mesures effectuées en 1996. (O) moyenne décadaire tronc (n = 9) et erreur type ; (Δ) moyenne décadaire pivot racinaire (n = 6) ; (-) ETP Penman décadaire.

conductrices étant équivalentes ($1,8 \text{ dm}^2$), cette similitude signifie que le flux transpiratoire provient essentiellement du fonctionnement du pivot racinaire, même en saison des pluies. En conséquence, la contribution des horizons de profondeur à l'alimentation hydrique serait majeure, ceci sans pouvoir donner une définition précise des horizons colonisés par le pivot, car seul un trajet initial, vertical jusqu'à un mètre de profondeur, est observé.

La consommation maximale (en flux total), enregistrée en saison sèche fraîche, est de 14 l.j^{-1} , soit environ $0,5 \text{ mm.j}^{-1}$ en se rapportant à la surface projetée de la couronne foliaire. Le cumul sur 9 mois, entre janvier et septembre, représente environ 1 900 litres d'eau.

Phénologie foliaire

A l'échelle saisonnière, la phénologie foliaire détermine vraisemblablement les flux. La représentation schématique de trois niveaux de feuillaison à partir des stades phénologiques rend compte en partie de cette relation (fig. 4). En particulier, le niveau minimal de



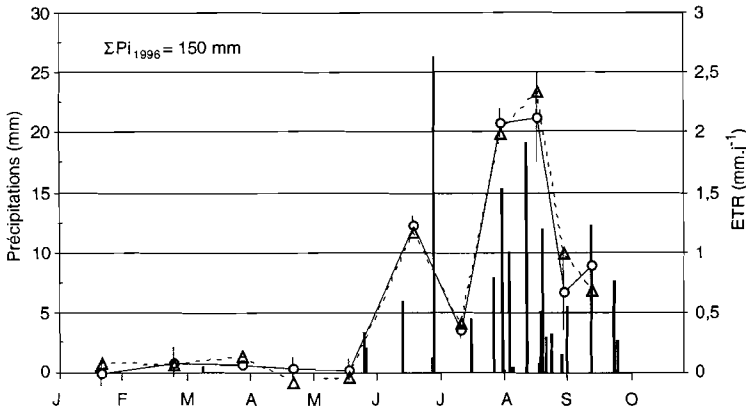
■ Figure 4
Évolution saisonnière de la densité de feuilles vertes ; indice de feuillaison entre un niveau minimal (1) et un niveau maximal (3) obtenu à partir des stades phénologiques (cf. méthodes).
(Δ) moyenne du site ($n = 40$) et écart-type ; (○) moyenne des arbres instrumentés ($n = 3$)

feuillaison dans les mois de mai et juin coïncide avec la période où les flux sont au plus bas. Les premières feuilles apparaissent avant la saison des pluies, l'essentiel du développement foliaire coïncide ensuite avec la saison des pluies, le niveau « maximal » se maintenant de septembre à janvier-février, soit durant 4 à 5 mois de saison sèche. Sur le site contrôlé de 1 ha, la situation est relativement homogène par rapport aux trois arbres instrumentés (fig. 4), mais il existe une hétérogénéité plus forte dans l'ensemble du paysage.

Précipitations et ETR

En 1996, la saison des pluies a été déficitaire avec des pluies de faible intensité (maximum de 26 mm.j^{-1}) et inégalement réparties, comportant 30 jours quasiment sans pluies en juillet (fig. 5). Le cumul de 150 mm est inférieur de 45 % à la moyenne annuelle. Le cumul des pluies en 1995 avait été plus favorable (250 mm).

Les ETR calculées à partir de la variation du stock hydrique du sol dans la tranche 0 - 4,00 m sont équivalentes sous-couvert et hors-couvert et ne rendent pas compte de la consommation en eau des arbres (fig. 5). En effet, les ETR calculées sont nulles de janvier à mai et suivent ensuite la distribution des pluies avec une valeur maximale de $2,3 \text{ mm.j}^{-1}$ fin août. Ce constat amène deux hypothèses. La première est que le prélèvement hydrique des arbres concerne des horizons



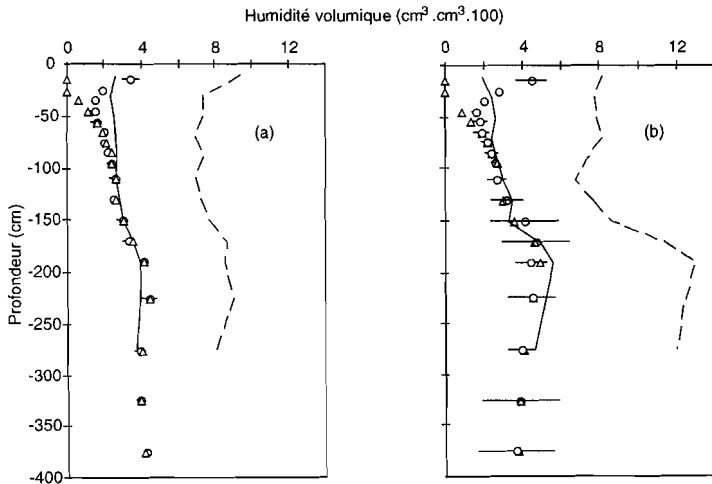
■ Figure 5

Précipitations et évapotranspiration réelles sous-couvert et hors-couvert. | précipitations ; (Δ) moyenne ETR hors couvert ($n = 3$); (\circ) moyenne ETR sous couvert ($n = 3$) et écart type

inférieurs à 4,0 m et que l'ETR estimée n'intègre que l'évaporation du sol et la transpiration des herbacées. La deuxième est que le volume exploré latéralement par l'intermédiaire du pivot (ex : entre 1,0 et 4,0 m de profondeur) est très important et que la variation d'humidité du sol est trop faible pour être perçue par la sonde à neutrons. En effet, une consommation moyenne de 10 l.j^{-1} affectée à une surface au sol ne serait-ce que deux fois supérieure à celle de la couronne projetée, induit une diminution mensuelle du stock de 5 mm, que la précision de la sonde ne permet pas d'appréhender sur une telle épaisseur de sol. Mais cette hypothèse est difficile à défendre sur une période de 5 mois car le cumul deviendrait décelable, à moins que la surface au sol à considérer soit encore beaucoup plus grande. Cette analyse doit aussi tenir compte de la disponibilité en eau sur le profil.

Profils hydriques et disponibilités en eau

Les profils hydriques sous couvert et hors couvert sont similaires en terme de disponibilité en eau. La représentation des profils respectivement le plus sec et le plus humide montre que l'humectation n'excède pas 0,6 m de profondeur (fig. 6). Au delà, l'eau est très peu



■ Figure 6

Profils hydriques du sol sous-couvert (a) et hors-couvert (b).

(Δ) 03/05/96 en saison sèche (n = 3); (\circ) 14/08/96 en saison des pluies (n = 3) et écart type; (—) -1.6 Mpa; (---) capacité au champ

disponible avec des humidités proches de -1,6 MPa jusqu'à 4,0 m de profondeur. Ainsi, l'hypothèse de prélèvements hydriques à une profondeur supérieure à 4,0 m est renforcée.

Discussion

Consommation en eau estimée par la mesure des flux de sève

Les moyennes estimées sont à prendre comme des ordres de grandeurs, compte tenu de leur faible précision (45 %) liée à la variabilité des densités de flux intra et inter-arbre. La consommation journalière est relativement faible, et varie très fortement au cours de la saison, entre 1 et 14 l.j⁻¹, soit au maximum 0,5 mm.j⁻¹. Le cumul de janvier à septembre représente 63 mm, soit déjà 42 % des précipitations annuelles mais seulement 3,6 % de l'ETP.

Les valeurs maximales de densité de flux (1 l.dm⁻².h⁻¹) se situent dans la partie inférieure de la gamme (0.5 à 3 l.dm⁻².h⁻¹) observée dans la bibliographie (Loustau *et al.*, 1990; Cabibel et Do, 1991b; Roupsard *et al.*, 1996). Dans ces travaux, ces faibles valeurs sont observées en situation de contrainte hydrique. Nous pouvons donc inférer que les arbres étudiés dans le présent travail seraient sous contrainte toute la saison. L'idée est renforcée par la très faible disponibilité en eau. Les mesures de potentiel hydrique foliaire (débütées en parallèle en juillet 1996) confirment ce point, au moins pour la période de juillet à décembre, avec des potentiels de base entre -1,5 et -2,0 MPa. L'existence d'une variabilité des densités de flux intra-arbre avait déjà été notée (Cohen *et al.*, 1984; Granier, 1987; Do, 1987; Loustau *et al.*, 1990) mais avec une amplitude moins importante. Ce phénomène est attribué à une sectorisation plus ou moins marquée des flux au sein du xylème, résultant d'une continuité des vaisseaux entre certaines parties du système racinaire et certaines parties de la couronne foliaire. Dans notre étude, ce phénomène est vraisemblablement exacerbé par la faible intensité des flux, la géométrie très ouverte du couvert et les dissymétries au sein

de la couronne foliaire. Les valeurs affichées sont d'autant plus à prendre comme des ordres de grandeur que l'échantillonnage est limité (3 arbres à proximité, de diamètres proches) et que, dans le paysage, la densité foliaire des couronnes est hétérogène.

Déterminisme de la dynamique saisonnière et contribution du pivot racinaire

La densité de flux présente une évolution saisonnière opposée à celle de l'ETP, elle suit peu la disponibilité en eau de surface induite par les pluies, et elle apparaît surtout liée à la phénologie foliaire. La contribution majeure du pivot racinaire au flux transpiratoire et la très faible disponibilité en eau laissent supposer que des prélèvements hydriques profonds, à plus de 4 m, dominent durant toute la saison. D'un point de vue méthodologique, la discordance des résultats sur la consommation en eau des arbres, observée entre la mesure des flux de sève et la méthode neutronique, remet en cause la seule utilisation de cette dernière dans ces études en savane sèche. Les informations fournies par la mesure des flux de sève constituent, en terme d'ordre de grandeur et de dynamique, un progrès très important.

Le spectre phénologique décrit rejoint les observations de Fournier (1995) et Diouf (1996) et la quantification en parallèle des flux a permis d'en souligner la prééminence vraisemblable dans la hiérarchie des facteurs d'adaptation. L'importance de la phénologie foliaire paraît évidente. Elle détermine l'évolution de la surface foliaire qui définit la capacité structurelle de transpiration et peut ainsi induire une consommation très différente de la demande évaporative qui représente en quelque sorte le moteur de la « pompe » mais pas sa dimension. Mais il reste à quantifier réellement cette évolution, ce qui représente un chantier conséquent et délicat. D'autre part, la phénologie racinaire n'a pas été abordée, elle est vraisemblablement couplée dans le temps avec la phénologie foliaire et constitue certainement un élément important des modalités d'utilisation de l'eau.

La perspective d'une exploration racinaire conséquente au delà de 4,0 m de profondeur est tout à fait plausible pour des individus adultes. Lhote (1961) rappelle que, lors du creusement des puits

encadrant le célèbre *Acacia tortilis* isolé au milieu du Ténééré, des racines ont été trouvées jusqu'à 30 m de profondeur, la nappe se situant à 35 m. Sur une espèce proche, *Acacia seyal*, Soumaré *et al.* (1994) trouvent au Mali que la longueur maximale des racines traçantes peut atteindre 26 m. D'autre part, les profils décrits par les hydro-géologues dans le Ferlo font état d'accroissements de l'humidité du sol avant la nappe et liés à la circulation de l'eau selon le modèle du piston (Gaye et Edmunds, 1996), mais la disponibilité de cette eau reste à préciser.

Conclusion

L'apport principal de ce travail tient dans une première quantification des densités de flux de sève et de la consommation d'eau d'*Acacia tortilis*, en continu sur un cycle saisonnier, et dans des conditions naturelles bien caractérisées. Les résultats soulignent la remarquable capacité d'adaptation d'*Acacia tortilis*, qui survit malgré la forte demande évaporative, des précipitations limitées à 150 mm et un sol asséché jusqu'à au moins 4 m de profondeur. Son fonctionnement permet une production de feuillage et de gousses, précieuse pour l'alimentation du bétail en saison sèche, et laisse supposer une faible compétition avec la strate herbacée en saison des pluies.

Trois éléments fondamentaux d'adaptation sont à retenir : des prélèvements hydriques profonds, une consommation en eau particulièrement faible et une certaine optimisation du rapport assimilation photosynthétique/transpiration, puisque les échanges gazeux foliaires les plus importants se réalisent dans les saisons où les pertes potentielles en eau sont les plus faibles. Mais cette adaptation à la contrainte hydrique a des limites, en terme de croissance et de production, qu'il faudrait préciser. L'approfondissement du diagnostic nécessite alors de coupler l'étude du fonctionnement hydrique avec une approche également quantitative de la phénologie et de la croissance de l'arbre. D'autre part, les observations faites correspondent à une année déficitaire : qu'en est-il en situation plus favorable ? Enfin, l'application de ces résultats à la gestion du parc agroforestier

en zone pastorale comme en zone cultivée, où la question de la densité optimale de ligneux est systématiquement soulevée, demande de développer une connaissance plus prédictive qui, on le voit bien, passe par l'évaluation des surfaces d'échange, foliaire et racinaire.

Remerciements

Cette étude a pu être réalisée grâce à l'équipe technique du Laboratoire (M^e Baye Youm, Yacinthe Tendeng, Baïdi Ly), au support financier de l'UR34 de l'ORSTOM (responsable : R. Pontanier) et du programme SDT III de l'Union Européenne (contrat TS3 CT92 0047). Enfin, nous remercions les centres INRA de Nancy (A. Granier) et Avignon (B. Cabibel, R. Huc) pour leur collaboration qui a permis en particulier de fabriquer des fluxmètres à Dakar.

Bibliographie

- AKPO (L. E.), 1993 - Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Orstom, Paris, TDM n° 93, 175 p.
- BERGER (A.), GROUZIS (M.), FOURNIER (C.), 1996 - The water status of six woody species coexisting in the Sahel (Ferlo, Senegal). *J. Trop. Ecol.*, 12 : 607-627.
- CABIBEL (B.), DO (F.), 1991a - Mesures thermiques des flux de sève dans les troncs et les racines et fonctionnement hydrique des arbres. I. Analyse théorique des erreurs sur la mesure des flux et validation des mesures en présence de gradients thermiques extérieurs. *Agron*, 11 : 669-678.
- CABIBEL (B.), DO (F.), 1991b - Mesures thermiques des flux de sève et comportement hydrique des arbres. Évolution dans le temps des flux de sève et comportement hydrique des arbres en présence ou non d'une irrigation localisée. *Agron*, 11 : 757-766.
- CHOISNEL (E.), DE VILLÈLE (O.), LACROZE (F.), 1992 - Une approche uniformisée du calcul de l'évapotranspiration potentielle pour l'ensemble des pays de la communauté européenne. Publié par la Commission des Communautés Européennes, Luxembourg, 170 p.
- COHEN (Y.), KELLIHER (F. M.), BLACK (T. A.), 1984 - Determination of sap flow in Douglas fir trees using the heat pulse technique. *Can. J. For. Res.*, 15 : 422-428.
- DIOUF (M.), 1996 - Étude du fonctionnement hydrique et des réponses à l'aridité des ligneux sahéliens. Cas de *Acacia*

- tortilis* (Forsk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan en zone soudano-sahélienne de Sénégal. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, UCAD, Dakar, 165 p.
- DO (F.), 1987 -
Caractérisation spatiale de l'extraction racinaire par la mesure des flux de sève. Mémoire de DEA, ENSA-USTL Montpellier, 41 p.
- FAGG (C. W.), GREAVES (A.), 1990 -
Acacia tortilis : 1925-1988. Annotated Bibliography n°F41, K Langdon Ed., CAB International, Oxford, 36 p.
- FOURNIER (CH.), 1995 -
Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahéenne (Région du ferlo, Nord-Sénégal). Orstom, Paris, TDM n° 132, 165 p.
- GAYE (C. B.),
EDMUNDS (W. M.), 1996 -
Groundwater recharge estimation using chloride, stable isotopes and tritium profiles in the sands of northwestern Senegal. *Environ. Geol.*, 27 : 246-251.
- GRANIER (A.), 1985 -
Une nouvelle méthode pour la mesure des flux de sève dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.*, 42 : 193-200.
- GRANIER (A.), 1987 -
Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci. For.*, 44 : 1-14.
- GROUZIS (M.), SICOT (M.), 1980 -
A method for the phenological study of browse population in the Sahel : the influence of some ecological factors. In *Browse in Africa, the current state of knowledge*, HN Le Houerou Ed., ILCA, International Symposium on Browse in Africa, Addis Ababa, 8-12 avril 1980, 233-240.
- GUTTIÉRREZ (M. V.),
HARRINGTON (R. A.), MEINZER (F. C.),
FOWNES (J. H.), 1994 -
The effect of environmentally induced stem temperature gradients on transpiration estimates from the heat balance method in two tropical woody species. *Tree Physiol.*, 14 : 179-190.
- LHOTE (H.), 1961 -
Au sujet de l'arbre du Ténééré. Bulletin de liaison saharienne 12 : 49-54.
- LOUSTAU (D.), GRANIER (A.),
EL HADJ MOUSSA (F.), 1990 -
Évolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Ann. Sci. For.*, 21 : 599-618.
- MAIGNIEN (R.), 1965 -
Carte pédologique du Sénégal au 1/1 000 000. ORSTOM, centre de Dakar-Hann.
- NIZINSKI (J.), MORAND (D.),
FOURNIER (CH.), 1994 -
Actual evapotranspiration of a thorn scrub with *Acacia tortilis* and *Balanites aegyptiaca* (North Senegal). *Agric. For. Meteorol.*, 72 : 93-111.
- POUPON (H.), 1980 -
Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahéenne du Nord-Sénégal. Trav. Orstom, Paris, Doc. n° 115, 351 p.
- RIOU (C.), 1975 -
La détermination pratique de l'évaporation : application à l'Afrique Centrale. Orstom, Paris, Mémoires Orstom n° 80, 236 p.
- ROUPSARD (O.), JOLY (H.),
DREYER (E.), 1996 -
Ecophysiologie de *Faidherbia albida* : Fonctionnement hydrique en parc agroforestier et variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles. In *Les parcs à Faidherbia*, CIRAD., Nogent-sur-Marne, 85-102.

SANCHEZ (P. A.), 1995 -
Science in agroforestry.
Agrofor. Syst., 30 : 5-55.

SOMARÉ (A.), GROOT (J. J.R.),
KONÉ (D.), RADERSMA (S.), 1994 -
Structure spatiale du système
racinaire de deux arbres du Sahel :
Acacia seyal et *Sclerocarya birrea*.
Projet « Production Soudano-
Sahélienne », rapport PSS n° 5,
Wageningen, 37 p.

ULLMAN (I.), 1989 -
Stomatal conductance and
transpiration of *Acacia* under field
conditions : similarities and

differences between leaves and
phyllodes. *Trees*, 3 : 45-56.

VALANCOGNE (C.),
GRANIER (A.), 1993 -
Intérêt des méthodes thermiques
de mesure des flux de sève pour
l'étude du bilan hydrique des
savanes. In Soil water balance in the
Sudano-Sahelian Zone, Proceedings
of the Niamey Workshop, February.,
1991. IAHS Publ. n° 199 : 387-400.

WHITE (F.), 1983 -
The vegetation of Africa. Natural
Resources Research n° 20,
UNESCO, 356 p.

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 1 500 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 birrimien, 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 2500 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 :

$$IA = 100.(C_c - C_0)/(C_{max} - C_0) \quad (\text{eq. 1})$$

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, Shepshed, 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 1 000 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 ‰ :

$$\delta^{18}\text{O} (\text{‰}) = (\mathbf{R}_e - \mathbf{R}_s) \cdot 10^3 / \mathbf{R}_s \quad (\text{eq. 7})$$

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 1 065 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)

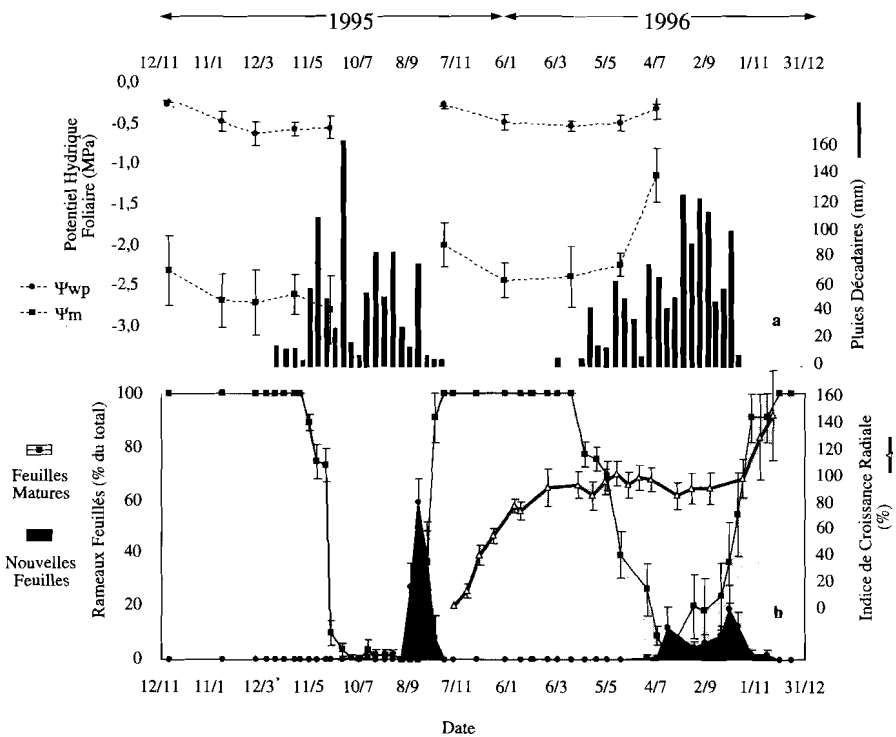


Figure 1

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.

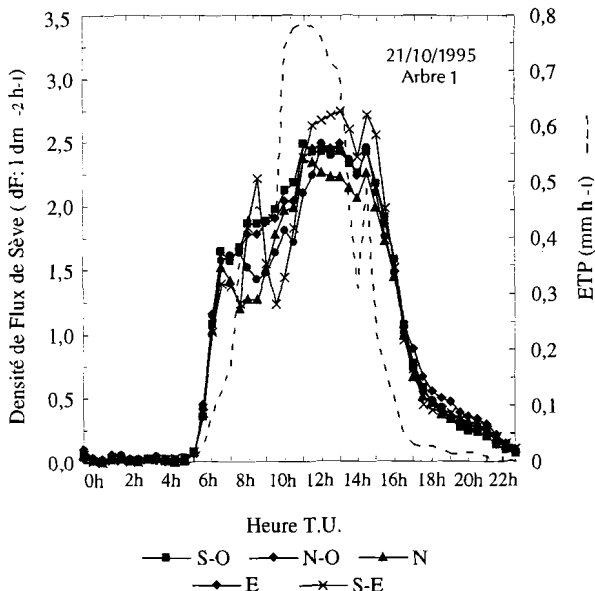
L'accroissement annuel moyen \pm SD sur le rayon était de $0,71 \pm 0,25$ cm. Un ralentissement de la croissance s'est opéré vers mi-février 1996, soit plus d'un mois avant le début de la chute des feuilles. Des phénomènes de rétraction ont été observés dans le tronc pendant la saison humide. La croissance 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

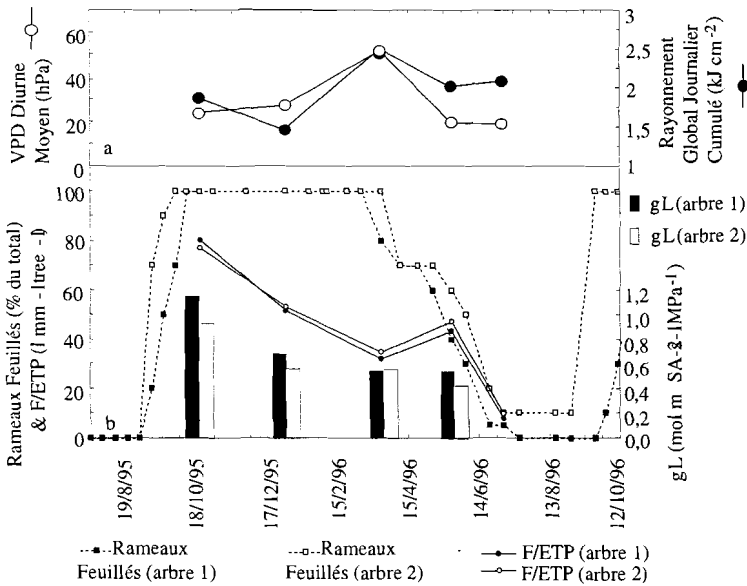
Figure 2
Exemple de cinétique journalière de densité de flux de sève (dF) et d'évapotranspiration potentielle (ETP Penman) sur un *Faidherbia albida*. Les dF ont été mesurées à 1,30 m dans l'aubier de l'arbre (dont le diamètre était de 64 cm) en octobre 1995. Cinq sondes ont été insérées à 1,30 m sur 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. 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 m². 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/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 *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 % 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.

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 équilibrage 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

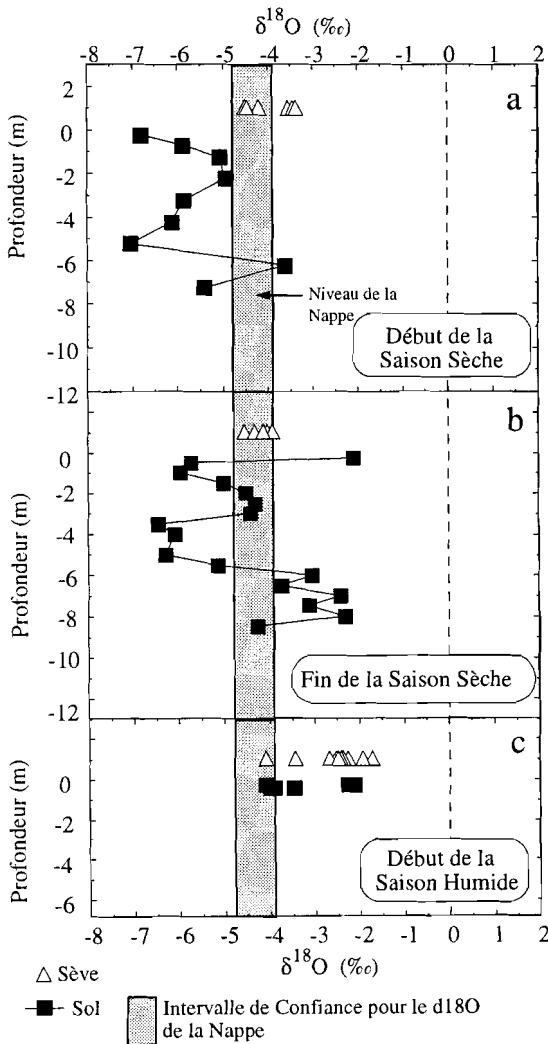


Figure 5
Composition isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$), de la sève, du sol, et de la nappe à trois périodes de la phase feuillée de *Faidherbias* adultes. Chaque valeur correspond à une mesure. a) Début de la saison sèche. b) Fin de la saison sèche. c) Début de la saison humide. Parc agroforestier 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'efficacité 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 $\delta^{18}\text{O}$ 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 $\delta^{18}\text{O}$ 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 $\delta^{18}\text{O}$ 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. Roupsard deux années durant. O. Roupsard 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, Vandebeldt 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: prespective
 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.

Effet des contraintes hydrique et saline sur la germination de quelques acacias africains

Paul Ndour,
Biologiste végétal – agroforestier

Pascal Danthu,
Agroforestier

Introduction

Les sécheresses récurrentes et l'anthropisation croissante ont conduit à une forte dégradation des systèmes écologiques sahéliens et soudano-sahéliens (Richard, 1990; Pontie et Gaud, 1992) et à une salinisation des sols (Sadio, 1989; Szabolcs, 1992). L'impact environnemental et social de la déforestation peut être en partie compensé par la plantation d'espèces ligneuses indigènes, assurant la mise en place d'un système forestier durable (Bonner, 1992). Parmi ces espèces, les légumineuses arborées du genre *Acacia* jouent des rôles multiples et essentiels : protection et enrichissement des sols grâce à la symbiose racinaire avec *Rhizobium*, production de bois et de fourrages aériens, participation à la nutrition humaine et à la pharmacopée (Kerharo et Adam, 1974; Le Houérou, 1980a; Dreyfus et Dommergues, 1981; Felker, 1981; Bergeret et Ribot, 1990).

Pour accroître le taux de succès et baisser le coût des opérations de reboisement de ces espèces, il est important de bien maîtriser les conditions de germination et d'élevage des plants. Or, la germination est régulée par des caractéristiques génotypiques mais aussi par les condi-

tions environnementales et, en particulier, par la disponibilité de l'eau dans le sol et la présence de sel (Sharma, 1973 ; Gutterman, 1993).

Ce travail présente une étude de la germination en condition de stress salin et hydrique de neuf espèces ligneuses africaines du genre *Acacia*, appartenant à des zones bioclimatiques très contrastées (tabl. 1). Il compare leur aptitude à germer en condition de contrainte hydrique ou saline simulée par diverses molécules (chlorure de sodium, polyéthylène glycol (PEG 400), mannitol). Il tente enfin de déterminer si la réponse aux contraintes hydriques appliquées au stade de la germination constitue un indicateur précoce fiable du comportement de la plante adulte.

Espèces	Zones bioclimatiques (isohyètes, mm)						
	Saharien < 100	Saharo- sahélien 100-200	Sahélien 200-400	Soudano- sahélien 400-600	Nord- soudanien 600-800	Sud- soudanien 800-1200	Nord- guinéen 1 200-1 500
<i>A. albida</i>	-	+	+	++	++	+	-
<i>A. dudgeoni</i>	-	-	-	-	+	++	++
<i>A. erhenbergiana</i>	++	++	+	-	-	-	-
<i>A. nilotica adansonii</i>	-	+	++	++	+	-	-
<i>A. nilotica tomentosa</i>	-	+	+	+	+	-	-
<i>A. raddiana</i>	++	++	++	+	-	-	-
<i>A. senegal</i>	-	+	++	++	+	-	-
<i>A. seyal</i>	-	-	+	++	++	+	-
<i>A. sieberiana</i>	-	-	-	+	++	++	+

■ Tableau 1

Distribution selon les zones bioclimatiques des espèces étudiées : espèce absente (-), espèce rare ou localisée dans des sites particuliers (+), espèce abondante (++) (d'après Nongonierma, 1978 ; Le Houérou, 1980b ; Von Maydell, 1980).

Matériel et méthodes

Les neuf espèces étudiées sont : *Acacia albida* Del. (*Faidherbia albida* (Del.) A. Chev.), *A. dudgeoni* Craib ex Holl., *A. ehrenbergiana* Hayne, *A. nilotica* var. *adansonii* (Guill. et Perrott.) O. Ktze., *A. nilo-*

tica var. *tomentosa* (Benth.) A.F. Hill, *A. raddiana* Savi, *A. senegal* (L.) Willd., *A. seyal* Del. et *A. sieberiana* DC.

Les protocoles expérimentaux sont adaptés de Danthu *et al.* (1992, 1996), et Ndour (1997). Avant chaque expérimentation, et afin de lever les inhibitions tégumentaires, les graines ont été scarifiées manuellement (ablation d'un fragment de tégument à l'aide d'un sécateur) ou par trempage dans l'acide sulfurique concentré (Roussel, 1984; Danthu *et al.*, 1992; Ndour, 1997). Les mesures de potentiels hydriques ont été réalisées avec un microsmomètre Roebbling 13 DR.

Les critères de comparaison sont la capacité germinative (Côme, 1975), estimée par le taux de germination cumulée (%) 10 jours après le semis, et le taux de germination relatif (GR) (Sharma, 1973). Ce dernier est estimé par $GR = Gx/Gsm$, où Gx est le taux de germination cumulé à 10 jours pour un traitement donné et Gsm le taux de germination au dixième jour en présence d'eau distillée après scarification manuelle (ce dernier traitement approchant au mieux le pouvoir germinatif du lot de graines considéré (Doran et Gunn, 1986)). L'utilisation de GR permet de comparer des lots de graines dont les pouvoirs germinatifs sont différents, ce qui est le cas ici.

Chaque expérience a été réalisée sur quatre répétitions de 50 graines chacune. Après analyse de variance, les moyennes ont été comparées par le test de Newman-Keuls au seuil de 5 %.

■ Résultats

Germination en condition de stress salin

La figure 1 et le tableau 2 comparent les taux de germination relatifs des neuf espèces d'*Acacia* en fonction de la dose de chlorure de sodium dans la solution d'imbibition des graines. Ils montrent qu'*A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii* sont les espèces qui ont la plus grande sensibilité au sel. Le taux de germination relatif de ces espèces chute significativement dès les plus faibles concentrations (5 ou 10 g.l⁻¹ correspondant à un potentiel hydrique $\Psi = -0,3$

Espèces	Potentiel hydrique exercé par le chlorure de sodium (MPa)												F
	0	-0,3	-0,7	-1,0	-1,1	-1,2	-1,4	-1,5	-1,6	-1,7	-2,1	-2,4	
<i>A. albida</i>	0,97 ^a	0,96 ^a _a	0,98 ^a _a	0,89 ^{ab} _a	0,67 ^{bc} _{abc}	0,72 ^c _a	0,56 ^d _{bc}	0,29 ^e _{bc}	0,28 ^f _a	0,03 ^f _b	0,00 ^f _b	0,00 ^f	133,4***
<i>A. dudgeoni</i>	0,99 ^a	1,00 ^a _a	0,92 ^{ab} _a	0,88 ^{ab} _a	0,73 ^{bc} _{abc}	0,80 ^{bc} _a	0,69 ^c _{ab}	0,44 ^d _b	0,31 ^{de} _a	0,09 ^e _a	0,00 ^f _b	0,00 ^f	59,7***
<i>A. erhenbergiana</i>	1,01 ^a	0,97 ^a _a	0,95 ^a _a	0,99 ^a _a	0,82 ^{ab} _{ab}	0,77 ^b _a	0,32 ^c _d	0,24 ^c _{bcd}	0,03 ^d _c	0,00 ^d _b	0,00 ^d _b	0,00 ^d	129,9***
<i>A. nilotica adansonii</i>	0,93 ^a	0,98 ^a _a	0,64 ^b _b	0,40 ^c _c	0,08 ^d _d	0,04 ^{de} _c	0,01 ^e _e	0,00 ^e _d	0,00 ^e _c	0,00 ^e _b	0,00 ^e _b	0,00 ^e	551,0***
<i>A. nilotica tomentosa</i>	1,09 ^a	0,98 ^b _a	0,35 ^c _c	0,22 ^{cd} _d	0,09 ^d _d	0,01 ^d _c	0,00 ^d _e	0,00 ^d _d	0,00 ^d _c	0,00 ^d _b	0,00 ^d _b	0,00 ^d	93,1***
<i>A. raddiana</i>	1,00 ^a	0,98 ^a _a	0,97 ^a _a	0,94 ^{ab} _a	0,92 ^{ab} _a	0,78 ^{bc} _a	0,78 ^c _a	0,70 ^d _a	0,30 ^e _a	0,12 ^e _a	0,01 ^e _b	0,00 ^e	94,8***
<i>A. senegal</i>	0,94 ^a	0,97 ^a _a	0,97 ^a _a	0,91 ^a _a	0,91 ^a _a	0,75 ^b _a	0,65 ^c _{abc}	0,44 ^d _{abc}	0,23 ^e _{ab}	0,14 ^f _a	0,03 ^g _a	0,00 ^g	174,0***
<i>A. seyal</i>	0,90 ^a	0,78 ^{ab} _b	0,86 ^a _a	0,68 ^{bc} _b	0,54 ^c _c	0,36 ^d _b	0,14 ^e _e	0,06 ^e _{cd}	0,04 ^e _c	0,00 ^e _b	0,00 ^e _b	0,00 ^e	34,0***
<i>A. sieberiana</i>	0,89 ^a	0,98 ^a _a	0,99 ^a _a	0,99 ^a _a	0,65 ^b _a	0,44 ^b _b	0,48 ^b _c	0,16 ^c _{cd}	0,14 ^c _{cd}	0,10 ^c _a	0,00 ^c _b	0,00 ^c	53,7***
F	2,1NS	3,8*	32,3***	49,4***	16,4***	26,3***	31,3***	16,0***	15,2***	11,0***	3,4**	-	

Tableau 2

Taux de germination relatif des différents acacias en fonction du potentiel hydrique de la solution d'imbibition des graines exercé par le sel. Le test de comparaison des moyennes de Newman-Keuls au seuil de 5 % a été effectué pour chaque potentiel (colonnes : lettres en indice) et pour chaque espèce (ligne : lettres en exposant).

ou -0,7 Mpa). *A. senegal*, *A. raddiana*, *A. dudgeoni* et *A. sieberiana* sont des espèces dont la germination est la moins perturbée par la présence de sel : le taux de germination relatif n'est pas affecté par des potentiels hydriques de -1,0 et -1,1 Mpa correspondant à des concentrations en sel de 15 ou 17,5 g.l⁻¹.

Lorsque le potentiel hydrique de la solution d'imbibition atteint -2,1 Mpa, seul *A. senegal* a un taux de germination relatif significativement supérieur à zéro (GR = 0,03) (tabl. 2).

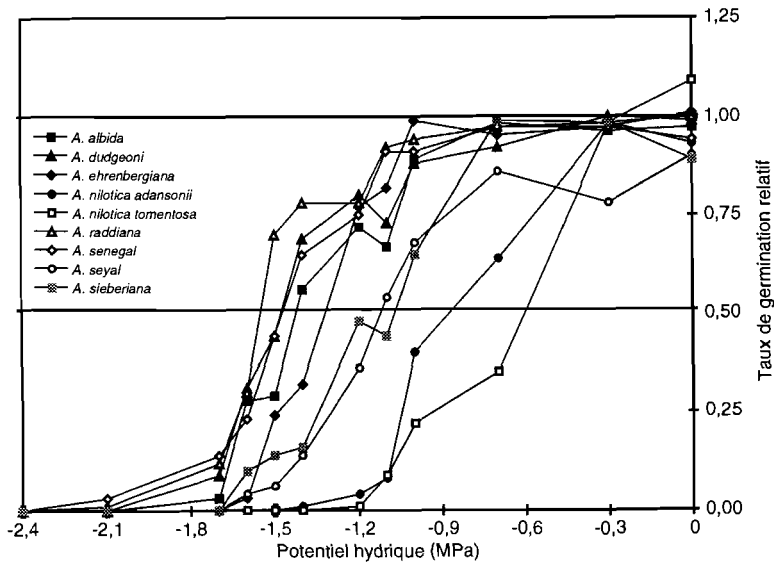


Figure 1
Effet de la contrainte hydrique simulée par NaCl sur la germination des graines d'acacias. Le taux de germination relatif est calculé par rapport au taux de germination à 10 jours, sur eau distillée.

Germination en condition de stress hydrique

Lorsque le potentiel hydrique des solutions d'imbibition est abaissé par l'adjonction de PEG, la germination d'aucune espèce n'est significativement affectée par de faibles concentrations en PEG correspondant à des potentiels hydriques supérieurs à -0,9 Mpa (fig. 2 ; tabl. 3). Quand le potentiel est inférieur à cette valeur, des diffé-

rences de sensibilité entre les espèces apparaissent et permettent de les classer selon la séquence de sensibilité décroissante suivante : *A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii* > *A. albida*, *A. dudgeoni*, *A. erhenbergiana* et *A. seyal* > *A. senegal*, *A. raddiana* et, *A. sieberiana*).

La figure 3 et le tableau 4 comparent les taux de germination relatifs en fonction du potentiel hydrique créé dans les solutions d'imbibition par l'adjonction de mannitol, dans la limite de sa solubilité dans l'eau à 30 °C (environ 150 g.l⁻¹ correspondant à un potentiel hydrique de -1,7 MPa). De nouveau, *A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii* sont les espèces les plus sensibles et *A. raddiana* et *A. sieberiana* sont les plus résistantes. Entre ces extrêmes, *A. albida* est plus affectée qu'*A. dudgeoni*, *A. erhenbergiana*, *A. senegal* et *A. seyal*.

Espèces	Potentiel hydrique exercé par le PEG (MPa)								
	0	-0,3	-0,6	-0,9	-1,1	-1,4	-1,8	-2,1	F
<i>A. albida</i>	0,99 ^a	1,00 ^a	0,94 ^a	1,00 ^a _{ab}	0,96 ^a _{ab}	0,89 ^a _a	0,51 ^b _b	0,09 ^c _c	92,1 ^{***}
<i>A. dudgeoni</i>	0,95 ^a	1,09 ^a	1,05 ^a	1,07 ^a _a	0,89 ^a _{ab}	0,49 ^b _b	0,25 ^c _d	0,03 ^d _c	71,0 ^{***}
<i>A. erhenbergiana</i>	0,97 ^a	1,00 ^a	1,00 ^a	0,88 ^a _{ab}	0,94 ^a _{ab}	0,86 ^b _a	0,44 ^c _{bc}	0,22 ^d _b	226,2 ^{***}
<i>A. nilotica adansonii</i>	1,00 ^a	1,02 ^a	0,96 ^a	0,97 ^a _{ab}	0,79 ^b _b	0,12 ^c _c	0,00 ^c _c	0,00 ^c _c	130,0 ^{***}
<i>A. nilotica tomentosa</i>	1,05 ^a	1,07 ^a	0,94 ^a	0,87 ^a _{ab}	0,55 ^b _c	0,18 ^c _c	0,07 ^c _e	0,00 ^c _c	54,3 ^{***}
<i>A. raddiana</i>	0,97 ^a	0,97 ^a	0,99 ^a	1,00 ^a _{ab}	0,97 ^a _{ab}	0,96 ^a _a	0,85 ^b _a	0,34 ^c _{ab}	135,3 ^{***}
<i>A. senegal</i>	0,94 ^a	0,96 ^a	0,93 ^a	0,96 ^a _{ab}	0,97 ^a _{ab}	0,94 ^a _a	0,80 ^b _a	0,35 ^c _{ab}	42,1 ^{***}
<i>A. seyal</i>	0,90 ^a	0,92 ^a	0,89 ^a	0,79 ^a _b	0,80 ^a _b	0,51 ^b _b	0,31 ^c _{cd}	0,07 ^d _c	49,0 ^{***}
<i>A. sieberiana</i>	1,07 ^a	1,08 ^a	1,05 ^a	1,07 ^a _a	1,02 ^a _a	1,01 ^a _a	0,77 ^b _a	0,42 ^c _a	13,7 ^{***}
F	1,9NS	2,2NS	1,2NS	3,2*	47,8 ^{***}	73,3 ^{***}	11,4 ^{***}	19,2 ^{***}	

■ Tableau 3

Taux de germination relatif des différents acacias en fonction du potentiel hydrique de la solution d'imbibition des graines exercé par le PEG. Le test de comparaison des moyennes de Newman-Keuls au seuil de 5 % a été effectué pour chaque potentiel (colonne : lettres en indice) et pour chaque espèce (ligne : lettres en exposant).

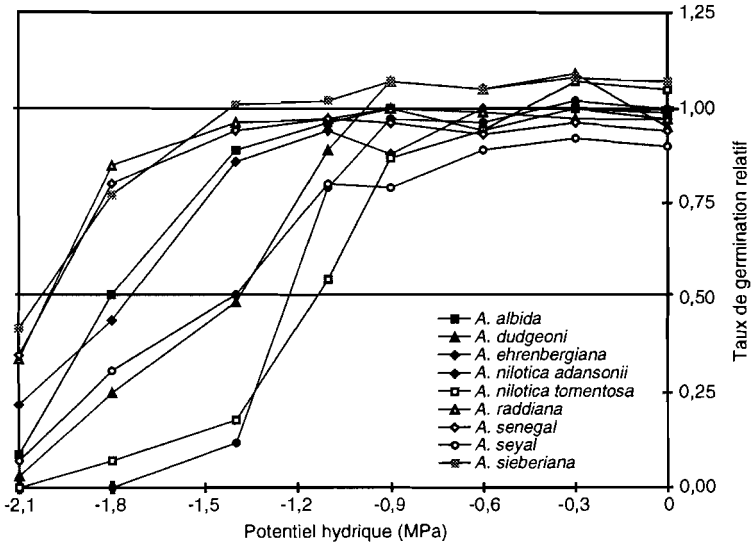


Figure 2
Effet de la contrainte hydrique simulée par le PEG 400 sur la germination des graines d'acacias. Le taux de germination relatif est calculé par rapport au taux de germination à 10 jours, sur eau distillée.

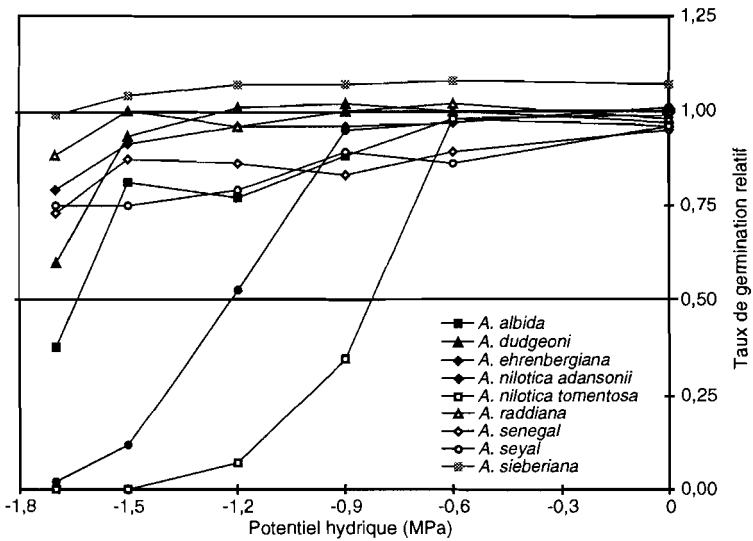


Figure 3
Effet de la contrainte hydrique simulée par le mannitol sur la germination des graines d'acacias. Le taux de germination relatif est calculé par rapport au taux de germination à 10 jours, sur eau distillée.

Espèces	Potentiel hydrique exercé par le mannitol (MPa)						F
	0	-0,6	-0,9	-1,2	-1,5	-1,7	
<i>A. albida</i>	0,96 ^a	0,98 ^a	0,88 ^{b_{ab}}	0,77 ^{b_b}	0,81 ^{b_b}	0,38 ^d	43,7***
<i>A. dudgeoni</i>	0,97 ^a	1,00 ^a	1,02 ^{a_{ab}}	1,01 ^{a_{ab}}	0,93 ^{a_{ab}}	0,60 ^{b_c}	7,3***
<i>A. erenbergiana</i>	1,01 ^a	0,97 ^a	0,96 ^{a_{ab}}	0,96 ^{a_{ab}}	0,91 ^{a_{ab}}	0,79 ^{b_{bc}}	11,2*
<i>A. nilotica adansonii</i>	1,01 ^a	0,97 ^a	0,95 ^{a_{ab}}	0,53 ^{b_c}	0,12 ^c	0,02 ^{c_e}	117,7*
<i>A. nilotica tomentosa</i>	0,99 ^a	0,98 ^a	0,35 ^{b_c}	0,07 ^d	0,00 ^c	0,00 ^{c_e}	99,0***
<i>A. raddiana</i>	0,98 ^a	1,02 ^a	1,00 ^{a_{ab}}	0,96 ^{a_{ab}}	1,00 ^a	0,88 ^{b_{ab}}	6,4**
<i>A. senegal</i>	0,95	0,89	0,83 _b	0,86 _{ab}	0,87 _b	0,73 _{bc}	1,1NS
<i>A. seyal</i>	0,96	0,86	0,89 _{ab}	0,79 _b	0,75 _b	0,75 _{bc}	2,0NS
<i>A. sieberiana</i>	1,07	1,08	1,07 _a	1,07 _a	1,04 _a	0,99 _a	0,9NS
F	1,1NS	1,5NS	22,3***	30,7***	72,4***	38,1***	

Tableau 4

Taux de germination relatif des différents acacias en fonction du potentiel hydrique de la solution d'imbibition des graines exercé par le mannitol. Le test de comparaison des moyennes de Newman-Keuls au seuil de 5 % a été effectué pour chaque potentiel (colonne : lettres en indice) et pour chaque espèce (ligne : lettres en exposant).

Discussion

Nos résultats montrent que la germination des graines d'acacias est inhibée quand le potentiel hydrique de la solution d'imbibition est abaissé. Ils démontrent que des différences significatives de sensibilité à la contrainte hydrique et/ou saline existent entre les neuf espèces étudiées et que la sensibilité de chacune des espèces dépend de la nature de l'osmoticum utilisé. Ces résultats confirment de nombreux travaux antérieurs portant sur des ligneux de zones sèches : *Acacia senegal* (Kaul et Manohar, 1966), *Atriplex nummularia* et *A. vesicaria* (Sharma, 1973), *Acacia auriculiformis*, *Emblia officinalis* et *Dendrocalamus strictus* (Totey *et al.*, 1987), le jojoba (Kayani *et al.*, 1990), *Acacia karroo*, *Acacia tortilis*, *Combretum apiculatum* et *Colophospermum mopane* (Choinsky et

Tuohy, 1991), *Leucaena leucocephala* (De Mendonça Barreto Cavalcante et Juliano Gualtieri de Andrade Perez, 1995) ou diverses légumineuses arbustives sahéliennes, (Sy, 1995).

Effet du sel

La tolérance au sel varie selon les espèces. La figure 1 permet de les classer d'après les valeurs du potentiel hydrique donnant un taux de germination relatif de 0,5. Sur ce critère, les plus tolérantes sont *A. albida*, *A. dudgeoni*, *A. erhenbergiana*, *A. raddiana* et *A. senegal*. Les plus sensibles sont *A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii*. Une autre façon d'évaluer la sensibilité des espèces est de repérer la valeur du potentiel hydrique à partir de laquelle le taux de germination relatif est significativement inférieur à celui des témoins (germination en absence d'osmoticum). Ce critère confirme la sensibilité au sel d'*A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii* (respectivement -0,3 et -0,7 MPa). Il met aussi en évidence un groupe d'espèces tolérantes dont la germination n'est affectée que pour des potentiels de -1,2 MPa : *A. erhenbergiana*, *A. raddiana* et *A. senegal* ou -1,1 MPa : *A. albida*, *A. dudgeoni* et *A. sieberiana* (tabl. 2).

De façon générale, les neuf espèces étudiées sont parmi les plus tolérantes au sel. Certaines de leurs graines parviennent même à germer en présence d'une solution saline de concentration proche de celle de l'eau de mer (35 g.l⁻¹, soit -2,1 MPa) : 1 % des graines d'*A. raddiana* et 3 % des graines d'*A. senegal* (fig. 1 ; tabl. 2). Les valeurs limites sont très supérieures à celles publiées par Totey *et al.* (1987) pour *Acacia auriculiformis* (dont la germination est réduite dès que la concentration saline atteint 4,6 g.l⁻¹), par Kayani *et al.* (1990) pour le jojoba (réduction de 50 % de la capacité germinative à 5 g.l⁻¹) et par De Mendonça Barreto Cavalcante et Juliano Gualtieri de Andrade Perez (1995) pour *Leucaena leucocephala*.

Effets de la contrainte hydrique seule

La sensibilité spécifique au stress hydrique peut être évaluée à partir des effets des deux osmoticums organiques (fig. 2 et 3). En prenant pour base les valeurs du potentiel osmotique de la solution d'imbibition correspondant à un taux de germination relatif de 0,5,

trois groupes d'espèces peuvent être dégagés. Le premier regroupe les deux espèces les plus sensibles à la contrainte hydrique : *A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii*. Un autre groupe rassemble les espèces les plus tolérantes : *A. raddiana*, *A. senegal* et *A. sieberiana*. Le dernier groupe comprend les espèces de sensibilité intermédiaire : *A. albida*, *A. dudgeoni*, *A. erhenbergiana* et *A. seyal*. Les effets sont généralement plus marqués en présence de PEG qu'en présence de mannitol. Les taux de germination relatifs deviennent significativement inférieurs à ceux des témoins (germination en absence d'osmoticum) quand le potentiel hydrique du milieu atteint -0,9 MPa ou -1,2 MPa pour le groupe des espèces les plus sensibles (*A. nilotica tomentosa* et *A. nilotica adansonii*) et -1,7 ou -1,8 MPa pour le groupe des espèces les plus résistantes (*A. raddiana*, *A. senegal* et *A. sieberiana*) (tabl. 3 et 4). Les valeurs mesurées pour ce dernier groupe sont beaucoup plus basses que celles données dans la littérature pour des espèces de zones sèches. Ainsi, Singh *et al.* (1991) ont montré que les graines de nombreuses espèces d'acacias utilisées en Inde ne germent pas dès que le potentiel hydrique atteint -0,9 ou -1,2 MPa. La germination d'*A. tortilis* et d'*A. karroo* est nulle pour Ψ - 0,8 MPa (Choinsky et Tuohy, 1991). Celle d'*Atriplex vesicaria* et *A. nummularia* s'annule lorsque Ψ atteint -0,2 ou -0,4 MPa (Sharma, 1973). De même, les seuils obtenus par Sy (1995) sur différentes légumineuses sahéliennes sont plus élevés que ceux que nous avons mesurés dans cette étude, puisque cet auteur a montré qu'aucune graine ne germe pour un potentiel hydrique inférieur à -1,44 MPa. Par contre, nos résultats confirment les valeurs obtenues par Grouzis *et al.* (1986) sur diverses espèces sahéliennes.

Comparaison des trois osmoticums

La figure 4 permet de comparer directement les réactions de chaque espèce aux contraintes exercées par les trois osmoticums. Pour la plupart des espèces, à potentiel hydrique égal, le traitement par NaCl inhibe davantage la germination que les traitements non salins. Cette différence pourrait s'expliquer pour le double effet osmotique et toxique du chlorure de sodium comme l'ont souligné Uno *et al.* (1996), par exemple.

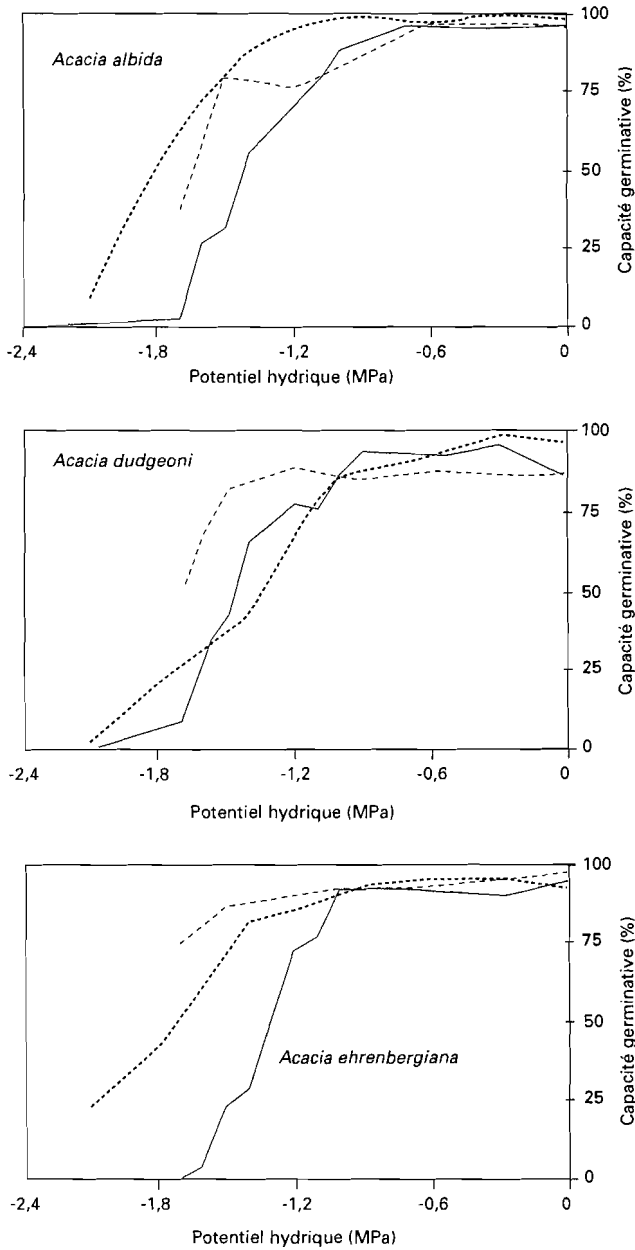
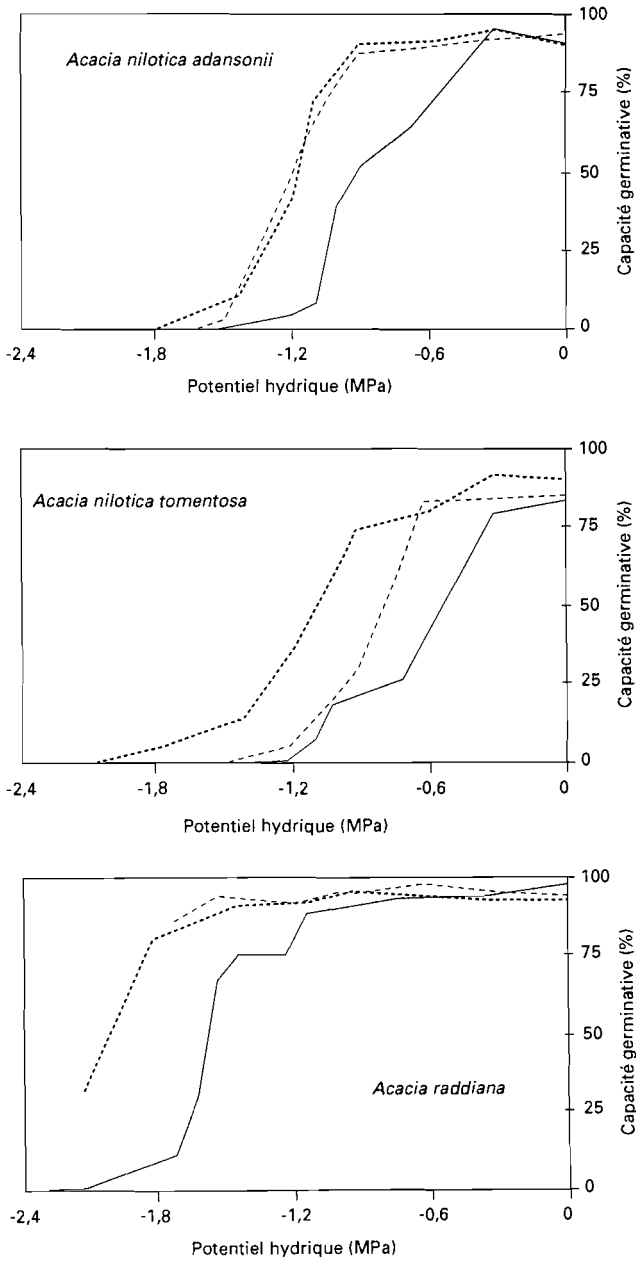
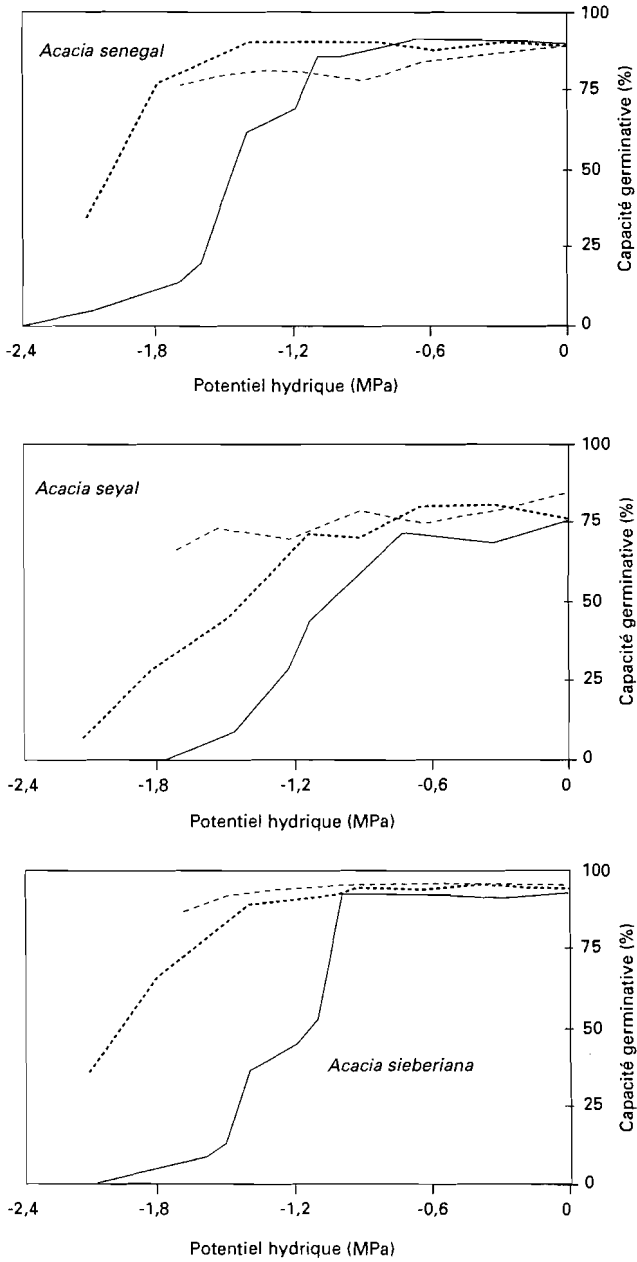


Figure 4
 Comparaison des effets des contraintes hydriques simulées par NaCl, PEG et mannitol sur la capacité germinative des graines d'acacias (NaCl (—), PEG 400 (---), mannitol (.....)).



■ Figure 4 (Suite)

Comparaison des effets des contraintes hydriques simulées par NaCl, PEG et mannitol sur la capacité germinative des graines d'acacias (NaCl (—), PEG 400 (-----), mannitol (.....)).



■ Figure 4 (Suite et fin)

Comparaison des effets des contraintes hydriques simulées par NaCl, PEG et mannitol sur la capacité germinative des graines d'acacias (NaCl (—), PEG 400 (-----), mannitol (.....)).

La différence entre l'effet du mannitol et du PEG est quant à elle beaucoup moins nette. Cependant, à potentiel hydrique égal, le PEG 400 a généralement un effet identique ou plus dépressif que le mannitol. Delachiave *et al.* (1994) ont noté que *Stylosanthes guianensis* est beaucoup plus sensible au PEG qu'au mannitol tandis que Manohar (1966) sur *Pisum sativum* et Zekri (1993) sur *Citrus sp.* ont montré que ces espèces sont plus sensibles au mannitol qu'au PEG. Manohar (1966) lie cela au fait que le PEG ne serait pas absorbé par les plantes au contraire du mannitol, ce qui aurait un effet nocif sur la germination. Or, d'autres auteurs ont montré que le PEG est, lui aussi, absorbé par les cellules (Lawlor, 1970; Newton *et al.*, 1990). De plus, il faut tenir compte des poids moléculaires des PEG utilisés (4 000 pour Manohar (1966) ou 8 000 pour Zekri (1993)), dont la pénétrabilité cellulaire et la toxicité sont différentes, ce qui empêche toute généralisation.

Conclusion

Si certains travaux ont mis en évidence une relation entre les propriétés germinatives des semences et l'écologie de la plante entière (Saint-Clair, 1976; Fady, 1992), ce n'est pas le cas de nos résultats. Le tableau 5 qui rassemble en trois groupes les espèces étudiées sur le critère de leur tolérance au stress salin ou hydrique montre, par exemple, que toutes nos expérimentations classent *A. nilotica adansonii* et *A. nilotica tomentosa* comme espèces sensibles au sel et à la sécheresse alors que leur écologie est sahélienne ou soudano-sahélienne (Nongonierma, 1978; Le Houérou, 1980b; Von Maydell, 1990). À l'opposé, *A. dudgeoni* qui est l'espèce la plus ombrophile germe très bien en condition de contrainte hydrique, aussi bien qu'*A. erenbergiana*, espèce très xérique. Ces constatations rejoignent celles de Sharma (1973), Grouzis *et al.* (1986), Kayani *et al.* (1990), ou encore Qi et Redman (1993) qui montrent que la tolérance des graines au stress hydrique n'est pas corrélée à l'habitat des plantes adultes. L'aptitude à germer en condition de stress hydrique ou salin n'est donc pas un critère déterminant de la répartition écologique des taxons. Cela pourrait

s'expliquer par le fait que la germination qui se déroule toujours en saison des pluies est moins tributaire des conditions environnementales que le développement de la plante entière. Elle pourrait aussi indiquer des stratégies d'installation différentes : les espèces comme *A. raddiana*, *A. senegal*, *A. sieberiana* et *A. seyal*, qui germent en condition de stress hydrique important, seraient capables de s'établir rapidement dès le début de la saison des pluies, ayant ainsi un avantage compétitif sur les autres espèces ; par contre, *A. nilotica adansonii* et *A. nilotica tomentosa*, sensibles au stress hydrique, germeraient plus tard, une fois la saison des pluies installée et donc avec moins de risque pour la plantule de subir une poche de sécheresse.

Contrainte	Tolérance mesurée		
	Élevée	Moyenne	Faible
Sel	<i>A. albida</i> <i>A. dudgeoni</i> <i>A. erhenbergiana</i> <i>A. raddiana</i> <i>A. senegal</i>	<i>A. sieberiana</i> <i>A. seyal</i>	<i>A. nilotica adansonii</i> <i>A. nilotica tomentosa</i>
Polyéthylène glycol	<i>A. raddiana</i> <i>A. senegal</i> <i>A. sieberiana</i>	<i>A. albida</i> <i>A. dudgeoni</i> <i>A. erhenbergiana</i> <i>A. seyal</i>	<i>A. nilotica adansonii</i> <i>A. nilotica tomentosa</i>
Mannitol	<i>A. dudgeoni</i> <i>A. erhenbergiana</i> <i>A. raddiana</i> <i>A. senegal</i> <i>A. seyal</i> <i>A. sieberiana</i>	<i>A. albida</i>	<i>A. nilotica adansonii</i> <i>A. nilotica tomentosa</i>
Naturelle (<i>in situ</i>)	<i>A. erhenbergiana</i> <i>A. raddiana</i>	<i>A. albida</i> <i>A. nilotica adansonii</i> <i>A. nilotica tomentosa</i> <i>A. senegal</i>	<i>A. dudgeoni</i> <i>A. sieberiana</i>

Tableau 5

Classement des différentes espèces d'acacia en fonction de leur faculté à germer sous une contrainte hydrique ou saline simulée et de leur écologie (résistance à la sécheresse *in situ*). Classement réalisé d'après les tableaux 1,2,3, 4 et les figures 1, 2, 3.

En conclusion, ce travail montre que le critère de la germination en condition de stress hydrique ou salin n'est pas fiable et utilisable pour classer les espèces car les résultats dépendent en partie de la méthode utilisée pour appliquer la contrainte hydrique.

D'autre part, il montre que les réponses des différentes espèces obtenues au stade germination ne rendent pas compte de l'écologie de la plante adulte mais plutôt de stratégies d'installation différentes.

La sélection et la comparaison d'espèces (ou de provenances) sur le critère de la tolérance à la sécheresse ou au sel, ne peut donc se faire au stade germination. Il est donc utile de poursuivre les investigations sur les stades ultérieurs de développement des plantules.

Remerciements

Cette étude a été menée dans le cadre du Projet National de Semences Forestières du Sénégal (PRONASEF / FAO / Pays-Bas, GPC / SEN / 039 / NET) et supporté par l'Union Européenne (Programme STDIII, contrat CT 92-0047).

Bibliographie

- BERGERET (A.), RIBOT (J. C.), 1990 - *L'arbre nourricier en pays sahélien*. Maison des sciences de l'homme, Paris, 237 p.
- BONNER (F. T.), 1992 - Seed technology : a challenge for tropical forestry. *Tree Planters' Notes*, 43 : 42-145.
- CHOINSKI (J. S.), TUOHY (J. M.), 1991 - Effect of water potential and temperature on the germination of four species of African savanna trees. *Ann. Bot.*, 8 : 227-233.
- CÔME (D.), 1975 - Quelques problèmes de terminologie concernant les semences et leur germination. *In* La germination des semences, Gauthier-Villars, Paris, 11-26.
- DANTHU (P.), ROUSSEL (J.), DIA (M.), SARR (A.), 1992 - Effect of pretreatment on the germination of *Acacia senegal* seeds. *Seed Sci. and Technol.*, 20 : 111-117.
- DANTHU (P.), GAYE (A.), ROUSSEL (J.), SARR (A.), 1996 - Long term conservation of seed pretreated by sulfuric acid. *In* Innovations in tropical tree seed technology. Danida Forest Seed Centre, Humlebaek, 37-44.

- DELACHIAVE (M. E. A.), PEDRAS (J. F.), RODRIGUES (J. D.), DE MORAES (J. A. P. V.), 1994 - Efeito do potencial agua na germinação de sementes de *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. *Phyton*, 56 : 127-132.
- DE MENDONÇA BARRETO CAVALCANTE (A.), JULIANO GUALTIERI DE ANDRADE PEREZ (S. C.), 1995 - Efeitos dos estresses hídrico e salino sobre a germinação de sementes de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. *Pesq. Agropec. Bras.*, 30 : 281-289.
- DORAN (J. C.), GUNN (V.), 1986 - Treatments to promote seed germination in Australian acacias. In *Australian Acacias in Developing Countries*, JW Turnbull Ed, Gympie, Australie, 57-63.
- DREYFUS (B. L.), DOMMERGUES (Y. R.), 1981 - Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41 : 97-99.
- FADY (B.), 1992 - Effect of osmotic stress on germination and radicle growth of five provenances of *Abies cephalonica* Loud. *Acta Oecol.*, 13 : 67-69.
- FELKER (P.), 1981 - Uses of tree legumes in semiarid regions. *Econ. Bot.*, 35 : 174-186.
- GROUZIS (M.), LEGRAND (E.), PALE (F.), 1986 - Germination des semences des régions semi-arides du Sahel. In *Actes du Colloque « Les végétaux en milieu aride »*, *Jerba*: 534-552.
- GUTTERMAN (Y.), 1993 - Strategies of dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Bot. Rev.*, 60 : 373-425.
- KAUL (R. N.), MANOHAR (M. S.), 1966 - Germination studies on arid zone tree seeds. I. *Acacia senegal* Willd. *Indian Forester*, 92 : 499-503.
- KAYANI (S. A.), NAQVI (H. H.), TING (I. P.), 1990 - Salinity effects on germination and mobilisation of reserves in jojoba seeds. *Crop. Sci.*, 30 : 704-708.
- KERHARO (J.), ADAM (J. G.), 1974 - La pharmacopée sénégalaise traditionnelle. Vigot Frères, Paris, 1011 p.
- LAWLOR (D. W.), 1970 - Absorption of polyethylene glycols by plants and their effects on plant growth. *New Phytol.*, 69 : 501-513.
- LE HOUÉROU (H. N.), 1980a - Le rôle des arbres et arbustes dans les pâturages sahéliens. In *Le rôle des arbres au Sahel*. CRDI, Ottawa, 19-32.
- LE HOUÉROU (H. N.), 1980b - The role of browse in the sahelian and sudanian zones. In *Browse in Africa. The current state of knowledge*. ILCA, Addis Ababa: 83-100.
- MANOHAR (M. S.), 1966 - Effects of « osmotic » systems on germination of peas (*Pisum sativum* L.). *Planta*, 71 : 81-86.
- NDOUR (P.), 1997 - Comportement de quelques espèces du genre *Acacia* en condition de stress hydrique et salin simulé. DEA Biologie végétale, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, 80 p.
- NEWTON (R. J.), PURYEAR (J. D.), BHASKARAN S., SMITH RH.), 1990 - Polyethylene glycol content of osmotically callus cultures. *J. Plant. Physiol.*, 135 : 646-652.
- NONGONIERMA (A.), 1978 - Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller (Mimosaceae) en Afrique occidentale. Thèse Doctorat d'Etat.

- Université Cheikh Anta Diop, Dakar. -
Tome I. Texte, 451 p - Tome II -
Tableaux, non paginé.
- PONTIE (G.), GAUD (G.), 1992 -
L'environnement en Afrique.
Afrique contemporaine, Paris, 249 p.
- QI (M. Q.), REDMAN (R. E.), 1993 -
Seed germination and seedling
survival of C3 and C4 grasses
under water stress. *J. Arid. Envir.*,
24 : 277-285.
- RICHARD (J. F.), 1990 -
La dégradation des paysages en
Afrique de l'Ouest. Aupelf, UICN,
Orstom, Enda, Dakar, 310 p.
- ROUSSEL (J.), 1984 -
Germination des semences
forestières : utilisation de l'acide
sulfurique en prétraitement des
principales espèces sahéliennes,
soudano-sahéliennes et exotiques.
Fiche technique n° 3. CNRF/ISRA,
Dakar, 5 p.
- SADIO (S.), 1989 -
Pédogenèse et potentialités
forestières des sols sulfatés acides
salés des tannes du Sine Saloum,
Sénégal. Landbouwniversiteit,
Wageningen, 270 p.
- SAINT-CLAIR (P. M.), 1976 -
Germination of *Sorghum bicolor*
under polyethylene glycol-induced
stress. *Can. J. Plant. Sci.*, 56 : 21-24.
- SHARMA (M. L.), 1973 -
Simulation of drought and its effect
on germination of five pasture
species. *Agro. J.*, 65 : 982-987.
- SINGH (C.), KHAJURIA (H. N.),
SINGH (A.), SHARMA (R.), 1991 -
Acacias for arid regions. *Acta Bot.
Indica*, 19 : 29-32.
- SY (A.), 1995 -
Etude de trente quatre légumineuses
herbacées du Sénégal :
germination des graines
et caractérisation de leurs
micro-organismes symbiotiques.
DEA biologie Végétale, Université
Cheikh Anta Diop, Dakar, 52 p.
- SZABOLCS (I.), 1992 -
Salinization of soil and water and its
relation to desertification.
Desertification Control Bulletin,
21 : 32-37.
- TOTEY (N. G.), KULKARNI (R.),
BHOWMIK (A. K.), KHATRI (P. K.),
DAHIA (V. K.), PRASAD (A.), 1987 -
Afforestation of salt affected
wasteland I-Screening of forest tree
species of Madhya Pradesh for salt
tolerance. *Indian Forester*,
113 : 805-815.
- UNO (Y.), KANACHI (M.), INAGAKI (N.),
SUGIMOTO (M.), 1996 -
The evaluation of salt tolerance
during germination and vegetative
growth of asparagus, table beet and
sea aster. *J. Japan Soc. Hort. Sci.*,
65 : 579-585.
- VON MAYDELL (H. J.), 1990 -
Arbres et arbustes du Sahel :
leurs caractéristiques et leurs
utilisations. GTZ, Verlag Josef
Margraf, Eschborn, 531 p.
- ZEKRI (M.), 1993 -
Osmotic and toxic ion effects
on seedling emergence and nutrition
of citrus rootstocks. *J. Plant. Nutr.*,
16 : 2013-2028.

Gommose et rythmes de production gommrière chez *Acacia senegal* (L.) Willd.

Mamadou Dione,
Agroforestier

Jacques Vassal,
Botaniste-écologue

■ Introduction

Les acacias gommiers sont des éléments caractéristiques du Sahel dans lequel ils jouent un rôle éminent sur les plans écologique et socio-économique. L'exsudat qu'ils produisent au niveau de blessures naturelles ou artificielles (gomme arabique au sens large) est exploité par l'homme depuis la plus haute antiquité. Il est aujourd'hui très recherché dans différents secteurs industriels, notamment alimentaire et pharmaceutique.

Le développement de la production gommrière doit être inscrit dans la politique sahéenne de restauration des milieux désertifiés et d'amélioration du potentiel économique. Dans cette perspective, des avancées significatives dans le domaine de l'optimisation de l'exsudation gommrière sont indispensables. Elles nécessitent de mieux comprendre le déterminisme de la gommose.

La régression des gomméraires, pour une large part liée à des déficits pluviométriques, est très marquée depuis une trentaine d'années. L'amélioration de la production gommrière est ainsi devenue une préoccupation constante au Sahel. D'où les efforts qui ont été menés par différents organismes en vue de la protection et de la res-

tauration des peuplements dans différents pays, et notamment au Sénégal. Des groupes de chercheurs ont abordé le problème par diverses voies : composition chimique des gommés (Fenyo - ce volume), multiplication végétative, culture *in vitro*, germination (Borgel, Badji, Danthu, Hippolyte - ce volume), biosynthèse de la gomme (Joseleau et Ullmann, 1990), conditions écologiques (Dione, 1986 ; Sène, 1988). Cette note résume les résultats récents relatifs aux relations possibles entre exsudation gommère et comportement biologique de populations d'*Acacia senegal* dans différentes situations écologiques (plantation expérimentale de M'Biddi, nord-Sénégal). Elle fait également le point sur le processus histologique de la gommose et les facteurs inducteurs du phénomène.

Des observations histologiques ont été effectuées par Mouret (1987) et Vassal (1991) à partir de sections anatomiques effectuées sur des rameaux d'*A. senegal* provenant de différentes régions sahéliennes (Soudan, Mali, Niger, Sénégal). Au niveau d'une blessure profonde, la gommose affecte tous les tissus : ceux-ci sont remplacés, éventuellement jusqu'à la moelle, par un matériau gommeux plus ou moins épais qui durcit progressivement au contact de l'air. Dans les tissus éloignés des blessures, les poches gommeuses se constituent initialement dans la partie subcambiale du phloème, plus particulièrement dans des strates de grandes cellules riches en tanins intercalées entre des paquets de fibres également stratifiés (Vassal et Mouret, 1991). Des lacunes s'édifient par dislocation et lyse progressive des cellules tannifères (fig. 1). Leur contenu amorphe acquiert peu à peu les caractères de la gomme caractérisable par des colorations sélectives (hématoxyline de Delafield, rouge de ruthénium). Les autres tissus libériens (conducteurs et fibreux), de même que les rayons intra-libériens, sont peu à peu lysés et englobés dans des poches qui s'élargissent et s'étendent de façon centrifuge et tangentielle.

Certains vaisseaux du xylème et des cellules du parenchyme ligneux peuvent également contenir un produit de nature gommeuse. Les cellules du parenchyme ligneux renferment des réserves amyloacées abondantes (notamment à proximité des vaisseaux), dont la densité décroît à proximité des blessures. Les colorations appropriées montrent une dégradation des réserves amyloacées et leur remplacement par un matériau gommeux ainsi qu'une forte élévation de l'activité amylasique (Joseleau et

Ullmann, 1990). La gomme des vaisseaux, non formée *in situ*, proviendrait des cellules parenchymateuses adjacentes par filtration à travers les ponctuations vasculaires.

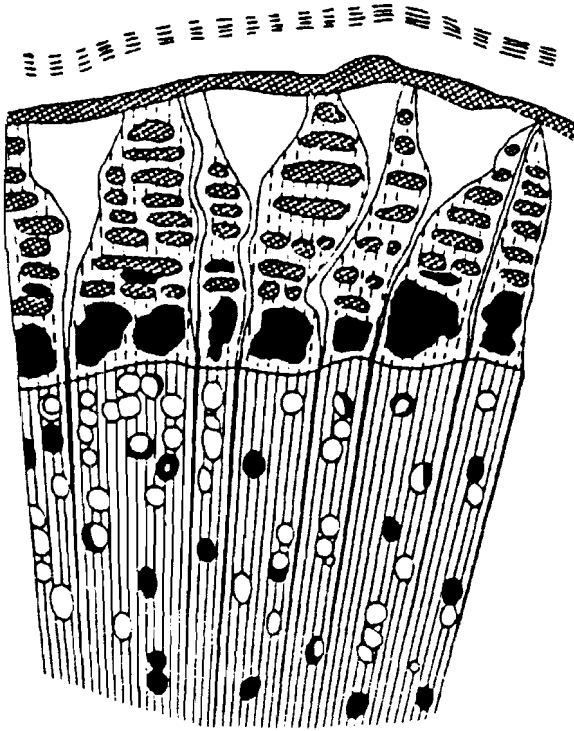


Figure 1

Transformation gommeuse des tissus (en noir) dans une fraction de rameau d'*Acacia senegal* à proximité d'une blessure artificielle (fraction de section transversale). Les poches lysigènes situées dans la partie profonde du phloème progressent de façon centrifuge en absorbant les strates de fibres libériennes (traits entrecroisés). Des vaisseaux de bois contiennent de la gomme issue du parenchyme ligneux voisin (d'après Vassal et Mouret, 1991).

La blessure, naturelle ou provoquée (« saignée »), constitue l'une des conditions nécessaires au déclenchement de l'exsudation. Mouret (1987) a mis en évidence une réduction des modifications gommeuses des cellules et de la taille des lacunes gummifères lorsqu'on s'éloigne des tissus superficiellement lésés. Ce gradient

d'induction gommeuse s'exprime à la fois tangentiellement et longitudinalement au-delà du niveau de blessure. Notons toutefois que certains arbres scarifiés ou blessés ne produisent pas de gomme, du moins en quantité sensible. D'autres conditions doivent donc être réunies pour que le processus de gommose s'effectue normalement. Certains auteurs ont ainsi anciennement invoqué l'influence inductrice de parasites tels que des champignons microscopiques ou diverses bactéries (Vassal et Dione, 1993). On considère plutôt aujourd'hui que champignons et bactéries constituent une microflore de la gomme sans rôle pathogène. Rappelons quelques tentatives récemment effectuées pour activer le processus de gommose par diverses applications chimiques : substances de croissance (AIA, cytokinines, gibbérelines), étéphon, acide abscissique. Certains résultats positifs ont été obtenus mais méritent confirmation.

■ Matériel et méthodes

La recherche des relations entre production gommère et conditions écologiques a donné lieu à une série d'expérimentations et observations dans la station forestière de M'Biddi. Sur la base des premiers résultats (Dione, 1986 ; 1989 ; Sène, 1988), un programme de recherche franco-sénégalais a été bâti en 1989 (Vassal *et al.*, 1992). Les observations ont été poursuivies jusqu'en 1993 dans le cadre d'un second programme (UNESCO-Sénégal) basé sur le même protocole. Celui-ci se fonde initialement sur l'étude de placeaux renfermant 30-40 arbres de 11 à 14 ans dans 3 situations topographiques dunaires distinctes : sommets (S), replats (R) et dépressions (D). Les semences d'où sont issus les arbres testés proviennent de la région de M'Biddi ou de peuplements du nord-Ferlo (Yawaldé-Tivaoune). Les saignées ont été principalement réalisées en octobre/novembre, période reconnue « opportune » localement. Les relevés climatiques ont été effectués dans le parc météorologique de la station de M'Biddi. Les mesures des stocks hydriques, à différentes profondeurs (jusqu'à 2,65 m), ont été faites

mensuellement à l'aide d'une sonde à neutrons Campbell 503 DR dans les 3 sites topographiques. Pour l'exposé général des recherches réalisées à M'Biddi depuis 1989, nous renvoyons le lecteur au mémoire de thèse de M. Dione (1996).

■ Résultats

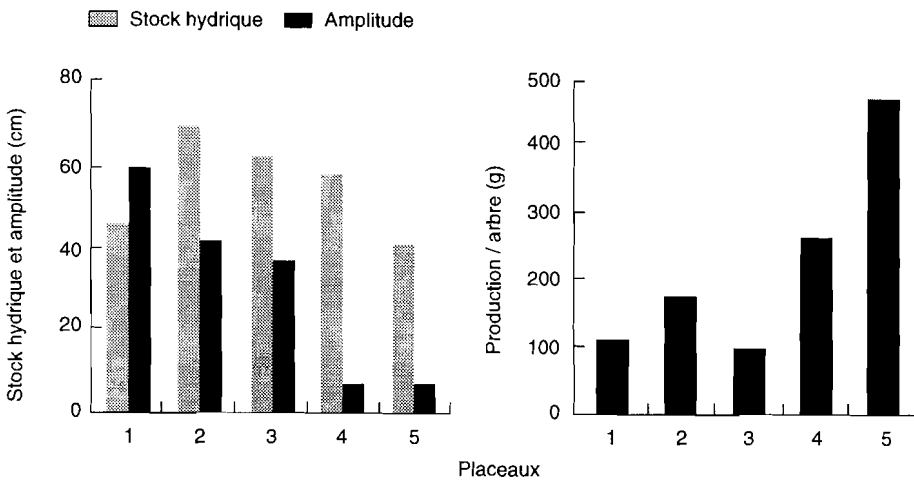
Nous résumerons ici quelques résultats concernant les rythmes saisonniers de production gommrière en relation avec différents paramètres : phénologie foliaire, stocks hydriques des sols et données climatiques.

Relations entre stocks hydriques des sols et production gommrière

Compte tenu de l'influence jusque-là mal cernée des sites dunaires (sommets, replats, dépressions) sur l'intensité de la production gommrière et le comportement biologique général des arbres (Sène, 1988 ; Sylla-Gaye, 1989) il importait d'évaluer les stocks hydriques des sols dans différentes situations topographiques et de les corrélérer aux productions moyennes des arbres dans les placeaux correspondants. Nous avons utilisé deux données relatives aux stocks hydriques : les moyennes mensuelles pour la période principale d'exsudation (décembre à mars) et les amplitudes de variation entre l'hivernage (précédant la saison de production) et la saison sèche.

Nous choisisons à titre d'exemple les résultats obtenus durant la saison sèche 1989/1990 dans les 5 placeaux ci-dessous qui ont bénéficié d'un même protocole de saignées en octobre/novembre 1989 :

- (1) dépression dunaire - D - 30 arbres ;
- (2) replat dunaire - R - 30 arbres ;
- (3) dépression dunaire - D - 30 arbres ;
- (4) sommet dunaire - S - 30 arbres ;
- (5) sommet dunaire - S - 40 arbres.



■ Figure 2

Relations entre stocks hydriques des sols et rendements gommiers. Mesures faites sur 30 arbres dans les placeaux (1) à (5) — décrits dans le texte — durant la saison de production 1989-90 (station forestière de M'Biddi, nord-Sénégal). Les placeaux sont ordonnés de gauche à droite selon les valeurs décroissantes de l'amplitude des stocks hydriques entre hivernage et saison sèche. Les arbres ont été saignés en octobre/novembre 1989.

^{1a} Les stocks hydriques relativement peu importants enregistrés dans la dépression 1, site à très faible drainage, pourraient résulter d'une très forte évaporation dans les premières tranches du sol.

^{2b} L'âge légèrement différent des arbres n'a pas été pris en compte. Nos observations n'ont pas montré de différences significatives selon l'âge des arbres quand ceux-ci ont atteint un certain état de maturité.

Dans les graphes de la figure 2, les placeaux ont été ordonnés de gauche à droite selon les valeurs décroissantes de l'amplitude des stocks hydriques. Si l'on excepte le placeau 1^{1a}, les moyennes de ces réserves en eau, calculées de décembre à mars, s'ordonnent globalement de la même façon. On note une tendance à l'augmentation du rendement moyen par arbre^{2b} parallèlement à une décroissance des moyennes et de l'amplitude des stocks hydriques des sols.

Ce résultat pourrait appuyer l'hypothèse qu'un certain déficit hydrique favorise l'exsudation de gomme. Les observations effectuées de 1991 à 1993 n'ont toutefois pas permis de confirmer cette

hypothèse. Les nouvelles recherches devraient prendre en compte des données telles que le degré de porosité du sol (évaluation des capacités de rétention au champ) et l'état et le fonctionnement hydriques des arbres (potentiels hydriques, points de flétrissement, flux de sève) afin de mieux évaluer le niveau de stress hydrique éventuellement nécessaire à l'induction de la gommose. Ces travaux devraient s'attacher également à déterminer un « seuil de volume hydrique » indispensable à la mise en œuvre du processus de gommose.

Relations entre production gommère, défoliation et données climatiques

Intensité d'exsudation et degrés de défoliation

L'existence d'un parallélisme entre les étapes de production de la gomme et la perte progressive du feuillage en saison sèche est depuis longtemps reconnue. Aussi est-ce en partie sur le rythme phénologique que se fondent les exploitants de gommères pour lancer les campagnes de saignées. On sait empiriquement que les meilleurs rendements sont obtenus si les arbres scarifiés ne conservent qu'un tiers de leur feuillage environ (Sène, 1988; Dione et Vassal, 1993). Les observations récentes à M'Biddi ont permis de mieux quantifier ce parallélisme exsudation/phénologie. Pour illustrer nos résultats, nous nous référons encore à la saison de production novembre 1989/avril 1990. La figure 3 présente les productions moyennes mensuelles par arbre de 7 placeaux dans les 5 sites dunaires cités plus haut soit un total de 280 arbres (Dione, 1996). Pour chaque mois de production, ces différentes classes sont référées au degré moyen de défoliation (en %) des arbres correspondants^{3a}.

Il apparaît que la plus forte production gommère est associée au maximum de défoliation. Une défoliation précoce (45-50 % atteints dès novembre) est synonyme de production moyenne à élevée, alors

^{3a} Les saignées tardives de mars-avril se sont révélées peu productives et par là même non recommandables si l'on souhaite préserver au mieux les arbres.

qu'un retard de la chute des feuilles (maximum 30-40 % en avril) caractérise des arbres peu ou non producteurs. Le degré maximum de défoliation des lots meilleurs producteurs (classes 2-3) survient entre novembre et janvier, c'est-à-dire dans la période de plus forte production (pic de décembre).

L'intensité de l'exsudation apparaît donc liée au rythme et au degré de défoliation. La saignée ne semble pouvoir être suivie d'une cou-

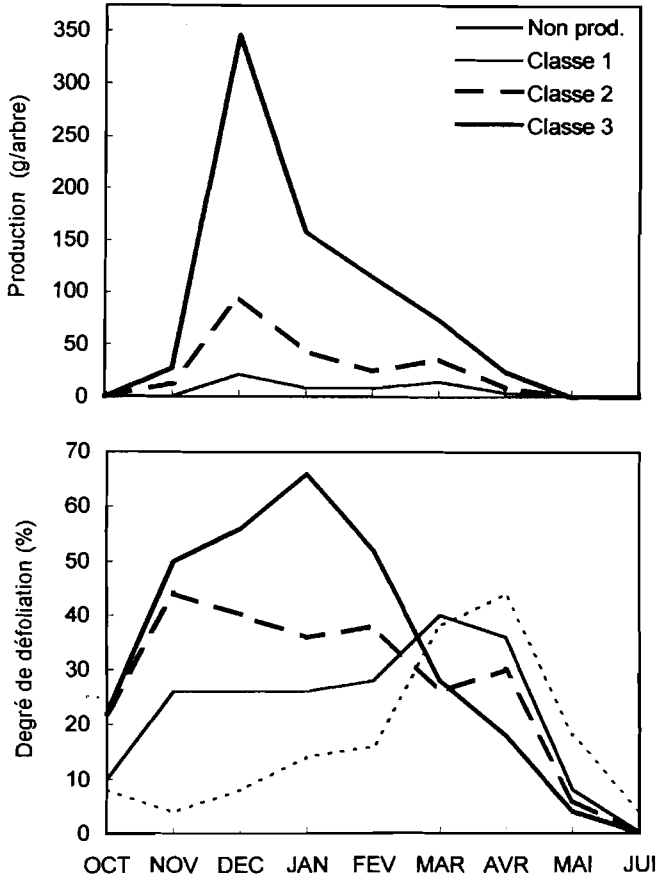


Figure 3

Production gommère et degrés de défoliation. Mesures faites durant la saison de production 1989-90 (station forestière de M'Biddi, nord-Sénégal). Les courbes correspondent à trois classes de gommère : 0, production nulle ; 1, production inférieure à la moyenne ; 2, production comprise entre 1 et 2 fois la moyenne ; 3, production supérieure à 2 fois la moyenne.

lée de gomme que si un stade suffisant de défoliation est parallèlement atteint. Des résultats très comparables sont apparus lors de la saison de production suivante 1990/91. On peut donc attendre une bonne production de gomme sur des arbres qui sont précocement dépouillés de leur feuillage. Les meilleurs rendements sont prévisibles en décembre.

Rythme général de production gommière et climat

Nous avons mis en parallèle, pour l'ensemble des 4 saisons d'étude et des placeaux observés, les données mensuelles relatives à la production gommière et au climat (températures moyennes de l'air, humidité relative, pluviométrie). On constate que l'exsudation s'amorce essentiellement en novembre, après l'arrêt des pluies et consécutivement à une chute brutale de l'humidité relative et une tendance à la diminution des températures. (fig. 4) Les pics de production, surtout observés en décembre (au plus tôt en novembre, cf. 1990), sont ainsi synchrones de degrés hygrométriques faibles et de températures relativement fraîches. L'exsudation disparaît entre

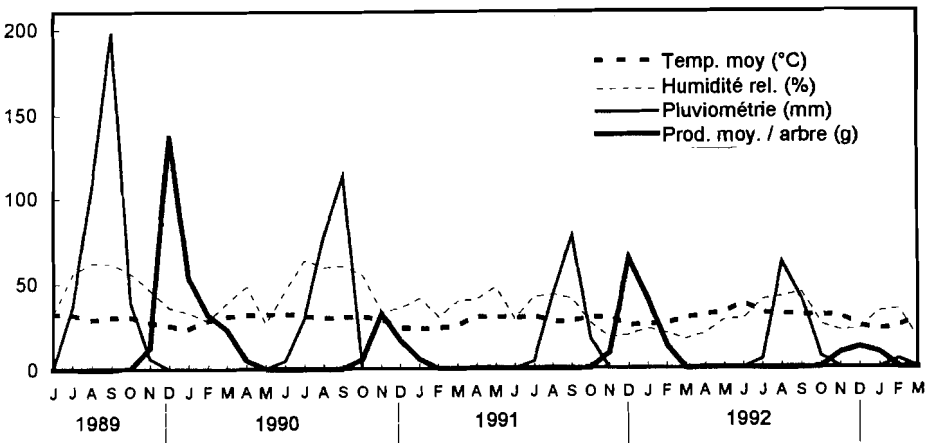


Figure 4

Relations entre le rythme de production gommière (tous lots d'étude confondus) et les données climatiques moyennes mensuelles (températures, humidité relative, hauteur de pluie) de juin 1989 à mars 1993 (station forestière de M'Biddi, nord-Sénégal).

février et avril, parallèlement à l'augmentation des températures et de l'humidité relative. Le lien entre sécheresse et exsudation gommère est donc encore ici illustré.

Conclusion

Nos résultats constituent une nouvelle avancée des connaissances dans le domaine des modalités et conditions du phénomène de la gommose. Toutefois, les mécanismes de l'initiation de la gommose et ceux de la biosynthèse de la gomme restent mal connus. Cette incertitude limite la possibilité d'activation artificielle des rendements par traitements chimiques. Nos travaux apportent un éclairage nouveau sur les liens entre rythmes de production gommère, variations climatiques et degrés de défoliation. Ces résultats expérimentaux peuvent contribuer à rationaliser la gestion des gommères, et à mieux préserver les arbres souvent soumis à une surexploitation inutile et mutilante. Un certain stress hydrique semble bien favoriser l'induction de l'exsudation, des travaux doivent néanmoins être poursuivis de façon à mieux apprécier l'incidence des déficits hydriques sur le déclenchement du processus physiologique de gommose.

Remerciements

Ces travaux ont été menés dans le cadre du projet « Modélisation du comportement et de la productivité de peuplements artificiels d'*Acacia senegal* dans le Ferlo sénégalais » financé par le Ministère français de la Recherche et de la Technologie, associant l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA) et l'Université Paul Sabatier de Toulouse (contrat MRT 88 L0465). Le projet Renforcement des Capacités Scientifiques des Pays Sahéliens financé par l'UNESCO (507/RAF 43) et mis en œuvre par l'ISRA a permis de compléter les études. Sur le terrain, nous avons bénéficié de l'assistance de MM Mamadou N'diaye, Aliuo Faye, Ibou Sène et Boubacar Sow de l'ISRA.

Bibliographie

- DIONE (M.), 1986 -
Actions de recherche et de développement sur le gommier et la gomme arabique au Sénégal. Bilan, contraintes, perspectives. Mémoire de confirmation ISRA/DRPF. Direction des Recherches sur les Productions Forestières, Dakar, 93 p.
- DIONE (M.), 1989 -
Période de saignée et potentialités en gomme arabique de quelques localités de la zone gommère du Sénégal. *In* Le gommier et la gomme arabique, actes du 3^{ème} symposium sous-régional sur le gommier et la gomme arabique (SYGGA III), Saint-Louis, Sénégal, 25-28 octobre 1988, 117-126.
- DIONE (M.), 1996 -
Recherches expérimentales sur le gommier *Acacia senegal* dans le Ferlo sénégalais. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 150 p.
- DIONE (M.), VASSAL (J.), 1993 -
Étude expérimentale des modalités de la production gommère d'*Acacia senegal*. Rétrospective des programmes de développement gommier au Sahel sénégalais. *In* Natural Resources and Social Conflicts in the Sahel. Proceedings of the 5th Sahel Workshop, Sondebörg, Danemark, 4-6 January 1993, 22-41.
- JOSELEAU (J. P.), ULLMANN (G.), 1990 -
Biochemical evidence for the site of formation of gum arabic in *Acacia senegal*. *Phytochem.*, 29 : 3401-3405.
- MOURET (M.), 1987 -
Les Acacias gommiers. Essais expérimentaux - Recherches histologiques sur la gommose. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 183 p.
- SENE (A.), 1988 -
Recherches sur la productivité gommère d'*Acacia senegal* dans le nord-Ferlo (Sénégal). Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 243 p.
- SYLLA-GAYE (C.), 1989 -
Comportement d'*Acacia senegal* en plantation et dans la nature du Sahel sénégalais. Perspectives d'avenir des reboisements gommiers. *In* Le gommier et la gomme arabique, actes du 3^{ème} symposium sous-régional sur le gommier et la gomme arabique (SYGGA III), Saint-Louis, Sénégal, 25-28 octobre 1988, 139-169.
- VASSAL (J.), 1978 -
Acacias gummifères et gommose. *In* Actes du 4^{ème} symposium sur les hydrocolloïdes, Marseille : 67-79.
- VASSAL (J.), MOURET (M.), 1991 -
Étapes histologiques du processus de gommose chez *Acacia senegal*. *In* Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides. Groupe d'Étude de l'Arbre Ed., Paris : 277-281.
- VASSAL (J.), 1991 -
État des connaissances sur l'induction de gommose chez *Acacia senegal*. *In* Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides. Groupe d'Étude de l'Arbre Ed., Paris : 271-276.
- VASSAL (J.), SALL (P. N.), DIONE (M.), FENYO (J. C.), VANDELDE (M. C.), SERVANT-DUVALLET (S.), CHAPPUIS (A.), 1992 -
Modélisation du comportement de populations artificielles d'acacias gommiers (*Acacia senegal*) dans le Ferlo sénégalais. Compte rendu de fin de programme MRT, France, 75 p.

VASSAL (J.), DIONE (M.), 1993 -
Les Acacias gommiers au Sahel :
exsudation gommère et production.
Perspectives. *In* Natural Resources

and Social Conflicts in the Sahel.
Proceedings of the 5th Sahel
Workshop, Sondebörg, Danemark,
4-6 january 1993, 180-192.

Agroforesterie et acacia

partie 2



Bilan des recherches sur les introductions d'acacias australiens au Sénégal

Abibou Gaye,
Syviculture

Pape Ndiengou Sall,
Ecophysiologiste

Samba Arona Ndiaye Samba,
Agroforestier

I Introduction

Les recherches menées au Sénégal sur les introductions d'acacias australiens ont débuté en 1973. Leur objectif était d'identifier des espèces à croissance rapide susceptibles d'être utilisées dans les différentes zones agroécologiques, pour la réintroduction de l'arbre dans l'exploitation agricole et pour l'enrichissement des formations naturelles. Au total, plus de cinquante espèces et provenances d'acacias issues pour l'essentiel des forêts sèches du Nord et de l'Ouest de l'Australie (annexe) ont été introduites à Bambey, Bandia (centre nord du bassin arachidier), Keur-Mactar (sud du bassin arachidier), Kébémér (zone littorale), Mbiddi (zone sylvopastorale) et Nianga (région du fleuve). Ces zones ont des conditions écologiques comparables à celles des zones d'origine des *Acacia*.

Après plus de 10 ans de recherches, il est possible de faire un bilan, par station, de ces introductions d'espèces et d'en tirer des conclusions en ce qui concerne leur comportement (survie, croissance en hauteur et productivité). Ce bilan, principalement tiré des

rapports d'activités de 1973 à 1990 de l'Isra-Productions forestières, ne concerne que les recherches relatives à la sylviculture des espèces en station, à l'exclusion des recherches sur la récolte, le conditionnement, le prétraitement des graines et l'élevage des plants en pépinière.

Stations et essais

Station de Bambey-ENCR

La station de Bambey-ENCR est située à l'ouest de Bambey, en bordure de la route Thiès - Diourbel. Elle a une superficie d'environ 10 hectares dont environ le quart a été réservé à des essais sur les espèces autres que les *Eucalyptus*. Les sols sont de type ferrugineux tropicaux lessivés, sur matériaux sablo-argileux remaniés. Ils sont caractérisés par une teneur en argile et limon d'environ 15 %, une réserve en eau utile de l'ordre de 3 %, un taux de saturation en bases échangeables inférieur à 50 %. Ces sols sablo-limoneux profonds sont présents notamment au sud-ouest de Bambey. Le climat est de type soudano-sahélien chaud et sec. La pluviométrie enregistrée à Bambey entre 1975 et 1989 est de 460 mm avec un minimum de 296 mm (1977) et un maximum de 660 mm (1978). L'évaporation annuelle est de l'ordre de 2342 mm. Cette partie du bassin arachidier où les reliques de forêts ont été déboisées pour la culture de l'arachide, est caractérisée par les parcs agroforestiers à *Acacia albida*. Les introductions d'*Acacia* australiens dans cette zone ont eu pour objet d'identifier des espèces à croissance rapide pour la protection des sols et des cultures, et pour la production de bois de service.

Trois essais ont été mis en place dans cette station de 1974 à 1976. L'un concerne l'introduction de 21 *Acacia* étrangers (1 à 3 provenances par espèce) dont 16 *Acacia* australiens représentés par une parcelle de 5, 10, 15 ou 25 plants sans répétition. Un autre essai compare les croissances de trois *Acacia* locaux et de deux *Acacia*

australiens. Cette comparaison a été menée dans un dispositif à 2 répétitions comprenant des placeaux élémentaires de 35 individus (5 m x 7 m). En fin février 1980, la répétition a fait l'objet d'une éclaircie systématique (1 ligne sur 2) ramenant les écartements à 3 m x 6 m fin mars 1985, les parcelles à *Acacia* australiens, montrant une forte mortalité, ont été coupées à blanc et cubées. Le troisième essai est un essai monoarbre (33 blocs) d'*Acacia* australiens portant sur 9 espèces, chacune représentée par 1 à 4 provenances. Tous les essais ont été installés après défrichage du terrain. Les plants, élevés en pépinière durant 3 mois, ont été plantés dans de grands pots (60 cm x 60 cm x 60 cm) creusés quelques jours avant la plantation ou le jour même, suivant la nature du sol. Les écartements ont été de 3 m x 3 m (densité de 1 100 arbres.ha⁻¹).

Station de Bandia

La station de Bandia est située en bordure de la route Dakar - Mbour, à environ 15 km de Mbour. Ses sols sont ferrugineux tropicaux à faciès hydromorphe (P1), ou à concrétions ferrugineuses sur matériaux gravillonnaires et cuirassés (P2), ou lessivés à taches ferrugineuses sur matériaux sablo-argileux (P4). Ces sols sont caractérisés par une forte proportion d'éléments fins, surtout en profondeur, ce qui entraîne une mauvaise infiltration de l'eau, une hydromorphie temporaire en période pluvieuse et un blocage de la pénétration racinaire en période sèche. De plus, la cuirasse (rencontrée au profil P4 à 1,10 m de profondeur), s'avère impénétrable par les racines et limite le volume exploitable par le système racinaire des arbres. La pluviométrie moyenne annuelle enregistrée à Mbour, qui était de 792 mm durant la période 1949-1967, n'était plus que de 455 mm durant la période 1968-1986, soit une baisse 43 %.

Bandia étant situé à une dizaine de kilomètres de l'océan, l'influence océanique se fait sentir sur les différents paramètres climatiques avec des variations thermiques atténuées, une hygrométrie descendant rarement en dessous de 50 % et une évapotranspiration potentielle assez importante (environ 1 500 mm.an⁻¹).

De 1977 à 1984, une trentaine d'essais concernant des espèces locales (environ 40) et des espèces exotiques (environ 80) ont été mis en place. Parmi ces espèces, environ 25 *Acacia* d'origine aus-

traliennes ont été testées. Pour tous ces essais, un défrichement intégral du terrain suivi d'un sous-solage croisé à 70 cm de profondeur et d'un labour avec un pulvérisateur à disques ont été effectués. Les plantations ont été effectuées dans de petits potets (20 cm x 20 cm x 20 cm) creusés juste avant la plantation.

Station de Keur-Mactar

Le bassin versant du Sine-Saloum (bras de mer) est essentiellement caractérisé par des sols plus ou moins salés et acides, inondés ou non, dépourvus de végétation naturelle ou couverts d'un maigre taillis, impropre à l'agriculture et sans grand intérêt pour l'élevage. Ce processus de dégradation a débuté probablement au siècle dernier, lorsque la végétation originelle, constituée essentiellement de mangrove et de savanes arbustives à dominance d'*Acacia* ou de Combrétacées, a été détruite, laissant derrière elle des espaces dénudés avec efflorescences salines en surface (tannes). On estime aujourd'hui la superficie de ces terres à 230 000 hectares (ISRA, 1996). Les recherches sur les possibilités de reboisement de ces tannes et de leurs abords ont commencé en 1967, avec comme objet d'identifier une ou plusieurs espèces forestières pouvant s'y développer.

La station de Keur-Mactar se trouve à une vingtaine de kilomètres au sud de Kaolack, en zone soudano-sahélienne sur sols très hétérogènes, allant du *solontchak* avec efflorescences salines en surface aux bourrelets sableux et argilo-limoneux d'apport fluvial et éolien. Le relief très accusé comprend des dépressions inondées pendant la saison des pluies. Le climat est caractérisé par une longue saison sèche (8 mois) et une courte saison des pluies (juillet-octobre). La pluviométrie moyenne annuelle relevée à Kaolack pour la période 1976-1988 est de 493,5 mm. L'évapotranspiration annuelle est de l'ordre de 1 600 mm avec un déficit hydrique très important entraînant la salinisation et l'acidification des cours d'eau, des nappes et des sols. Cela se traduit par la transformation de la végétation et l'extension des tannes vifs. Six types de milieux ont été distingués à Keur-Mactar : tannes purs, tannes enherbés, milieu à *Acacia senegal*, milieu à *Pari-nari macrophylla*, milieu à *Combretum* et les bas-fonds.

En 1977, un essai monoarbre de 9 *Acacia* australiens comprenant 30 blocs a été mis en place à Keur-Mactar avec comme objectif d'étudier le comportement de ces *Acacia* sur les différents types de milieux qui ont été identifiés (Niang, 1985).

Station de Nianga

La station de Nianga se trouve dans la vallée du fleuve Sénégal, zone inondable caractérisée par une pluviométrie faible (moins de 200 mm pour les quinze dernières années), une forte évapotranspiration (3600 mm) et des sols limoneux-argileux à argileux très compacts et peu perméables. La végétation est dominée essentiellement par des peuplements à *Acacia nilotica* var. *tomentosa* fortement dégradés sous les effets conjugués de la sécheresse et de l'exploitation abusive.

Avec les possibilités d'irrigation, des reboisements intensifs visant la production de bois de feu et de service, la création de brise-vent dans les périmètres hydroagricoles et la protection des canaux et des rizières y ont été développés.

En 1979, *Acacia holosericea* a été introduit en compagnie d'*A. rad-diana*, *A. nilotica*, *A. senegal* et *Prosopis juliflora*. Les essais consistaient à suivre le comportement de ces espèces sur des placaux de 50 à 80 individus en général, non répétés, avec une densité de plantation de 1 666 plants.ha⁻¹ (3 m x 2 m). A 52 mois, *A. holosericea* a fait l'objet d'une coupe totale tandis que des éclaircies systématiques (1 arbre sur 2 en quinconce) ont été effectuées sur les autres espèces (Dubus, 1984).

Station des Bayottes

La station des Bayottes est située dans une forêt classée à 17 km au Sud de Ziguinchor (Casamance), sur sols ferrallitiques plus ou moins lessivés en argile à la surface. Le climat est caractérisé par une forte pluviométrie (> 1 000 mm.an⁻¹) et une longue saison sèche (7 mois) atténuée par la proximité de l'Océan Atlantique. La végétation est composée d'un mélange d'essences soudaniennes et guinéennes avec une prédominance de *Pterocarpus erinaceus* et

Daniella oliveri, le sous-bois étant formé de Combrétacées, de lianes et de végétaux herbacés.

En 1984, une dizaine d'espèces d'*Acacia* australiens (Vincenti, 1987) ont été introduites dans un dispositif comprenant trois blocs et des placeaux élémentaires de 35 plants à l'écartement de 3 m x 2,5 m.

Station de Mbiddi

Cette station se trouve en zone sahélienne du Sénégal. C'est une zone à vocation essentiellement sylvopastorale, caractérisée par un grand déficit hydrique et une relative pauvreté des sols qui expliquent le faible niveau de productivité des peuplements ligneux. Le climat de la station de Mbiddi est de type sahélo-saharien dont les principales caractéristiques sont la faible pluviométrie (250 mm en moyenne de 1975 à 1984 et moins de 200 mm de 1985 à 1993), une longue saison sèche (10 mois) et une forte évapotranspiration, de l'ordre de 3 800 mm. Les sols sont ferrugineux tropicaux peu lessivés, pauvres en matières organiques et très sensibles à l'érosion éolienne. La végétation, fortement dégradée par le déficit hydrique et la surexploitation, est une savane arbustive à Mimosacées et à graminées annuelles. *Acacia senegal*, *A. raddiana* et *Balanites aegyptiaca* sont les espèces ligneuses prédominantes de cette zone.

Dans une optique de production de fourrage et de lutte contre l'érosion éolienne, de nombreuses espèces, parmi lesquelles des *Acacia* australiens, ont été introduites en 1977 à Mbiddi. Les *Acacia* australiens comprenaient *A. holosericea*, *A. trachycarpa*, *A. tumida*, *A. sclerosperma* et *A. pyrifolia*. Les essais ont été mis en place dans un dispositif en blocs complets randomisés (3 blocs) avec des parcelles élémentaires de 36 plants à l'écartement de 6 m x 6 m. Les plantations ont été effectuées dans de grands potets (60 cm x 60 cm x 60 cm) creusés juste avant la plantation.

Station de Kébémér

La station de Kébémér se situe en zone des Niayes, bande côtière large de 10 km environ qui s'étend de Dakar à Saint-Louis sur 180 km. Les Niayes sont caractérisés par une série de bandes

dunaires et cuvettes interdunaires qui recèlent des groupements végétaux particuliers (*Elaeis guineensis*, *Borassus aethiopicum*,...). Vers le continent, le cordon littoral se termine par un front élevé où s'accumule le sable. La composante pédologique est constituée essentiellement par un matériau dunaire, comportant des sols minéraux bruts, peu fertiles. Les seuls endroits propices à l'agriculture sont les dépressions interdunaires, riches en limons et en matière organique. La zone des Niayes est comprise entre les isohyètes 200 et 300 mm par suite du glissement constant de ceux-ci vers le sud. Ainsi, l'isohyète 300 mm est passé par Dakar en 1983 alors qu'il se situait au-dessus de Saint-Louis avant 1960. La pluviométrie enregistrée à Kébémér entre 1975 et 1986 est de l'ordre de 286 mm, avec une forte variabilité interannuelle.

Dans le cadre d'un programme de fixation des dunes du littoral et de protection des cuvettes maraîchères, de nombreux *Acacia* australiens ont été testés dans le projet PNUD de conservation des terres du littoral. Les espèces plantées comprenaient *A. holosericea*, *A. tumida*, *A. trachycarpa* et *A. cyclops*. Les espèces étaient testées directement en bordure de la mer et à l'arrière de la bande des filaos large de 300 m. Aucun détail n'a pu être obtenu sur le dispositif expérimental.

■ Résultats

Station de Bambey-ENCR

Dans l'essai d'introduction d'espèces étrangères (1974), chacun des 16 *Acacia* australiens était représenté par une parcelle de 5, 10, 15 ou 25 plants sans répétition. Les résultats obtenus sur des échantillons de 5 ou 10 arbres sont donc à considérer avec prudence. De cet essai, on peut retenir quatre espèces qui ont donné de bons résultats, les autres s'étant révélées inadaptées aux conditions de la station. Ce sont *A. trachycarpa*, *A. tumida*, *A. holosericea* et *A. bivenosa*, qui ont respectivement enregistré des taux de survie de 87, 80, 68 et 67 % après huit ans de plantation. La hauteur de ces quatre espèces a respectivement été de 3,10, 4,90, 5,50 et 2,90 m en huit ans (tabl. 1).

Dans l'essai monoarbre (1976) où sont mélangées pied à pied des espèces dont le développement est différent, le comportement d'un individu est influencé par les individus voisins dès que l'effet de concurrence intervient. On peut donc considérer qu'au-delà de la troisième année, les valeurs obtenues ne sont plus représentatives des moyennes du peuplement. Cet essai a néanmoins confirmé les résultats de l'essai introduction d'espèces étrangères de 1974. En effet, les 4 espèces ont présenté des survies variant de 79 à 97 % (tabl. 2). On a cependant noté un taux de survie supérieur chez

Espèces	Nombre d'arbres plantés	Taux de survie (%)	Hauteur (cm)	Surface terrière à l'hectare (m ² .ha ⁻¹)
<i>A. tumida</i> Cape Leveque (WA)	5	80	490	20,4
<i>A. holosericea</i> Pine Creek (NTA)	25	68	550	14,1
<i>A. trachycarpa</i> Port Hedland (WA)	15	87	310	13,4
<i>A. bivenosa</i> Cape Range (WA)	15	67	290	6,0

■ Tableau 1

Caractéristiques de quatre *Acacia* australiens après 8 ans de plantation à Bambey. Expérimentation de 1974.
La surface terrière est l'aire de la section des tiges au collet.

Espèces	Provenances	Nombre d'arbres plantés	Taux de survie (%)	Hauteur (cm)	Surface terrière à l'hectare (m ² .ha ⁻¹)
<i>A. tumida</i>	Cape Leveque (WA)	15	87	360	12,2
<i>A. holosericea</i>	Mandora (WA)	33	91	370	6,6
	Bambey	33	85	350	5,1
<i>A. trachycarpa</i>	Bambey	33	79	240	4,3
<i>A. bivenosa</i>	Cape Range (WA)	33	97	250	6,7
	Bambey	33	94	260	5,1

■ Tableau 2

Caractéristiques de quatre *Acacia* australiens après 3 ans de plantation à Bambey de l'essai monoarbre (1976).

A. bivenosa contrairement à l'essai de 1974 dans lequel cette espèce avait enregistré non seulement le taux de survie le plus bas (67 %) mais également la plus faible hauteur (2,90 m).

L'examen du tableau 2 montre en outre que la provenance de Bambey, résultant du croisement de plusieurs provenances introduites en 1974, a des performances inférieures à celles des provenances directes. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les premières fructifications ne donnent pas toujours des produits de qualité.

Dans l'essai comparatif de la croissance de 3 *Acacia* locaux et de 2 *Acacia* australiens (Bambey, 1976), les principales caractéristiques des 5 espèces avant et après l'éclaircie sont résumées dans le tableau 3. De l'examen de ce tableau et des fiches de cubages de ces espèces, il est possible de tirer les conclusions suivantes :

Pour *Acacia seyal*, l'éclaircie ne semble avoir aucun effet jusqu'à l'âge de 11 ans. Avec des écartements de 3 m x 3 m, la productivité serait maximale à 6 ans ($3,3 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

Acacia senegal est caractérisé par une forte croissance jusqu'à l'âge de 4 ans. A cet âge, la productivité moyenne serait d'environ $2,4 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. L'éclaircie pratiquée à 4 ans a eu une influence très nette à partir de la cinquième année de plantation. Il paraît donc souhaitable d'adopter, pour cette espèce, des écartements minimums de 3 m x 6 m qui devraient faciliter le gemmage ultérieur.

Chez *Acacia tortilis*, l'effet de l'éclaircie apparaît à partir de 6 ans avec une productivité maximale de $2,5 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ à l'écartement de 3 m x 3 m. On peut donc préconiser un écartement minimum de 3 m x 3 m et une éclaircie à 6 ans.

Pour *Acacia holosericea*, l'éclaircie pratiquée à 4 ans a eu un effet très sensible à partir de 6 ans. L'absence d'éclaircie sur la parcelle à écartement de 3 m x 3 m s'est traduite par une mortalité de 46 % en 4 ans. Ainsi, avec des écartements de 3 m x 3 m, la productivité maximale est obtenue à 4 ans et peut être estimée à $2,4 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. A partir de cet âge, il est nécessaire de procéder à une éclaircie ramenant les arbres à des écartements de 3 m x 6 m. La productivité globale d'une telle parcelle à l'âge de 9 ans serait alors de $2,2 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. Notons enfin que la coupe rez-de-terre effectuée en 1985 a entraîné la mort de toutes les souches.

Écartement : 3 m x 3 m

Espèces	Répétition	juin 1979			février 1980 - Production	
		Taux de survie (cm)	Hauteur (%)	Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	Feuille sèche (t.ha ⁻¹)	bois vert (t.ha ⁻¹)
<i>A. seyal</i>	R1	91	260	2,6	0,22	4,8
	R2	91	310	3,4	-	-
<i>A. senegal</i>	R1	100	270	3,5	0,07	10,9
	R2	97	270	3,9	-	-
<i>A. tortilis</i>	R1	100	240	3,2	0,14	6,5
	R2	100	310	3,9	-	-
<i>A. holosericea</i>	R1	97	320	4,4	2,93	13,2
	R2	91	340	4,0	-	-
<i>A. trachycarpa</i>	R1	83	240	5,9	2,19	11,7
	R2	77	260	5,6	-	-

Écartement : 3 m x 6 m pour R1 ; 3 m x 3 m pour R2

Espèces	Répétition	juin 1984			Productivité maximale (m ³ .ha ⁻¹ .an ⁻¹)
		Taux de survie (%)	Hauteur (cm)	Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	
<i>A. seyal</i>	R1	91	390	3,5	3,6 à 6 ans
	R2	91	-	8,1	
<i>A. senegal</i>	R1	100	-	7,9	2,4 à 4 ans
	R2	97	-	6,8	
<i>A. tortilis</i>	R1	100	440	6,4	2,6 à 6 ans
	R2	100	450	12,5	
<i>A. holosericea</i>	R1	95	540	8,9	2,4 à 4 ans
	R2	49	340	5,4	
<i>A. trachycarpa</i>	R1	83	340	6,1	2,5 à 4 ans
	R2	54	380	10,1	

I Tableau 3

Caractéristiques des 3 espèces locales et de 2 espèces australiennes (essai 1976) de 1979 à 1985.

Pour *Acacia trachycarpa* (ex *linarioïdes*), l'effet de l'éclaircie a été plus sensible sur le taux de survie que sur la croissance. Une mortalité de 30 % a été notée de 1979 à 1984 avec l'écartement 3 m x 3 m alors qu'aucune mortalité n'a été notée dans les parcelles éclaircies (3 m x 6 m). La productivité maximale a été atteinte à 4 ans avec environ $2,5 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. Sur les sols de Bambey, cette espèce peut donc être plantée à faible écartement, à condition que l'éclaircie soit effectuée assez tôt. Exploitée à 4 ans, *Acacia trachycarpa* pourrait fournir une quantité de bois du même ordre de grandeur qu'*A. holosericea*. Mais elle fournit également à cet âge une quantité appréciable de fourrage ($2,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ de feuilles sèches). Appétée par les bovins, ovins et caprins, cette espèce a toutefois une faible valeur énergétique et azotée (Hamel, 1980). Seulement 12,5 % de souches ont rejeté à la suite du recépage rez-de-terre pratiqué en mars 1985. Il est donc nécessaire de poursuivre des recherches pour déterminer les hauteurs et les dates de coupe qui permettent aux souches de rejeter. Si cette question était maîtrisée, *A. trachycarpa* pourrait être planté pour produire un fourrage de complément.

Station de Bandia

Parmi les espèces étrangères initialement testées à Bandia, seules 9 espèces australiennes (dont 6 *Acacia* à phyllodes), 5 espèces d'Amérique du sud (dont 3 du nord-est brésilien), 4 espèces indiennes et 2 espèces de l'est africain se sont révélées bien adaptées aux conditions de la zone. Les espèces provenant d'Afrique du Nord et d'Amérique du Nord (surtout Mexique et USA) ont donné des résultats décevants. Les caractéristiques des 6 *Acacia* australiens retenus figurent au tableau 4.

Acacia trachycarpa (ex *linarioïdes*), *A. aneura*, *A. lisypholia* et *A. stipuligera* ont été provisoirement retenus en attendant que des recherches complémentaires apportent des réponses sur leur gestion, notamment en haie vive ou en brise-vent.

Acacia sclerosperma a été l'acacia australien le plus longévif dans les conditions de Bandia (taux de survie supérieur à 90 % à l'âge de 11 ans). Cette espèce multicaule est très probablement, avec *A. bivenosa*, une des espèces les mieux adaptées à la lutte anti-érosive en plantation linéaire.

Acacia bivenosa est une espèce plus buissonnante qu'*A. sclerosperma*, mais moins longévive. Il semble qu'il existe de nombreux hybrides de ces deux espèces.

Pour évaluer la productivité des *Acacia* australiens, des éclaircies systématiques d'une ligne sur deux ont été réalisées en juin 1988 dans les essais mis en place en 1977 et en 1982 (tabl. 5).

A l'examen du tableau 5, il apparaît que ces espèces australiennes ont une faible productivité (moins de $0,7 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour la plupart). Compte tenu de leur croissance relativement rapide au jeune âge, de leur caractère multicaule et de leur faculté à conserver un feuillage permanent, ces espèces peuvent néanmoins être retenues

Espèces	Nombre d'arbres plantés	Caractéristiques à 6 ans				Caractéristiques à 8 ans		
		% survie	H (cm)	S (cm ²)	G (m ² .ha ⁻¹)	H (cm)	S (cm ²)	G (m ² .ha ⁻¹)
<i>A. trachycarpa</i>	240	65	390	110	4,0	-	-	-
<i>A. lisypholia</i>	64	69	390	111	3,8	-	-	-
<i>A. stipuligera</i>	64	70	350	-	-	-	-	-
<i>A. aneura</i>	196	73	505	92	2,3	-	-	-
<i>A. bivenosa</i>	20	-	-	-	-	350	100	4,7
<i>A. sclerosperma</i>	60	-	-	-	-	369	95	4,5

H = hauteur; S = surface terrière (aire de la section moyenne au collet des tiges); G = surface terrière à l'hectare

Tableau 4
Caractéristiques des *Acacia* australiens sélectionnés à Bandia.

Espèces	Âge d'exploitation	Bois vert			
		Production		Productivité	
		t.ha ⁻¹	m ³ .ha ⁻¹	t.ha ⁻¹ an ⁻¹	m ³ .ha ⁻¹ an ⁻¹
<i>A. sclerosperma</i>	11 ans	-	12,0	-	1,1
<i>A. aneura</i>	6 ans	3,0	3,4	0,6	0,6
<i>A. lisypholia</i>	6 ans	4,5	4,1	0,7	0,7
<i>A. stipuligera</i>	6 ans	4,0	3,8	0,8	0,6

Tableau 5
Productivité de quelques *Acacia* australiens sélectionnés à Bandia.

pour constituer rapidement l'étage inférieur des brise-vent ou être utilisés dans les dispositifs antiérosifs.

Cependant, certaines de ces espèces peuvent dépérir d'autant plus rapidement que la pluviométrie est déficitaire. A ce titre, *Acacia lisypholia* et *A. stipuligera* ont provisoirement été retenus. Il convient donc de poursuivre les recherches sur la gestion de ces espèces qui devraient être installées en plantations linéaires plutôt qu'en peuplements.

Huit mois après les coupes effectuées en juin 1988, sur les quatre *Acacia* âgés de 5 à 11 ans, moins de 7 % des souches avaient rejeté. Au moment des éclaircies, la plupart de ces espèces montraient des signes de dépérissement. Il est probable que pour conserver une certaine aptitude à rejeter, ces espèces doivent être recépées à des âges relativement jeunes.

Station de Keur Mactar

Les résultats montrent, après douze ans de recherche, qu'aucune des espèces introduites ne s'est pratiquement pas adaptée aux tannes (purs ou enherbés) (tabl. 6). Pour le milieu à *Parinari macrophylla*, aucune

Espèces	Milieux (a)					
	1	2	3	4	5	6
<i>A. holosericea</i>	-	-	+	+/-	+	+
<i>A. trachycarpa</i>	-	-	+/-	-	+	-
<i>A. tumida</i>		-	-	-		-
<i>A. bivenosa</i>		-	+	-	+	-
<i>A. sclerosperma</i>		+/-	+	-	+	-
<i>A. pyrifolia</i>		-	-			
<i>A. monticola</i>			-	-		-
<i>A. plectocarpa</i>			-		-	
<i>A. coriacea</i>			-	-		

(a) : 1 : Tannes purs ; 2 : Tannes enherbés ; 3 : milieu à *A. seyal* ; 4 : milieu à *Parinari macrophylla* ; 5 : milieu à *C. glutinosum* ; 6 : Bas-fonds
 (-) : espèce à proscrire ; (+) : espèce à retenir ; (+/-) : comportement de l'espèce moyen à médiocre

Tableau 6

Conclusions tirées après 12 ans de recherche sur le comportement de 9 *Acacia* australiens à Keur-Mactar.

espèce n'a eu un comportement satisfaisant, contrairement au milieu à *Combretum glutinosum* où *Acacia holosericea*, *A. trachycarpa*, *A. bivenosa* et *A. sclerosperma* ont été performantes. Ces quatre *Acacia* peuvent être retenus pour introduction dans ce milieu. Pour les bas-fonds, seul *A. holosericea* peut être retenu. Donc, dans les mêmes conditions que celles de Keur-Mactar, *A. holosericea* conviendrait aux milieux à *A. seyal*, à *Combretum glutinosum*, aux bas-fonds et, à un degré moindre, au milieu à *Parinari macrophylla*. *A. trachycarpa* ne pourrait être productif que dans le milieu à *Combretum glutinosum* et *A. bivenosa* et *A. sclerosperma* pourraient être introduits dans les milieux à *A. seyal* et à *Combretum glutinosum*. Les espèces comme *A. pyrifolia*, *A. monticola*, *A. plectocarpa* et *A. coriaca*e ont quasiment disparu des milieux où ils ont été introduits.

Station de Nianga

Acacia holosericea représente la seule espèce d'acacia australien introduite en milieu irrigué. L'essai mis en place en 1979 a permis de suivre la productivité de cet acacia en rapport avec d'autres espèces (tabl. 7). *A. holosericea* fournit en irrigué une productivité ($9,7 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) nettement supérieure aux *Acacia* locaux ($3-6 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), ce qui n'était pas le cas à Bambey où les productivités des *Acacia* locaux et australiens étaient quasiment équivalentes ($2,4 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$). Par ailleurs, *A. holosericea* est beaucoup moins productif que *Prosopis juliflora* ($12 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), espèce originaire d'Amérique latine. Un aspect important à souli-

Espèces	Volume ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$)	Productivité ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$)
<i>Acacia holosericea</i>	42,2	9,7
<i>Acacia tortilis</i> var. <i>raddiana</i>	26,0	6
<i>Acacia nilotica</i>	14,6	3 - 3,5
<i>Acacia senegal</i>	14,0	3 - 3,5
<i>Prosopis juliflora</i>	53,0	12 - 12,5

■ Tableau 7
Productivité à 52 mois de quelques espèces
en plantation irriguée (1982).

gner en plantation irriguée est l'aptitude d'*A. holosericea* à rejeter à partir de la souche. En effet, plus de 70 % des souches des arbres recépés à 52 mois ont pu rejeter, alors que cette aptitude a été nulle au même âge pour les plantations à sec.

Station des Bayottes (Casamance)

Les principaux résultats obtenus sur l'introduction des *Acacia* australiens sont résumés sur le tableau 8.

Acacia mangium, *A. holosericea* et *A. tumida* sont bien présents à 2 ans et ont un développement important qui est de l'ordre de 5 m. Cependant, dès l'âge de 4 ans, ces *Acacia* montrent des signes de dépérissement, faisant apparaître la nécessité de maintenir une rotation rapide. *Acacia monticola*, *A. trachycarpa* et *A. dunii* ont donné des résultats très moyens. Quand aux autres (*A. pyrifolia*, *A. coriacea*, *A. farnesiana*, *A. bivenosa* et *A. sclerosperma*), ils ont pratiquement disparu à 2 ans.

Espèces	Taux de survie (%)	Hauteur (m)
<i>A. mangium</i>	96.6	5.60
<i>A. holosericea</i>	97.1	5.09
<i>A. tumida</i>	76.9	4.75
<i>A. monticola</i>	79.0	2.84
<i>A. trachycarpa</i>	58.1	2.02
<i>A. dunii</i>	31.4	5.35
<i>A. pyrifolia</i>	9.5	1.03
<i>A. coriacea</i>	1.9	0.90
<i>A. farnesiana</i>	1.9	0.40
<i>A. bivenosa</i>	0	-
<i>A. sclerosperma</i>	0	-

Tableau 8
Taux de survie et hauteur à 2 ans d'*Acacia* australiens introduits aux Bayottes.

Station de Mbiddi

Parmi les *Acacia* australiens introduits dans cette zone dans une optique de production de bois, de fourrage ou de lutte contre l'érosion éolienne se trouvent *Acacia holosericea*, *A. trachycarpa*, *A. bivenosa*, *A. tumida* et *A. pyrifolia*.

Les espèces ont généralement un bon développement durant la première année de plantation. Cependant, dès la seconde année, on note une quasi disparition d'*A. holosericea* et *tumida* ainsi que le dépérissement des autres espèces qui ne survivent pas au-delà de 5 ans.

Station de Kébémér

Le projet PNUD de conservation des terres du littoral a introduit de nombreux *Acacia* australiens avec comme but de trouver des espèces susceptibles d'être utilisées pour la fixation des dunes du littoral. Il est à retenir que les dispositifs expérimentaux ne sont pas précisés dans les différents rapports relatifs à l'introduction d'acacias australiens à la station de Kébémér. Néanmoins, les résultats obtenus laissent apparaître qu'aucune des espèces testées en bordure de mer ne s'est révélée adaptée et qu'elles disparaissent dès la première année de plantation. Lorsque les *Acacia* australiens sont utilisés en arrière bande des filaos, seuls *A. holosericea* et *A. trachycarpa* se sont bien maintenus et peuvent être utilisés dans la protection maraîchère.

Conclusion

Les introductions des *Acacia* australiens au Sénégal ont permis à la recherche forestière d'accumuler une riche expérience dont les principales conclusions sont résumées ci-dessous.

Pour chaque zone agroécologique, il est possible de définir les *Acacia* australiens susceptibles de s'y adapter.

Ainsi, pour le bassin arachidier, on peut retenir sur sable limoneux « deck dior », *A. holosericea*, *A. trachycarpa*, *A. bivenosa* et *A. sclerosperma* et sur les limons argilo-sableux, *A. trachycarpa*, *A. bivenosa* et *A. sclerosperma*.

Sur les sols salés du delta du Sine-Saloum, aucune espèce ne convient sur les tannes purs et enherbés alors qu'*A. holosericea*, *A. bivenosa* et *A. sclerosperma* peuvent être utilisés sur les milieux aux abords des tannes.

Pour la zone sylvopastorale (zone sahélienne), de même qu'en bordure directe des zones littorales, aucune des espèces qui y ont été testées n'a pu s'adapter.

Par contre, en zone humide, on peut retenir *A. holosericea*, *A. tumida*, *A. mangium* et *A. monticola*.

Les *Acacia* australiens introduits au Sénégal se caractérisent par une durée de vie relativement courte car la plupart des espèces commencent à dépérir au-delà de 4 ans et perdent leur aptitude à rejeter à partir de la souche. Aussi, une bonne gestion des plantations d'acacias australiens exige de procéder à leur exploitation à des âges relativement jeunes.

Les espèces d'acacias australiens testées au Sénégal ont des utilisations diverses. Outre le bois, elles peuvent servir comme brise-vent (*A. holosericea*), comme fourrage (*A. trachycarpa*) ou comme protection des sols (*A. bivenosa*, *A. sclerosperma*).

Bibliographie

COSSALTER (C.), 1985 -

« Introduction d'acacias australiens en Afrique Tropicale sèche : Premier bilan et nouveau matériel végétal disponible pour la poursuite des introductions ». In : *Colloque sur l'établissement et la productivité des plantations forestières en région semi-aride*, Texas & I. University. CTFT, Département Forestier du CIRAD, 33 p.

DUBUS (P), 1984 -

Expérimentations sur les plantations forestières irriguées dans la vallée du fleuve Sénégal. Station ISRA/CNRF de Nianga, département de Podor. CTFT, France.

HAMEL (O.), 1980 -

« Acclimatization and utilisation of phyllodineous Acacias from Australia in Senegal ». In : *Browse in Africa, the current state of knowledge*,

H. N. Le Houerou éd., ILCA,
International Symposium on
Browse in Africa, Addis Abeba,
8-12 avril 1980 : 361 - 381.

ISRA 1996 -
Plan stratégique : 1997-2002.

NIANG (A. I.), 1985 -
*Étude des reboisements sur
les terres salées du Sine Saloum*

*(Sénégal). Bilan et perspective
de douze années de recherches.*
Mémoire de fin d'études, ENGREF,
Montpellier, France, 127 p.

VINCENTI (O.), 1987 -
*Bilan de vingt années
de recherches forestières en
Basse Casamance (Sénégal).*
ISRA/DRPF 82 p.

Annexe

Espèce	Provenance	Année de mise en place des principaux essais : Sénégal	Sites des essais (a)
<i>A. acradenia</i>	Région Nord Ouest, W.A. Australie	1982	1, 2
<i>A. ampliceps</i>	Bromme-Derby, W.A. Australie	1982	1, 2
<i>A. aneura</i>	Provenance inconnue (1)	1982	2
	Sud Est Mt Howitt, QLD Australie	1982	2
	Nord Eromanga, QLD Australie	1984	2
	Ouest Morven, QLD Australie	1984	2, 3
	Est Charleville, QLD Australie	1984	2
	Nord St George, QLD Australie	1984	2
	Ouest Cobar, NSW Australie	1984	2
	Tanami Rd Stuart Hwy, NT Australie	1984	2
	Vaughan Springs, NT Australie	1984	2
	Ouest Floodout, NT Australie	1984	2,3
	Ouest Glen Helen, NT Australie	1984	2,3
	Kalgoorlie area, W.A. Australie	1984	2
	Ouest Jameson, W.A. Australie	1984	2,3
<i>A. baileyana</i>	Provenance inconnue (2)	1980	1,2
<i>A. bivenosa</i>	Mandora, W.A. Australie	1974-1976-1977	1, 2, 3
	Barradale R.H. Yanrey, W.A. Australie	1974-1976	1, 2
	Cape Range N.P. Onslow, W.A. Australie	1974-1976-1977	1, 2, 3
	(<i>ex situ</i> 1 457) Bambey, Sénégal	1977	1, 2, 3
	(<i>ex situ</i> 1 538) Bambey, Sénégal	1981	2
Broome, W.A. Australie	1984	5	
<i>A. coriacea</i>	Marble Bar, W.A. Australie	1974	1, 2
	Yanrey, W.A. Australie	1977	1, 2, 3
	Cape range N.P. Onslow, W.A. Australie	1981	1, 2
	Port Hedland-Broome, W.A. Australie	1983	1, 2
	Rabbit Flat, NT Australie		

(a) : 1 : Bambey ; 2 : Bandia ; 3 : Keur-Mactar ; 4 : Nianga ; 5 : Bayottes ; 6 : Mbiddi ; 7 : Kébémér

Annexe

Acacia australiens introduits au Sénégal au cours de la période
1974-1984 (adapté de Cossalter, 1985)

Espèce	Provenance	Année de mise en place des principaux essais : Sénégal	Sites des essais (a)
<i>A. cowleana</i>	Vaughan Springs, NT Australie	1983-1984	1, 2
<i>A. cyclops</i>	Bizerte, Tunisie	1977	1, 2, 7
<i>A. dunii</i>	Kalamburu Reserve-Drysdale, W.A. Aust.	1974-1976-1977	1, 2
	(<i>ex situ</i> 1395) Bambey, Sénégal	1977-1984	1, 5
<i>A. eriopoda</i>	Broome, W.A. Australie	1981	1, 2
<i>A. farnesiana</i>	Yanrey, W.A. Australie	1974	1, 2
	Tunisie (<i>ex situ</i> 1534) Bambey, Sénégal	1979-1984	1, 5
<i>A. hammondii</i>	Région Nord Ouest, W.A. Australie	1982	2
<i>A. hilliana</i>	La Grange Mission-Broome, W.A. Australie	1982	27
<i>A. hippuroides</i>	Broome, W.A. Australie	1981	2
<i>A. holosericea</i>	Pine creek, NT Australie	1977	1, 2
	Arnhem Bay, NT Australie	1974-1976-1977	1, 2, 3, 6, 7
	Mandora, W.A. Australie	1976-1977-1979	1, 2, 3, 6, 7
	Vaughan Springs, NT Australie	1981	1, 2
	Mt Molloy, QLD Australie	1983-1984	4, 5
<i>A. inaequilatera</i>	Marble Bar, W.A. Australie	1974-1978	1, 2
	(<i>ex situ</i> 1509) Bambey, Sénégal	1979	1, 2
<i>A. ligulata</i>	Provenance inconnue (1)	1982	2
<i>A. lysiphloia</i>	Broome, W.A. Australie	1982	2
<i>A. monticola</i>	Mandora, W.A. Australie	1974-1976-1977	1, 2, 3, 6
	(<i>ex situ</i> 1460) Bambey, Sénégal	1977-1978	1, 2, 3
	Gantheaume point-Broome, W.A.	1981-1984	2, 5
	Australie Broome, W.A. Australie	1981-1984	5
<i>A. mountfordae</i>	Alligator River, NT Australie	1976	1, 2
	(<i>ex situ</i> 1217) Bambey, Sénégal	1979	1, 2
<i>A. pellita</i>	Beagle Bay-Broome, W.A. Australie	1982	2
<i>A. platycarpa</i>	Broome, W.A. Australie	1981-1982	2

(a) : 1 : Bambey ; 2 : Bandia ; 3 : Keur-Mactar ; 4 : Nianga ; 5 : Bayottes ; 6 : Mbididi ; 7 : Kébémér

■ Annexe (Suite)

Acacia australiens introduits au Sénégal au cours de la période 1974-1984 (adapté de Cossalter, 1985)

Espèce	Provenance	Année de mise en place des principaux essais : Sénégal	Sites des essais (a)
<i>A. plectocarpa</i>	Millingimbi, NT Australie	1976-1977-1980	1, 2
<i>A. pyrifolia</i>	Port Hedland, W.A. Australie	1976-1977	1, 2
	Pyramid, W.A. Australie	1974-1976-1977	1, 2, 3, 6
	Mount Bruce, W.A. Australie	1976	1
	Yanrey, W.A. Australie	1974-1976-1977	1, 2, 3, 6
	(<i>ex situ</i> 1 477) Bambey, Sénégal	1977	1, 2, 3
	(<i>ex situ</i> 1 532) Bambey, Sénégal	1977	1, 2, 5, 6
<i>A. retivenia</i>	Région Nord Ouest, W.A. Australie	1982	2
<i>A. salicina</i>	(<i>ex situ</i>) Tunisie	1978-1979	1, 2, 7
<i>A. saligna</i>	(<i>ex situ</i>) Maroc	1974-1977	1, 2, 7
	Provenance inconnue (2)	1979-1980	1, 2
	(<i>ex situ</i>) Israël	1982	2
<i>A. sclerosperma</i>	Turee Creek, W.A. Australie	1974	1
	Ningaloo, W.A. Australie	1974	1
	Cape Cuvier, W.A. Australie	1974	1
	(<i>ex situ</i> 1 525) Bambey, Sénégal	1977	1, 2, 3
<i>A. spathulifolia</i>	Exmouth-Yanrey, W.A. Australie	1974	1, 2
<i>A. stipuligera</i>	Broome, W.A. Australie	1982	2
<i>A. suberosa</i>	Napier Downs Est Derby, W.A. Australie	1982	2
<i>A. anumbirinensis</i>	Région Nord Ouest, W.A.	1982	2
<i>A. tenuissima</i>	Pyramid, W.A. Australie	1974-1976	1, 2
	Mount Bruce, W.A. Australie	1974-1976-1977	1, 2
<i>A. tetragonophylla</i>	Cape Cuvier, W.A. Australie	1974	
<i>A. trachycarpa</i>	Port Hedland, W.A. Australie	1974	1
<i>ex aff linarioïdes</i>	(<i>ex situ</i> 1 466) Bambey, Sénégal	1976-1977-1978-1979-1984	1, 2, 3, 5, 6, 7
<i>A. translucens</i>	Port Hedland, W.A. Australie	1981	1, 2
	Broome, W.A. Australie	1982	2

(a) : 1 : Bambey ; 2 : Bandia ; 3 : Keur-Mactar ; 4 : Nianga ; 5 : Bayottes ; 6 : Mbiddi ; 7 : Kébémér

■ Annexe (Suite)

Acacia australiens introduits au Sénégal au cours de la période 1974-1984 (adapté de Cossalter, 1985)

<i>A. tumida</i>	Cape Leveque, W.A. Australie	1976-1977	1, 2, 3
	Port Hedland, W.A. Australie	1974	1
	Pyramid, W.A. Australie	1977	1, 2, 3
	(<i>ex situ</i> 1462) Bambey, Sénégal	1977-1978-1979	1, 2, 3, 6, 7
	Broome, W.A. Australie	1981-1984	2, 5
<i>A. validinervia</i>	Tylers Pass, NT Australie	1983	1
<i>A. victoriae</i>	Provenance inconnue (2)	1980	1, 2
	Provenance inconnue (1)	1982	1, 2
<i>Hybride A. tumida</i> <i>x A. eriopoda</i>	Broome, W.A. Australie	1982	1, 2

(a) : 1 : Bambey ; 2 : Bandia ; 3 : Keur-Mactar ; 4 : Nianga ; 5 : Bayottes ; 6 : Mbiddi ; 7 : Kébérner

■ Annexe (*Suite et fin*)

Acacia australiens introduits au Sénégal au cours de la période 1974-1984 (adapté de Cossalter, 1985)

Étude phénologique de *Faidherbia albida*

Effet de l'émondage, du site
et de la dimension de l'arbre
sur les phénophases de l'espèce
au Burkina Faso

Denis DEPOMMIER,
Ecologue et agroforestier

■ Introduction

Le caractère distinctif le plus remarquable de *Faidherbia albida* est sa phénologie inverse. Feuillée en saison sèche, défeuillée en saison des pluies, l'espèce au « rythme phénologique aberrant », pour reprendre l'expression de Trochain (1969), a fait l'objet de nombreuses hypothèses dont aucune n'est totalement satisfaisante : interprétations paléoclimatiques (Aubreville, 1937; Trochain, 1969), écologiques (Portères, 1957; Lebrun, 1968) ou génétiques (Nongonierma, 1979).

La simple observation d'arbres feuillés, en fleurs ou fructifiant révèle une forte variabilité au sein d'un même peuplement. De plus, comme cela a été relevé au Zimbabwe (Dunham, 1991), l'occurrence d'une sécheresse au cours de la saison des pluies peut déclencher une refeuillaison, voire une reffloraison, alors suivie d'une seconde fructification.

En zone sahélo-soudanienne, où l'espèce est fortement émondée, le cycle phénologique est perturbé. Ce facteur ne peut être ignoré dans

un suivi phénologique et l'interprétation de celui-ci peut être délicate à faire, car l'émondage varie en fréquence et en intensité d'un arbre à l'autre.

Il existe peu de travaux de référence sur la phénologie des espèces ligneuses en milieu tropical (Grouzis et Sicot, 1980). Pour *Faidherbia albida*, en zone sahélo-soudanienne, des suivis phénologiques ont été réalisés au Burkina Faso, sur le parc de Kokologho (Sina, 1991), et par Billand et Diallo (1991) sur des essais de provenances, à Gonsé. Cependant, les objectifs ou la nature de ces suivis ne permettent pas de déterminer les variations liées aux facteurs site, âge ou dimension de l'arbre et surtout émondage.

Ces effets ont été évalués à travers le suivi phénologique des faidherbias de Dossi et Watinoma, au Burkina Faso, afin de caractériser les phénophases de l'espèce d'un terroir à l'autre et, à terme, le fonctionnement des parcs étudiés (Depommier, 1996a).

Matériels et méthodes

Sites et parcs étudiés

Dossi (3° 23' W- 11° 26' N) est un terroir peuplé d'agriculteurs de l'ethnie bwa. Il reçoit plus de 900 mm de pluie par an. Sur les « champs de brousse », le coton est la principale culture. Sur le parc à faidherbia, qui couvre en une couronne péri-villageoise près de 350 hectares de sols naturellement fertiles et bien fumés, dominent le sorgho et le maïs aux rendements élevés. Mais les jachères y sont de plus en plus fréquentes, témoignant du dessèchement de ce parc vieillissant. Enfin, les arbres y sont peu ou pas émondés du fait de l'abondance des ressources fourragères de ce terroir de plus de 250 km².

La situation inverse prévaut à Watinoma (1° 38' W- 13° 09' N), petit terroir sub-sahélien de 11 km², surpeuplé, aux sols ingrats et recevant annuellement près de 600 mm de pluie. Les cultures y sont quasi continues et essentiellement vivrières (mils et sorghos), réali-

sées en parcs agroforestiers et notamment sous *Faidherbia albida*. Le parc à *faidherbia*, en cours de redensification, est jeune et composite, couvrant inégalement les hauts et bas de versant. Les arbres y sont fortement émondés par les Moosés et, sur le site aval où ils résident, par les Peuls.

Nature et fréquence des observations

Le suivi phénologique des *faidherbias* a été réalisé en adaptant la méthode de Grouzis et Sicot (1980). Les critères de caractérisation des stades phénologiques des phases de feuillaison, floraison et fructification ont été légèrement modifiés (tabl. 1). Afin de préciser l'état de développement des organes, chaque stade a été assorti d'une cotation correspondant aux fréquences suivantes (Billand et Diallo, 1991) :

1 = 0 % ; 2 = 1 à 19 % ; 3 = 20 à 39 % ; 4 = 40 à 59 % ; 5 = 60 à 79 % ; 6 = 80 à 100 %.

Phénophases	Stades	Caractéristiques
Feuillaison	A	rameaux nus, sans feuilles
	B	bourgeons foliaires déboussant et premières feuilles épanouies
	C	feuilles épanouies sur rameaux en pleine croissance
	D	jaunissement et chute des premières feuilles
Floraison	A	aucune fleur sur l'arbre
	B	bourgeons floraux et apparition des premières fleurs
	C	plein épanouissement des fleurs
	D	fleurs fanant avec chute des pièces florales
Fructification	A	aucun fruit sur l'arbre
	B	nouaison et jeunes fruits verts et aqueux
	C	maturité des fruits, jaune-orangés et secs
	D	chute des fruits

Tableau 1
Phénophases, stades et caractéristiques correspondantes reconnues pour le suivi phénologique de *Faidherbia albida* sur les parcs de Dossi et Watinoma.

Tout individu peut porter plusieurs stades dont les fréquences cumulées valent 100 %.

Les observations ont été réalisées tous les 10 jours durant trois ans à Dossi et à Watinoma, avec toutefois une interruption de 5 mois, à Watinoma, pendant la saison sèche 1992.

Échantillonnage et analyses

L'échantillonnage a été constitué en tenant compte de la structure des peuplements, des facteurs émondage, dimension de l'arbre et site (tabl. 2).

A Dossi, l'émondage total a été appliqué expérimentalement trois années successives en fin de saison sèche, alors qu'à Watinoma, durant une même période, l'échantillonnage a été fait sur l'ensemble des faidherbias émondés par les villageois au cours de la saison sèche.

Pour l'étude de chaque facteur, trois types d'analyses ont été réalisés :

- une analyse de variance appliquée à l'ensemble des valeurs cumulées sur des périodes données au sein de chaque phénophase. On a ainsi comparé les cumuls décennaires des différentes modalités sur

Facteurs	Modalités	Dossi : N	Watinoma : N
Émondage	nul : 0 %	60	
	faible : 1-25 %		40
	modéré : 25-50 %		40
	fort : 50-100 %		42
	total : 100 %	10	
Circonférence	CIR1 : 50-100 cm	21	49
	CIR2 : 100-200 cm	21	49
	CIR3 : 200-300 cm	18	24
Site	HV : haut de versant	30	53
	MV : versant moyen		69
	BV : bas de versant	30	

Tableau 2
Nombre de *Faidherbia albida* pris en considération sur les parcs de Dossi et Watinoma en fonction des trois facteurs étudiés et de leurs modalités.

des périodes déterminées par la succession des phénophases, ce qui revient à comparer des situations moyennes d'une période à l'autre ;

- un test de χ^2 appliqué à l'ensemble des valeurs maximales de chaque phénophase sur des périodes données. On a donc, pour chaque cas, mesuré l'indépendance des traitements ou modalités constitutifs des sous-échantillons ;
- une analyse de variance appliquée sur le nombre de décades comptant des arbres en feuilles, fleurs ou fruits selon les modalités fixées et sur des périodes déterminées, comparant donc l'étendue des phénophases, indépendamment de l'intensité des phénomènes observés.

Résultats

Feuillaison, défeuillaison et refeuillaison

Périodisme et variation des cycles de feuillaison /défeuillaison

Pour les arbres non émondés de Dossi, l'examen de la figure 1, tous stades de feuillaison confondus, fait ressortir :

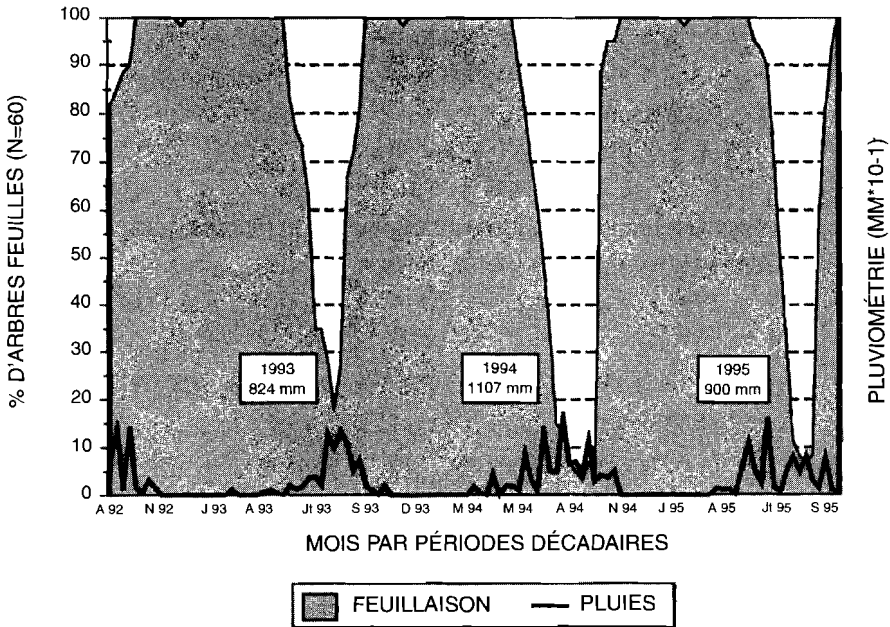
- la régularité des cycles de feuillaison/défeuillaison, cycles marqués par la synchronie inverse au rythme des saisons qui caractérise *Faidherbia albida*. L'étendue et l'amplitude des courbes témoignent de la durée et de la fréquence des feuillaisons ;
- une refeuillaison rapide, totale ou presque, un mois avant les dernières pluies ;
- une défeuillaison bien corrélée au cumul des pluies ($R^2 \geq 0,8$ pour les 3 saisons). En 1993, saison aux pluies tardives et déficitaires, 20 % des arbres restent feuillés contre 5 à 10 % en 1994 et 1995 où les pluies sont tombées tôt, avec abondance. La durée de la feuillaison paraît également varier avec l'abondance et la répartition des pluies.

L'analyse plus fine de la feuillaison de ces arbres, à travers la succession des 4 phases phénologiques observées, rompt avec la régu-

larité du phénogramme. En effet, les courbes correspondant aux premières feuilles, feuilles épanouies et vieilles feuilles sont d'inégale amplitude et se chevauchent partiellement. Une forte variabilité interannuelle apparaît en début de feuillaison et à la chute des vieilles feuilles, stades les plus fugaces, à la différence du stade intermédiaire des feuilles épanouies, qui couvre 6 à 7 mois.

En 1993-94, la prolongation du stade des premières feuilles, représentée par des pics secondaires jusqu'au milieu de la saison des pluies, correspond à des événements chronologiques distincts :

- pour la plupart des individus, une refeuilaison faisant suite à une période de défoliation par des chenilles. Un tel cas a été enregistré au Zimbabwe par Dunham (1993) ;
- des repousses d'individus qui, blessés par le feu lors du nettoyage des champs en fin de saison sèche, se refeuilent entre le début et le milieu de la saison des pluies.



■ Figure 1

Feuillaison et défeuillaison de *Faidherbia albida* à Dossi au cours des saisons sèches et pluvieuses 1992 à 1995. La feuillaison est exprimée en % d'arbres feuillés, tous stades confondus, arbres émondés exclus.

Le démarrage du stade des vieilles feuilles varie d'une année à l'autre. Son amplitude et sa durée sont variables alors qu'il s'achève toujours au milieu de la saison des pluies.

Défeuillaison et refeuillaison sont très fluctuantes à Watinoma (fig. 2) :

- la défeuillaison du *faidherbia* au cours des années 1991, 1993 et 1994 n'est totale et simultanée que pour 20 à 50 % de l'effectif. Elle s'étend sur une période très variable, tardive et brève en 1991, hâtive et plus ample les autres années ;
- entre la fin de la saison sèche et le milieu de la saison des pluies, apparaissent des pics secondaires de refeuillaison, correspondant aux effets induits par l'émondage, et dont l'intensité et la fréquence varient d'une saison à l'autre. On observe successivement des défeuillaisons comptant les arbres totalement émondés et ceux

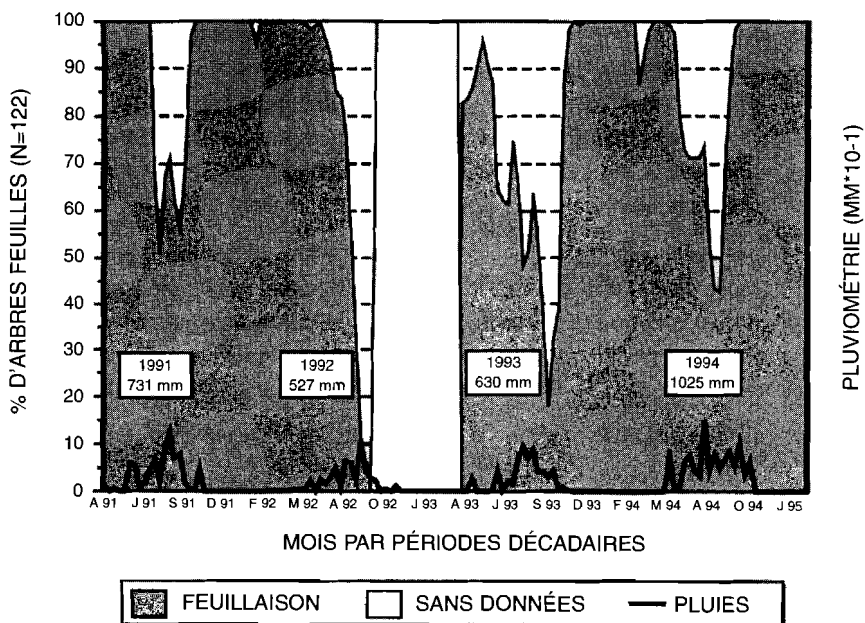


Figure 2

Feuillaison et défeuillaison de *Faidherbia albida* à Watinoma au cours des saisons sèches et pluvieuses 1991 à 1995 (à l'exclusion de la saison sèche 1992-93). La feuillaison est exprimée en % d'arbres feuillus, tous stades confondus, la majorité des individus étant faiblement à fortement émondés.

défeuillés, puis des refeuillaisons qui se chevauchent dans le temps, affectent la plus grande part de l'effectif et perturbent la durée et l'intensité de la défeuillaison totale ;

- enfin, quelle que soit l'année, la feuillaison apparaît comme un phénomène synchrone, circonscrit à la fin de la saison des pluies, aussi rapide que le retrait de ces dernières.

Effet de l'émondage

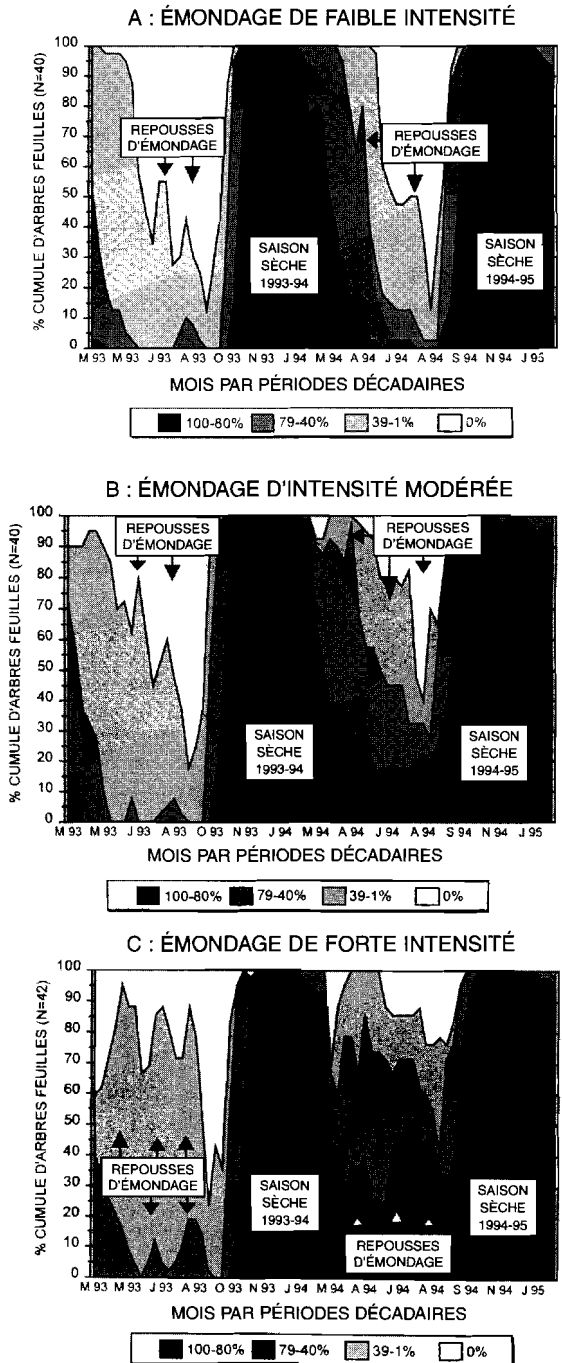
La fréquence et l'intensité de la feuillaison et des refeuillaisons induites par l'émondage à Watinoma, sont représentées par la figure 3 pour la période 1993-1995. En régime de faible intensité d'émondage, la feuillaison est prolongée jusqu'au milieu de la saison des pluies, les refeuillaisons étant révélées par des pics secondaires. Avec l'émondage d'intensité moyenne, la refeuillaison gagne surtout en intensité. La feuillaison est maximale pour 15 à 20 % de l'effectif, durant toute la saison des pluies 1994 et les arbres feuillés sont alors plus nombreux que ceux défeuillés. Enfin, avec l'émondage le plus intense, les refeuillaisons sont maximales mais très variables d'une saison à l'autre. En 1994, la plage des défeuillaisons est brève, ne concernant au plus que 40 % de l'effectif. En 1993, elle est beaucoup plus étendue, touchant moins d'arbres.

L'analyse comparative du régime d'émondage par périodes successives montre des différences significatives au cours de la refeuillaison (tabl. 3). A l'intensité maximale d'émondage, correspond une refeuillaison plus intense et surtout plus étendue.

A Dossi, la comparaison des feuillaisons et défeuillaisons saisonnières successives montre des différences très hautement significatives entre arbres totalement émondés et non émondés (tabl. 3). Les coupes totales, réalisées à un an d'intervalle en fin de saison sèche, engendrent une refeuillaison rapide et totale qui s'étend à l'ensemble de la saison des pluies. La défeuillaison des arbres émondés est alors différée de 3 à 4 mois par rapport aux arbres non émondés et apparaît très écourtée. Elle est suivie en début de saison sèche d'une nouvelle feuillaison qui est relativement synchrone à celle des arbres non émondés.

L'émondage a donc pour effet de prolonger et d'intensifier la feuillaison, quasi continue en saison des pluies, et d'inverser le rythme phé-

Figure 3
 Effet de l'émondage sur la feuillaison de *Faidherbia albida* à Watinoma, au cours des saisons sèches et pluvieuses 1993 à 1995. Intensité faible (A) : 1-25 % du houppier prélevé, modérée (B) : 25-50 %, forte (C) : 50-100 %.



nologique de l'espèce. La croissance des arbres apparaît corrélativement prolongée par cette refeuillaison.

Périodes analysées	Feuillaison Moyenne (%)			Feuillaison Maximale (%)			Étendue de la Feuillaison (%)		
	E1	E2	E3	E1	E2	E3	E1	E2	E3
A Watinoma									
FSS à FSP 93 (RF)	16	20	19	44	50	46	68**	79**	78**
FSP 93 à FSS 94	66	66	66	90	90	90	83	84	85
FSS à FSP 94 (RF)	34***	49***	58***	81*	84*	87*	69***	83***	89***
FSP 94 à FSS 95	90	90	90	90	90	90	100	100	100
A Dossi									
FSS à FSP 93 (RF)	36***	70***	72*	90*	90*	70**	91**		
FSP 93 à FSS 94	74	79	89	89	90	98	100		
FSS à FSP 94 (RF)	29***	65***	81	90	90	45***	80***		
FSP 94 à FSS 95	80	86	90	90	90	94	98		
FSS à FSP 95 (RF)	45***	59***	90	90	90	65***	83***		

I Tableau 3

Effet de l'émondage sur la feuillaison de *Faidherbia albida* à Watinoma et Dossi : moyennes, maxima et étendue de la phénophase au cours des années 1993 à 1995.

Moyennes sur les valeurs cumulées décennales (ANOVA).

Maxima sur les valeurs maximales décennales (test de χ^2).

Étendue : analyse des fréquences d'arbres feuillés (ANOVA).

Périodes analysées déterminées par les refeuillaisons (RF)

induites par l'émondage, entre la fin de la saison sèche (FSS)

et la fin de la saison des pluies (FSP). E0, E1, E2, E3, Et :

émondage nul, faible, modéré, fort, total. Différences observées

entre traitements pour P = 95 % : *significatives, **hautement

significatives, ***très hautement significatives.

Effet de la dimension de l'arbre

Le tableau 4 donne les analyses faites sur les arbres émondés à Watinoma et non émondés à Dossi. On relève une feuillaison plus intense et plus étendue des arbres les plus grands de Watinoma, principalement en périodes de refeuillaison. A Dossi, la feuillaison est quasi équivalente entre classes de circonférence – et donc d'âge – quelle que soit la période.

Les différences observées à Watinoma peuvent être attribuées à l'émondage. En effet, beaucoup de petits arbres sont épargnés par

l'émondage. Ils se défeuillent en saison des pluies, à la différence des plus grands qui, ayant été émondés pour la plupart, se refeuillent alors.

Périodes analysées	Feuillaison Moyenne (%)			Feuillaison Maximale (%)			Étendue de la Feuillaison (%)		
	CIR1	CIR2	CIR3	CIR1	CIR2	CIR3	CIR1	CIR2	CIR3
A Watinoma									
FSS à FSP 93 (RF)	15***	19***	24***	40***	48***	59***	67***	77***	82***
FSP 93 à FSS 94	65**	66**	68**	90	90	90	82**	85**	86**
FSS à FSP 94 (RF)	35***	56***	53***	79***	86***	90***	69***	88***	88***
FSP 94 à FSS 95	90	90	90	90	90	90	100	100	100
A Dossi									
FSP 92 à FSP 93	54	57	57	81	83	87	89	89	89
FSP 93 à FSP 94	53*	57*	59*	89	90	90	76	73	78
FSP 94 à FSP 95	63	64	64	89	90	90	78	79	79

Tableau 4

Effet de la dimension de l'arbre sur la feuillaison de *Faidherbia albida* à Watinoma et Dossi : moyennes, maxima et étendue de la phénophase au cours des années 1992 à 1995. Moyennes sur les valeurs cumulées décadaires (ANOVA). Maxima sur les valeurs maximales décadaires (test de χ^2). Étendue : analyse des fréquences d'arbres feuillés (ANOVA). Périodes analysées à Watinoma déterminées par les refeuillaisons (RF) induites par l'émondage, entre la fin de la saison sèche (FSS) et la fin de la saison des pluies (FSP) et par les cycles de feuillaison/défeuillaison à Dossi. CIR1, CIR2 et CIR3 : 50-100, 100-200 et 200-300 cm de circonférence. Différences observées entre traitements pour P = 95 % : *significatives, **hautement significatives, ***très hautement significatives.

Effet du site

La comparaison des valeurs caractérisant la feuillaison en fonction du site à Watinoma (tabl. 5) montre une différence significative à l'avantage du site aval, le mieux alimenté en eau. La feuillaison est initiée en fin de saison des pluies, totale en 2 à 3 décades et sans décalage notable entre haut et bas de versant. Mais la défeuillaison est un peu plus tardive en aval correspondant à des refeuillaisons plus étendues et plus intenses sur ce site qui compte les arbres les plus émondés. Les différences observées peuvent donc résulter de l'émondage.

Périodes analysées	Moyenne de la Feuillaison (%)		Moyenne des Maxima (%)		Étendue de la Feuillaison (%)	
	HV	BV	HV	BV	HV	BV
A Watinoma						
FSS à FSP 93 (RF)	16**	20**	44	51	81	82
FSP 93 à FSS 94	64*	67*	90	90	82**	85**
FSS à FSP 94 (RF)	43***	50***	79**	87**	81**	88**
FSP 94 à FSS 95	90	90	90	90	100	100
A Dossi						
FSP 92 à FSP 93	57	55	85	81	89	89
FSP 93 à FSP 94	56	57	89	90	75	75
FSP 94 à FSP 95	63	64	90	90	78	80

Tableau 5

Effet du site sur la feuillaison de *Faidherbia albida* à Watinoma et Dossi: moyennes, maxima et étendue de la phénophase au cours des années 1992 à 1995. Moyennes sur les valeurs cumulées décadaires (ANOVA). Maxima sur les valeurs maximales décadaires (test de χ^2). Étendue : analyse des fréquences d'arbres feuillés (ANOVA). Périodes analysées à Watinoma déterminées par les refeuillaisons (RF) induites par l'émondage, entre la fin de la saison sèche (FSS) et la fin de la saison des pluies (FSP) et par les cycles de feuillaison/défeuillaison à Dossi. HV, MV et BV : haut, moyen et bas de versant. Différences observées entre traitements pour P = 95 % : *significatives, **hautement significatives, ***très hautement significatives.

A Dossi, la comparaison entre les arbres du site aval, aux sols bruns eutrophes les plus profonds et humides et ceux du versant aux sols ferruginisés, plus secs et superficiels, ne montre aucune différence significative (tabl. 5). Ces résultats expriment le caractère d'homogénéité du parc mais aussi la plasticité de *Faidherbia albida*.

Floraison et fructification

L'analyse de la floraison et de la fructification de l'espèce, selon les facteurs site, émondage et dimension de l'arbre, est faite sur une saison à Watinoma et trois à Dossi.

Effet de l'émondage

A Dossi, l'effet de l'émondage sur la floraison et la fructification apparaît clairement sur les figures 4 et 5 qui comparent les phénogrammes des faidherbias non émondés et totalement émondés.

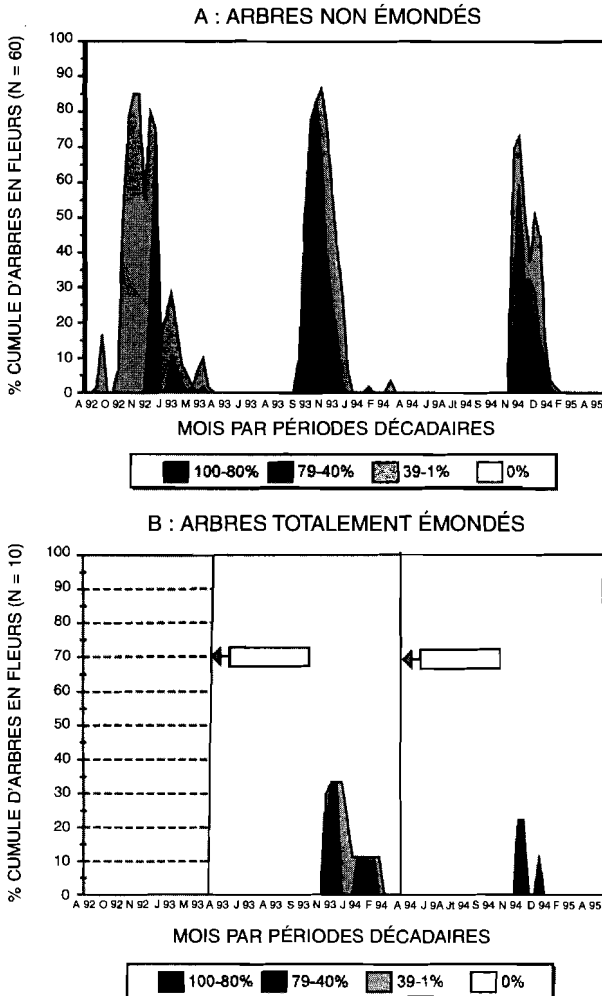


Figure 4
Effet de l'émondage sur la floraison de *Faidherbia albida* à Dossi, au cours des saisons sèches 1992 à 1995. A : arbres non émondés, B : arbres totalement émondés (100 % du houppier prélevé 3 fois, successivement, en fin de saison sèche).

La floraison des arbres non émondés démarre en début de saison sèche, généralement 2 à 3 décades après le début de la feuillaison, mais on observe une floraison précoce chez quelques individus, avant la fin de saison des pluies en 1992. Elle s'étend à l'ensemble

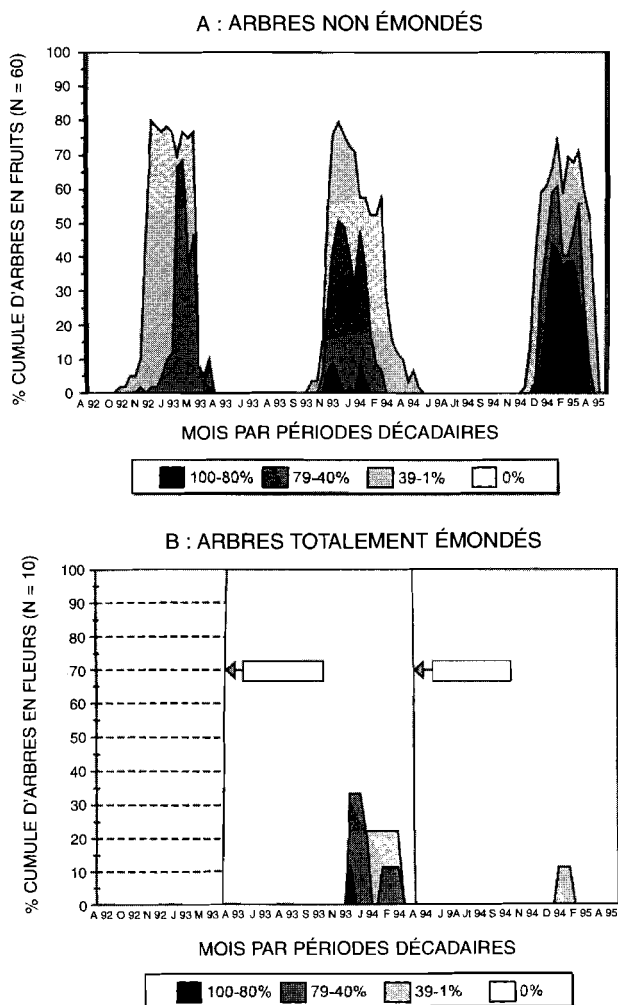


Figure 5
Effet de l'émondage sur la fructification de *Faidherbia albida* à Dossi au cours des saisons sèches 1993 à 1995. A : arbres non émondés, B : arbres totalement émondés (100 % du houppier prélevé 3 fois, successivement, en fin de saison sèche).

de l'effectif sur 3 à 4 mois, quelques arbres fleurissant une seconde fois entre le milieu et la fin de la saison sèche, et présente une variation interannuelle aussi forte en étendue qu'en intensité.

La floraison des arbres totalement émondés présente des fréquences et intensités très faibles, montrant que l'émondage hypothèque largement la floraison. Pour toutes les valeurs comparées, les différences sont très hautement significatives. On relève en outre que la floraison des arbres émondés accuse un différé de 2 décades à 2 mois, corrélativement à celui observé sur la feuillaison.

La fructification des individus non émondés, et plus précisément la nouaison, démarre 2 à 4 décades après les premières fleurs. La pleine maturation s'étend jusqu'au milieu de la saison sèche. S'ils n'ont pas encore été gaulés, les fruits mûrs et secs tombent pour la plupart sous l'effet du vent. Tous les individus qui fleurissent fructifient plus ou moins, hormis quelques-uns dont les fleurs tombent ou avortent sous l'effet du vent ou du feu.

La fructification des *faidherbias* totalement émondés est plus affectée que leur floraison. Après la seconde coupe, un seul arbre sur dix a fructifié, et de façon médiocre. En conclusion, à Dossi, non seulement l'émondage total compromet la fructification, mais sa répétition la réduit presque à néant.

A Watinoma, l'interprétation est plus délicate à faire, tous les arbres ayant été émondés. Bien que l'analyse révèle que les arbres les plus émondés fleurissent avec moins d'intensité que ceux faiblement émondés, les écarts sont faibles. Dans les deux cas, la floraison est hâtive : 20 à 30 % des individus émondés tôt en saison sèche fleurissent dès le milieu de la saison des pluies. Aux émondages successifs, plus ou moins forts et répétés, correspondent des pics de floraison plus ou moins marqués. Bien qu'il soit délicat d'interpréter les effets saisonniers en régime d'émondage, on peut cependant noter que cette floraison, forte en intensité et en fréquence, correspond à une saison des pluies 1991 très tardive et déficitaire. L'inverse a été observé les années suivantes.

La fructification des arbres les plus émondés s'achève plus tard que celle des autres, faite de pics successifs, à l'image de la floraison. Mais l'intensité de la fructification varie peu d'un traitement à l'autre. Quant aux arbres ayant fleuri au cours de la saison des pluies 1991, ils n'ont pas produit de fruits.

Effet du site

A Watinoma, l'effet du site sur la floraison et la fructification de *Faidherbia albida* est assez peu marqué malgré le fort contraste pédologique et hydrique existant entre hauts et bas de versant (tabl. 6). La floraison, qui présente sur les deux sites un profil en dents de scie caractéristique d'une population d'arbres soumis à émondage, est significativement plus intense sur hauts de versant pour la période étudiée. La fructification, quant à elle, n'apparaît pas différenciée entre les sites.

Périodes analysées	Phénophases Moyennes (%)		Phénophases Maximales (%)		Étendue des Phénophases (%)	
	HV	BV	HV	BV	HV	BV
A Watinoma						
Floraison :						
MSP 91 à FSS 92	30**	26**	90	90	45	44
Fructification :						
FSP 91 à FSS 92	22	24	89	90	45	44
A Dossi						
Floraison :						
FSP 92 à FSS 93	9	9	45	43	30	28
FSP 93 à FSS 94	17	16	74	72	39	40
DSS 94 à MSS 95	20	22	73	66	39	39
Fructification :						
FSP 92 à FSS 93	15	16	50	45	44	44
FSP 93 à FSS 94	12	17	47	54	59	52
DSS 94 à FSS 95	29	29	79	63	35	39

Tableau 6

Effet du site sur la floraison et la fructification de *Faidherbia albida* à Watinoma et Dossi : moyennes, maxima et étendue des phénophases au cours des années 1991 à 1995. Moyennes sur les valeurs cumulées décadaires (ANOVA). Maxima sur les valeurs maximales décadaires (test de χ^2). Étendue : analyse des fréquences d'arbres feuillés (ANOVA). Périodes analysées déterminées par la durée des phénophases, entre le milieu, la fin de la saison des pluies ou le début de la saison sèche (MSP, FSP, DSS) et le milieu ou la fin de la saison sèche (MSS, FSS). HV, MV et BV : haut, moyen et bas de versant. Différences observées entre traitements pour P = 95 % : *significatives, **hautement significatives, ***très hautement significatives.

A Dossi, où sont comparés les individus non émondés des versants est et ouest à ceux du centre du parc, les différences ne sont pas significatives, à l'instar de l'analyse faite de la feuillaison (tab. 6). Floraisons et fructifications démarrent et s'achèvent dans le même temps à une décade près, les premières précédant les secondes de 2 à 3 décades, quel que soit le site.

Effet de la dimension de l'arbre

A Watinoma, les phénogrammes sont assez similaires, tant pour la floraison que pour la fructification (tab. 7). Mais la durée de la

Périodes analysées	Phénophases Moyennes (%)			Phénophases Maximales (%)			Étendue des Phénophases (%)		
	CIR1	CIR2	CIR3	CIR1	CIR2	CIR3	CIR1	CIR2	CIR3
A Watinoma									
Floraison :									
MSP 91 à FSS 92	26	29	28	90	90	90	42***	47***	45***
Fructification :									
FSP 91 à FSS 92	27***	19***	24***	89	90	90	59***	63***	71***
A Dossi									
Floraison :									
FSP 92 à FSS 93	5***	9***	12***	30***	49***	52***	19***	31***	40***
FSP 93 à FSS 94	9***	18***	21***	47***	85***	85***	18***	32**	36***
DSS 94 à MSS 95	9***	24***	29***	40***	82***	83***	20***	41***	55***
Fructification :									
FSP 92 à FSS 93	7***	18***	21***	25***	54***	63***	21***	51***	58***
FSP 93 à FSS 94	4***	16***	22***	17***	59***	70***	13***	42***	53***
DSS 94 à FSS 95	10***	37***	43***	44***	78***	89***	27***	63***	75***

Tableau 7

Effet de la dimension de l'arbre sur la floraison et la fructification de *Faidherbia albida* à Watinoma et Dossi : moyennes, maxima et étendue des phénophases au cours des années 1991 à 1995. Moyennes sur les valeurs cumulées décadaires (ANOVA). Maxima sur les valeurs maximales décadaires (test de χ^2). Étendue : analyse des fréquences d'arbres feuillés (ANOVA). Périodes analysées déterminées par la durée des phénophases, entre milieu, fin de saison des pluies ou début de saison sèche (MSP, FSP, DSS) et milieu ou fin de saison sèche (MSS, FSS). CIR1, CIR2 et CIR3 : 50-100, 100-200 et 200-300 cm de circonférence. Différences observées entre traitements pour P = 95 % : *significatives, **hautement significatives, ***très hautement significatives.

floraison et, corrélativement, celle de la fructification des gros arbres, sont significativement supérieures à celles des petits arbres. Une large part des floraisons précoces induites par les émondages de ces arbres ne donne pas de fruits. A l'inverse, les plus petits arbres (les moins affectés par l'émondage) ont une floraison plus groupée qui engendre une fructification significativement plus importante.

La floraison et la fructification sont très significativement influencées par la dimension des arbres à Dossi (tabl. 7). Les plus petits arbres (les plus jeunes) fleurissent avec moins d'intensité et sur une période plus courte que les arbres les plus gros. Parmi les plus petits arbres, quelques-uns, sexuellement immatures, n'ont d'ailleurs jamais fleuri au cours des 3 ans de suivi.

La fructification apparaît, dans tous les cas, 2 à 3 décades après la floraison.

Discussion et conclusion

La phénologie du *faidherbia*, par l'ampleur des variations enregistrées entre Dossi et Watinoma, différencie fortement les populations des parcs étudiés. Mais les différences dépendent plus de l'émondage que de tout autre facteur, notamment environnementaux.

De fait, seul le parc de Dossi, qui compte des *faidherbias* non émondés, se prête à l'interprétation des effets site et dimension de l'arbre. Les effets de site y sont quasi inexistants, montrant une bonne plasticité de l'espèce, mais il est vrai que l'échantillonnage n'a pas été étendu aux sites les plus secs du parc. Quant à l'effet de la dimension, il est finalement assez peu marqué. Aussi, ces *faidherbias* présentent-ils des cycles de feuillaison/défeuillaison au périodisme régulier et synchrone avec le rythme des saisons. La précocité, l'abondance et la durée des pluies paraissent déterminer l'étendue et l'amplitude de ce périodisme plus que les autres facteurs. A une échelle plus fine, l'analyse montre d'importantes fluc-

tuations individuelles des stades de feuillaison, d'origine sanitaire (chenilles défoliatrices) ou liées à l'aménagement des sols (feu) et, vraisemblablement, d'origine génétique.

L'émondage, à Dossi comme à Watinoma, perturbe fondamentalement les phénophases. A Dossi, l'émondage total, appliqué en fin de saison sèche, illustre de façon nette le décalage induit sur la feuillaison qui s'étend alors à la saison des pluies. A Watinoma, en régime d'émondage traditionnel, la refeuillaison est très irrégulière, constituée de pics successifs d'amplitude et d'intensité très variable. Le caractère imprévu des coupes, en intensité, temps et fréquence, ne permet pas de bien différencier les effets de site et de dimension des arbres.

Mais, dans tous les cas, sur les deux parcs étudiés, l'émondage a pour effet de remettre « à l'endroit » le rythme phénologique inverse de l'espèce, au point pour certains arbres d'être feuillés en quasi-continuité d'une saison à l'autre. Deux conséquences en résultent. La première concerne l'arbre dont la croissance se poursuit en saison des pluies. Malgré la réduction du houppier, et donc de sa surface de photosynthèse, le bilan paraît positif, au regard des mesures faites à Watinoma. En effet, les arbres émondés ont un assez fort accroissement moyen sur le rayon, de l'ordre d'un cm par an, soit le double des arbres non émondés de Dossi, dont les conditions pédo-hydrriques sont pourtant plus favorables (Depommier, 1996 b). La seconde conséquence affecte les cultures associées qui sont alors ombragées par la refeuillaison de l'arbre. L'ombrage est cependant léger du fait de la réduction du houppier mais aussi parce que sa reconstitution et sa densification sont partielles en 3 à 4 mois de culture. Sur la base de l'amélioration significative de l'économie de l'eau mesurée, en début de saison des pluies, sous les faidherbias des sites les plus secs de Watinoma (Depommier, 1996 a), on peut considérer cet ombrage comme bénéfique aux plantules qui se développent sous l'arbre. Il induit une réduction de l'évapotranspiration, alors très forte, et une meilleure protection des cultures fréquemment soumises à des périodes de sécheresse. Les agriculteurs interrogés n'ont d'ailleurs jamais mentionné d'effet de concurrence de l'arbre sur les cultures liée à cette refeuillaison.

L'intensité de l'émondage fait varier la réponse des arbres et certainement ses effets sur les cultures. Ainsi, l'émondage total multiplie

par 2 l'intensité de la feuillaison et prolonge de 3 à 4 mois cette dernière entre la fin de la saison sèche et la fin de la saison des pluies. La défeuillaison qui la suit est alors rapide puis en début de saison sèche la feuillaison des arbres émondés s'ajuste à nouveau à celle des arbres non émondés.

Dans tous les cas, l'espèce rejette vigoureusement, supportant sans dépérir des émondages forts et répétés durant de nombreuses années. Les productions feuillées sont soutenues, variant selon la dimension de l'arbre de 10 à 50 kg de matières sèches (Depommier, 1996 c). Ces résultats confirment les différences enregistrées sur la feuillaison des arbres selon leur circonférence et, à l'inverse, le peu d'effet observé en fonction du site.

Par contre, l'émondage a des effets négatifs sur la floraison et la fructification. Soumis à émondage total, l'arbre ne fleurit ni ne fructifie pratiquement plus après deux coupes successives alors qu'un arbre non émondé, à Dossi, produit selon sa dimension 6 à 22 kg de fruits par saison (mat. sèches). Il en va de même en régime d'émondage fort à modéré lorsque les coupes sont répétées d'une année à l'autre, 2 à 3 fois par saison, comme c'est le cas pour la plupart des arbres de Watinoma. La différence entre un émondage fort et un émondage faible y est ténue et la variation liée aux facteurs site et circonférence apparaît faible. L'émondage hypothèque donc la production fruitière et occulte les effets des autres facteurs. Ce résultat reflète la précarité de la situation fourragère de Watinoma où la surexploitation des faidherbias est devenue la règle, malgré le savoir-faire des Peuls qui ne suffit plus à limiter les effets négatifs de l'émondage.

Bibliographie

AUBREVILLE (A.), 1937 - Remarques écologiques sur la distribution géographique de quelques espèces d'Acacia en Afrique Occidentale. *Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.*, 796 p.

BILLAND (A.), DIALLO (B.), 1991 - Amélioration des ligneux soudano-sahéliens.

Activités 1990-91, Stratégies et perspectives, IRBET/CNRST, Ouagadougou, 195 p.

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 de Paris 6, 519 p.

DEPOMMIER (D.), 1996b - Croissance de *Faidherbia albida* dans les parcs du Burkina Faso. Étude des cernes annuels dans la tige et le pivot racinaire. In Les parcs à faidherbia. *Cahiers scientifiques* n°12 du CIRAD-Forêt, CIRAD/CORAF/ORSTOM, Montpellier : 23-43.

DEPOMMIER (D.), 1996c - Émondage traditionnel de *Faidherbia albida*. Production fourragère, valeur nutritive et récolte de bois à Dossi et Watinoma, Burkina Faso. In Les parcs à faidherbia. *Cahiers scientifiques* n°12 du CIRAD-Forêt, CIRAD/CORAF/ORSTOM, Montpellier : 55-84.

DUNHAM (K. M.), 1991 - Phenology of *Acacia albida* trees in Zambezi riverine woodlands. *African J. Ecol.*, 29 : 118-129.

GROUZIS (M.), SICOT (M.), 1980 - « Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes. Influence de quelques facteurs écologiques. » In ACC, Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, Haute

Volta, DGRST/ORSTOM, Ouagadougou, 11 p.

LEBRUN (J.), 1968 - « A propos du rythme végétatif de l'*Acacia albida* Del. » *Collectanea Botanica*, (A.) Barcinonensi Botanico Instituto éd VII (II) : 625-636.

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*, 41, série A (4) : 732-760.

PORTERES (R.), 1957 - Un phénomène curieux : un arbre vivant à contre-saison en Afrique soudano-zambézienne. *Sciences et Nature*, 19 : 19-24.

SINA (S.), 1991 - « Observations sur la phénologie d'*Acacia albida* à Kokologho (Burkina Faso). » In Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides, Groupe d'Étude de l'Arbre/OSS, John Libbey Eurotext, Montrouge : 229-234.

TROCHAIN (J. L.), 1969 - Le rythme aberrant de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Mimos.). *Annales Scient de l'Université de Besançon, Botanique*, 3ème série, fasc. 6 : 7-13.

Azote et acacia

partie 3



Régulation de l'absorption de nitrate par la racine

Claude Grignon,
Biochimiste et physiologiste

■ Introduction

Chez tous les organismes supérieurs, les fonctions d'alimentation, c'est-à-dire la recherche des ressources nutritives et le prélèvement des aliments, sont régulées à des niveaux très intégrés. Chez les plantes, cette régulation s'exerce au niveau (i) du fonctionnement des transporteurs racinaires, (ii) de l'expression de leurs gènes, et (iii) du développement des racines. Elle intègre le fonctionnement des racines dans celui de la plante entière, en traitant un flux d'informations variées sur la composition du milieu, et sur les besoins alimentaires des tissus. L'absorption de l'azote offre un bon modèle d'étude de cette intégration.

L'absorption de l'ion NO_3^- par les racines des végétaux terrestres est la principale voie d'entrée de l'azote dans les chaînes alimentaires. Chez les herbacées comme chez les ligneux, c'est l'absorption de NO_3^- qui limite en général l'assimilation de l'azote.

Les plantes disposent de plusieurs sortes de transporteurs de NO_3^- . Certains possèdent une forte affinité pour NO_3^- , et sont inductibles par cet ion. Les études moléculaires de ces systèmes progressent vite, mais leurs avancées sont trop récentes pour que leurs résultats

aient pu être appliqués à la physiologie *in planta* de l'absorption de NO_3^- . Néanmoins, les approches électrophysiologiques ont permis une caractérisation préliminaire de cette fonction. Les systèmes de transport membranaire de NO_3^- semblent utiliser des mécanismes « chimiosmotiques » classiques, qui échangent NO_3^- contre des ions OH^- ou peut-être HCO_3^- .

Nous verrons plus loin que ce type de mécanisme fournit un cadre conceptuel pour expliquer l'intégration bien connue du transport et de l'assimilation de NO_3^- et du métabolisme acido-basique, à l'échelle de la cellule et à celle de la plante entière. En effet, la réduction et l'assimilation de NO_3^- produisent non seulement des acides aminés, mais aussi des acides organiques (qui détoxifient le groupe OH^- libéré par la réduction de NO_2^- en NH_3). Ces acides organiques, renvoyés aux racines par le phloème, y sont décarboxylés, et les ions HCO_3^- sont échangés contre de nouveaux NO_3^- . Cette intégration se traduit par le fait que l'absorption racinaire de NO_3^- est stimulée par l'assimilation de cet ion dans les feuilles.

Un second mécanisme assure l'homéostasie de l'azote dans la plante. Dans les feuilles, les acides aminés produits en excès par rapport aux besoins de la synthèse protéique sont injectés dans le phloème. Ils circulent dans la plante *via* le phloème et le xylème. Cette boucle de circulation informe les racines de l'écart entre la fourniture d'azote aux feuilles, et les besoins de celles-ci : plusieurs acides aminés arrivant à la racine dans le phloème sont des inhibiteurs de l'absorption de NO_3^- .

Comme NH_3^+ et d'autres ions, NO_3^- est un signal environnemental qui régule le fonctionnement racinaire global à trois niveaux. D'une part, il facilite le transport de la sève du xylème en contrôlant la perméabilité à l'eau des cellules racinaires, et la conductance stomatique. D'autre part, NO_3^- induit une prolifération différentielle des racines dans les régions du sol où il est abondant, spécialement quand la plante manque d'azote. Enfin, il réprime le développement des nodules symbiotiques, probablement par un mécanisme indirect, *via* les produits de son assimilation.

Le lecteur pourra trouver d'excellentes mises au point concises sur ces différents aspects dans plusieurs synthèses récentes ⁽¹⁻⁶⁾.

■ Contrôles par la disponibilité du nitrate dans le sol

Morphogénèse racinaire

Le contrôle de la morphogénèse racinaire illustre le niveau le plus complexe de la régulation de la nutrition azotée. Le système racinaire comprend plusieurs ordres de racines secondaires. Chaque racine présente d'importantes hétérogénéités de capacité d'absorption. Par exemple, chez le maïs, un pic d'absorption s'observe dans la zone d'extension cellulaire, à quelques dizaines de millimètres de l'apex⁽⁷⁾. Ce dernier, qui semble dépourvu de système d'absorption de NO_3^- à forte affinité⁽⁸⁻⁹⁾, importe l'azote absorbé dans les régions distales. Les racines latérales présentent une surface d'échange plus importante que celle des racines séminales (du fait de leur finesse et de leur abondance), qui en fait les sites majeurs d'absorption de NO_3^- ⁽⁹⁻¹⁰⁾.

Lorsque les plantes croissent rapidement (par exemple, lors de l'installation des organes végétatifs pendant le premier mois après la germination), la vitesse d'absorption de NO_3^- par plante augmente, tandis que la vitesse spécifique d'absorption (rapportée à l'unité de longueur de racine) diminue⁽¹¹⁾ : les besoins de la plante en azote croissent moins vite que les moyens de les satisfaire. On en conclut donc que, dans ces conditions, l'absorption de NO_3^- n'est pas limitée par la capacité d'absorption de la racine, mais plutôt par la demande de la plante. La même conclusion est tirée de la comparaison de la vitesse d'incorporation de N dans les plantes et de la vitesse maximale de déplacement de NO_3^- vers les racines dans le sol⁽¹²⁻¹³⁾. Les ions NO_3^- étant très mobiles, il n'apparaît pas de zone d'épuisement aux abords du système racinaire dans les sols convenablement fertilisés⁽¹⁴⁾, ce qui montre que la disponibilité de NO_3^- est suffisante pour alimenter les transporteurs racinaires. Cette disponibilité ne devient limitante pour l'absorption que dans des sols pauvres en NO_3^- (gradient sol/racine inférieur à 100 à 200 μM , ce qui est bien en-dessous des valeurs pour les sols cultivés).

Divers dispositifs expérimentaux simples permettent de cultiver des plantes en offrant du nitrate seulement à une petite partie de

leurs systèmes racinaires. La plus grande partie des racines se trouvant dans un milieu dépourvu d'azote, la plante est globalement carencée. On observe alors que la croissance racinaire, ainsi que la capacité d'absorption de nitrate par unité de biomasse racinaire, sont considérablement augmentées dans la zone alimentée en nitrate ⁽¹⁵⁻¹⁶⁾. Il faut noter que ces réponses dépendent de la conjonction de deux signaux : (i) la disponibilité locale de NO_3^- ; (ii) la déficience en azote de la plante. Le premier point est attesté par le caractère local des réponses, et le second par le fait qu'on n'observe pas ces dernières si la plante n'est pas carencée en azote. La stimulation de la croissance racinaire se traduit essentiellement par une prolifération locale des racines adventives. Ceci montre que NO_3^- délivre directement ou indirectement un signal d'organogénèse, stimulant l'activité des méristèmes apicaux de ces racines. Ainsi, le double signal (carence en azote plus présence locale de NO_3^-) réoriente l'expression génétique. L'étude des mutants de développement racinaire montre que le déterminisme génétique de l'activation de ces méristèmes par NO_3^- est différent de celui du méristème de la racine primaire ⁽¹⁷⁾.

Conductivité hydraulique racinaire

Un second exemple, très différent du précédent, illustre un autre aspect de l'intégration des réponses au signal de disponibilité du nitrate. La carence en azote entraîne en quelques jours une forte réduction de la conductance stomatique ⁽¹⁸⁻¹⁹⁾ et de la conductivité hydraulique des racines (la résistance au flux d'eau entre le milieu et le xylème augmente) ⁽¹⁸⁻²²⁾. Le même phénomène s'observe au niveau cellulaire : la perméabilité à H_2O des cellules corticales individuelles est diminuée chez les plantes privées de nitrate ⁽²²⁾. Cette réduction de la conductivité hydraulique racinaire est une réponse locale à l'absence de NO_3^- dans le milieu ⁽¹⁹⁾. Ces résultats suggèrent (i) que NO_3^- contrôle la perméabilité membranaire à H_2O , et (ii) qu'une part notable de l'eau qui atteint le xylème a traversé des membranes cellulaires ⁽²³⁻²⁴⁾. Chez les racines témoins, un traitement de quelques minutes par HgCl_2 50 μM (réactif des groupes-SH), abaisse fortement la conductivité hydraulique, et un second traitement par un réducteur des groupes

-SH restaure la valeur initiale de ce paramètre⁽¹⁹⁾. Cette sensibilité immédiate et réversible de la conductance hydraulique au mercure est une signature classique des canaux à eau (aquaporines)⁽²⁵⁾. L'absence d'une telle signature chez les racines privées de nitrate suggère que la conductance hydraulique de ces dernières est abaissée par fermeture des canaux à eau. En résumé, le NO_3^- du milieu semble réguler la résistance opposée au flux radial d'eau à travers la racine en maintenant ouverts des canaux à eau, stimulant ainsi le flux de sève⁽²⁶⁾. La conséquence physiologique de cette régulation n'est pas encore connue, mais on peut imaginer qu'en isolant les parties du système racinaire situées dans des régions pauvres en azote, elle redirige le flux d'eau à partir des régions plus riches. Il faut noter que des phénomènes analogues ont été décrits à propos d'autres nutriments majeurs, tels que H_2PO_4^- et SO_4^{2-} .

Induction des transporteurs de NO_3^- de la racine

Au moins deux familles de gènes de transporteurs de NO_3^- existent chez les plantes. Toutes deux codent des protéines possédant 12 segments transmembranaires. Le premier groupe de gènes fait partie d'une super-famille de transporteurs présents chez les bactéries, la levure, les animaux et les plantes⁽²⁷⁻²⁸⁾. Le second groupe rassemble des gènes homologues^(6,29-30) à une famille de gènes de transporteurs de NO_3^- à haute affinité d'*Aspergillus*⁽³¹⁾ et de *Chlamydomonas*⁽³²⁾. D'autre part, les approches physiologiques montrent que les plantes disposent de plusieurs sortes de transporteurs de NO_3^- , différant par leur affinité pour cet ion. Les systèmes « à forte affinité » sont capables de transporter NO_3^- efficacement alors que sa concentration dans le milieu n'est que de quelques dizaines de micromoles par litre⁽³³⁾. Ils ont la particularité d'être inductibles par NO_3^- . Ils sont absents chez les plantes qui n'ont jamais été exposées à cet ion. Après le transfert de telles plantes sur un milieu contenant NO_3^- , on observe une augmentation de la vitesse d'absorption par les systèmes à forte affinité après une latence de quelques dizaines de minutes⁽³⁴⁻³⁶⁾. Cette accélération de l'absorption, qui dure quelques heures, traduit l'acquisition progressive de la capacité à transporter l'ion.

Pendant cette phase, les propriétés de transport de la membrane plasmique sont modifiées. En effet, l'influx de $^{36}\text{ClO}_3^-$ (analogue structural de NO_3^-) mesuré *in vitro* avec des vésicules de membrane plasmique isolées de racines de maïs augmente progressivement⁽³⁷⁾. L'acquisition par la racine de l'aptitude à absorber NO_3^- ne se fait pas en présence d'inhibiteurs de la transcription ou de la traduction⁽³⁸⁻⁴⁰⁾ : il semble donc qu'elle corresponde à l'induction de la synthèse du transporteur, plutôt qu'à l'activation d'un pré-curseur⁽¹⁾. L'application d'inhibiteurs de la synthèse des protéines après l'induction du transporteur conduit à un retour au niveau constitutif du système de transport, avec une cinétique correspondant une demi-vie de l'ordre de 2 à 3 heures⁽¹⁾. L'exposition *in vivo* à NO_3^- entraîne la synthèse d'un polypeptide membranaire d'une trentaine de kilodaltons⁽⁴¹⁻⁴²⁾, ainsi que de protéines solubles, qui pourraient intervenir dans la régulation de l'activité des transporteurs membranaires, ou dans la métabolisation de NO_3^- ⁽⁴³⁾. Enfin, les analyses Northern blot indiquent que l'abondance des transcrits de plusieurs gènes putatifs de transport de NO_3^- augmente pendant la phase d'induction⁽²⁷⁻²⁸⁾. Cet ensemble de résultats suggère qu'il existerait au moins deux populations distinctes de transporteurs de NO_3^- , les uns constitutifs, les autres inductibles et soumis à une régulation transcriptionnelle.

Le système d'absorption inductible entre en action quand l'exposition de la plante au nitrate a été suffisamment longue pour permettre à la concentration de cet ion dans le cytoplasme d'atteindre une valeur-seuil⁽⁴⁴⁾. Cette latence est également suffisante pour que des produits de l'assimilation de NO_3^- s'accumulent dans le cytoplasme. Il est donc difficile de déterminer quel est le signal d'induction. La latence de l'absorption de NO_3^- pouvant être supprimée par prétraitement des plantes avec NH_4^+ ⁽¹⁰³⁾ ou NO_2^- ⁽⁴⁴⁾, il paraît plus vraisemblable que le signal d'induction soit produit par une étape aval de la chaîne d'assimilation de NO_3^- plutôt que par cet ion lui-même. Il est vrai, néanmoins, que la cinétique d'induction reste visible chez un double mutant d'orge déficient en NADH-nitrate réductase et en NAD(P)H-nitrate réductase, suggérant que NO_3^- lui-même commande l'induction de son système d'absorption^(45,53). Malheureusement, ces expériences ne sont pas concluantes, car on observe une activité résiduelle de réduction de NO_3^- chez ces plantes.

Intégration avec le métabolisme

Métabolisme photosynthétique

La vitesse d'absorption nette de NO_3^- varie de façon cyclique, durant le cycle végétatif, avec une période correspondant à la fréquence d'apparition de nouvelles feuilles ⁽⁴⁶⁾. L'oscillation de l'absorption racinaire de NO_3^- , et sa synchronisation avec la demande en assimilats des jeunes organes traduisent peut-être une compétition de ces différents puits pour la production photosynthétique ⁽⁴⁷⁾. Ceci suggère que l'activité de transport de NO_3^- dans la racine peut être limitée par la disponibilité des assimilats. Effectivement, le rythme journalier d'absorption de NO_3^- suit celui de la photopériode, et la vitesse d'absorption de NO_3^- est parfois liée positivement à l'intensité de l'éclairement ⁽⁴⁸⁻⁵⁰⁾. Le contrôle par la lumière de l'absorption nette de NO_3^- porte sur l'influx ⁽¹⁰³⁾. Il s'exerce de façon indépendante des variations de la transpiration, et de l'accumulation dans la racine de composés inhibiteurs de l'influx ⁽⁵¹⁾ tels que NO_3^- ⁽⁴⁴⁾ ou l'asparagine ⁽¹¹¹⁾. Il traduit probablement la dépendance directe de l'influx racinaire de NO_3^- vis-à-vis de l'importation de photosynthétats par le phloème.

La nécessité des assimilats pour l'absorption racinaire se comprend au vu du coût énergétique relativement élevé de cette fonction ⁽⁵²⁻⁵⁴⁾. Dans le cas où NO_3^- est assimilé dans la racine, au coût du transport s'ajoute celui de la réduction, et la nécessité de maillons carbonés pour la fixation de NH_3 , ainsi que pour la détoxification de la charge négative libérée au niveau de la réaction catalysée par la nitrite réductase (synthèse de malate à partir de phosphoénol pyruvate et de HCO_3^- : cf. ci-dessous). Mais les mécanismes du contrôle de l'influx par les assimilats restent inconnus.

Métabolisme acido-basique

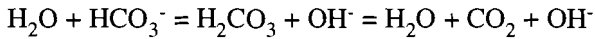
L'absorption de l'anion NO_3^- , puis sa disparition lorsqu'il est assimilé en NH_3 , sont deux étapes qui interfèrent avec l'équilibre des charges électriques, et avec l'équilibre acido-basique dans la cel-

lule. Ces interactions sont au coeur des mécanismes qui fournissent l'énergie nécessaire à l'absorption, et sont impliquées dans des mécanismes d'intégration de cette dernière dans la plante entière. En introduisant une microélectrode sélective à NO_3^- dans le cytoplasme de cellules corticales, on y mesure des concentrations de l'ordre de quelques mM, même si la concentration dans le milieu est plus faible⁽⁵⁵⁻⁵⁶⁾. On peut calculer que dans ces conditions, il faut 10 à 40 kJ pour transporter une mole de NO_3^- du milieu au cytoplasme (soit 20 à 80 % de l'énergie libérée par l'hydrolyse d'une mole d'ATP). Autrement dit, NO_3^- est absorbé par un mécanisme de transport actif, obligatoirement couplé à une source d'énergie.

L'absorption de NO_3^- par le système à haute affinité des racines entraîne en général une alcalinisation du milieu extérieur⁽⁵⁷⁻⁶⁰⁾. L'absorption de NO_3^- et l'alcalinisation de la rhizosphère sont localisées dans les mêmes régions du système racinaire⁽⁶¹⁻⁶²⁾, ce qui suggère que les ions NO_3^- sont échangés contre des ions OH^- . D'autre part, l'absorption de NO_3^- est stimulée lorsqu'on acidifie le milieu. Ces deux types de données, acquises *in vivo*^(58,63-66) et *in vitro*⁽⁶⁷⁾ sont les supports du modèle « chimiosmotique » du mécanisme d'absorption. D'après ce modèle, l'absorption de NO_3^- est due à un antiport $\text{NO}_3^-/\text{OH}^-$. Une $(\text{H}^+)\text{ATPase}$ membranaire, appelée pompe à protons, hydrolyse l'ATP et assure une excrétion électrogène de H^+ . Ce faisant, elle « énergise » la membrane, convertissant l'énergie (chimique) métabolique en deux autres formes d'énergie constituant le gradient de potentiel électrochimique de H^+ : un gradient de pH (pH cytoplasmique plus élevé que le pH externe) et un gradient électrique (potentiel de membrane, face cytoplasmique négative). Dans ces conditions, la sortie de OH^- du cytoplasme vers le milieu libère de l'énergie. Le système antiport permet de transférer cette énergie sur NO_3^- .

La stoechiométrie du cotransport (c'est-à-dire le nombre de molécules de OH^- cotransportées avec une molécule de NO_3^-) semble être supérieure à 1. En effet, l'activation du transport inductible de NO_3^- entraîne une variation brusque et transitoire du potentiel de membrane, qui devient moins négatif^(65-66,68). Cette dépolarisation électrique de la membrane indique que l'entrée de NO_3^- s'accompagne d'une sortie nette de charge négative : 1 NO_3^- est échangé contre au moins 2 OH^- .

Il semble que cette émission de OH^- dans le milieu pendant l'absorption de NO_3^- traduise en réalité l'exsorption de bicarbonate. En effet, les mesures de pH ne distinguent pas la libération de OH^- de celle de HCO_3^- , puisque l'exsorption de HCO_3^- produit des ions OH^- dans le milieu :



Deux sortes de données suggèrent que NO_3^- peut être échangé contre HCO_3^- : après une charge des tissus en glucides marqués par ^{14}C , on observe que l'absorption de NO_3^- s'accompagne d'une émission de radioactivité dans le milieu. D'autre part, la quantité d'acides organiques dans les tissus diminue quand NO_3^- est accumulé (la décarboxylation des acides organiques est la source de HCO_3^-).

Ce mode de couplage énergétique, appelé chimiosmotique, fournit un cadre conceptuel pour expliquer l'intégration bien connue du transport et de l'assimilation de NO_3^- et du métabolisme acido-basique, à l'échelle de la cellule et à celle de la plante entière. L'assimilation de l'azote nitrique débute avec la réduction de NO_3^- en NO_2^- par la nitrate réductase, puis celle de NO_2^- en NH_3 par la nitrite réductase. Au cours de cette seconde étape, la charge négative de NO_2^- est libérée dans la cellule ⁽⁶⁹⁾ sous forme d'équivalent acido-basique OH^- . Selon les espèces, les organes et les conditions physiologiques, ces « équivalents OH^- » sont excrétés dans le milieu, ou bien convertis en HCO_3^- , puis en acides carboxyliques R-COO^- . L'excrétion de OH^- (ou de HCO_3^-) se traduit par l'alcalinisation du milieu racinaire, classiquement associée à l'absorption de NO_3^- , et expliquée par le modèle d'antiport $\text{OH}^-/\text{NO}_3^-$ ou $\text{HCO}_3^-/\text{NO}_3^-$ décrit plus haut. La synthèse d'acides organiques R-COO^- est l'autre voie de détoxification des « équivalents OH^- » produits par l'assimilation de NO_3^- . La phosphoénolpyruvate carboxylase fixe HCO_3^- sur le phosphoénol pyruvate, donnant de l'oxalo-acétate, qui est réduit en malate par une malate déhydrogénase cytosolique. Le malate, et éventuellement les acides organiques dérivés, peuvent être transportés dans la vacuole.

Les cellules racinaires qui réduisent NO_3^- disposent avec le sol d'un puits de capacité infinie pour évacuer les ions OH^- ou HCO_3^- . La situation des cellules foliaires est différente, car leur milieu extérieur (l'apoplasme foliaire) a un volume très restreint. D'autre part, la capacité du phloème à exporter OH^- est limitée, et insuffisante à éva-

cuer la production associée à l'assimilation de NO_3^- (59). Il y a donc production dans les feuilles d'acides organiques en quantité équivalente au nombre de NO_3^- assimilés. Bien que la majorité de l'assimilation de NO_3^- se fasse dans les feuilles (chez les herbacées) (70), il arrive souvent qu'on n'y retrouve qu'une fraction des acides organiques produits. Ces derniers sont exportés par le phloème jusqu'aux racines, décarboxylés, et HCO_3^- est excrété dans le milieu (71-74), entraînant l'absorption de NO_3^- (75). Ce couplage de l'échange $\text{HCO}_3^-/\text{NO}_3^-$ au niveau des racines et de la décarboxylation des acides organiques produits dans les feuilles constitue un système d'intégration de l'assimilation foliaire et l'absorption racinaire de NO_3^- (4). Ce système, qui entraîne l'absorption de NO_3^- en réponse à l'assimilation de cet ion, pourrait avoir pour effet de maintenir un pool de réserve de NO_3^- dans les feuilles.

■ Intégration avec la croissance

Homéostasie de l'azote et intégration avec la croissance

Deux ensembles de données témoignent de l'existence de régulations qui adaptent l'absorption racinaire de NO_3^- à la demande globale de la plante en azote : (i) l'absorption racinaire est corrélée à la croissance des parties aériennes ; (ii) la carence en N augmente la capacité d'absorption de NO_3^- par les racines.

Dans de nombreuses situations, on observe que la teneur en azote des parties aériennes (rapport de la quantité d'azote à la quantité de matière sèche) est indépendante de la disponibilité de l'azote dans le milieu racinaire (76-77). De même, la teneur en azote des parties aériennes reste constante en dépit de larges variations de leur vitesse de croissance, observées entre différents génotypes (78-79), ou bien obtenues en modifiant la température des racines (80) ou l'éclairement des feuilles (81-82), ou des caractéristiques ioniques du milieu (83-86). Cette invariance du rapport de la quantité d'azote à la quantité de biomasse est l'indice que la vitesse d'acquisition de l'azote par les racines est ajustée à la demande de croissance de la plante.

Pour l'azote, comme pour les autres éléments majeurs, la carence augmente rapidement et spécifiquement la capacité de la plante à acquérir l'élément limitant. Cette conclusion générale est basée sur des tests périodiques de la capacité d'absorption, faits au cours d'une culture sur milieu dépourvu d'un élément. Par exemple, des plantes sont cultivées pendant plusieurs jours sur un milieu sans source azotée, et des échantillons sont régulièrement mis en présence de NO_3^- pendant une brève période pour estimer l'absorption racinaire. Quatre conclusions principales peuvent être tirées de ce type d'approche :

- (i) la carence en azote augmente la capacité des racines à absorber NO_3^- (87-93);
- (ii) cet effet est précoce : il apparaît avant que la croissance ait été ralentie par la carence (90);
- (iii) il est spécifique : la carence en azote stimule l'absorption de NO_3^- mais pas celles de H_2PO_4^- ou SO_4^{2-} (90);
- (iv) ce n'est pas le statut nutritionnel des racines qui régule l'absorption, mais celui des parties aériennes.

Cette dernière conclusion est tirée d'expériences où la majorité du système racinaire est dans un milieu dépourvu d'azote pour induire la carence dans les parties aériennes. Le test d'absorption est fait sur une autre partie du système racinaire, correctement alimentée en azote. Bien que ces dernières racines aient une teneur normale en azote, elles présentent l'accélération d'absorption de NO_3^- caractéristique de la carence (16,94-95). Des phénomènes analogues sont connus pour K^+ , H_2PO_4^- , SO_4^{2-} , et Cl^- .

Ce comportement suggère que les besoins des parties aériennes sont signalés aux racines, par le phloème. L'hypothèse que l'information spécifique à chaque élément est contenue dans la composition macroscopique de la sève du phloème a été avancée pour K^+ et H_2PO_4^- (96). Elle repose sur l'idée que les feuilles importent les éléments minéraux par le xylème, et ré-exportent par le phloème ce qu'elles n'ont pas utilisé pour leur métabolisme : la composition de la sève informerait les racines de l'écart entre l'alimentation des feuilles et leurs besoins. La sève du phloème transporte très peu de NO_3^- (97-98), mais beaucoup d'acides aminés. Certains d'entre eux sont inhibiteurs de l'absorption racinaire de NO_3^- quand ils sont ajoutés au milieu, ou introduits artificiellement dans le phloème et importés par cette voie dans les racines (111).

Les composés azotés apportés à la racine par le phloème sont ré-injectés dans le xylème et retournent ainsi vers les feuilles. L'analyse des activités spécifiques du traceur ^{15}N dans les branches ascendante et descendante de cette circulation montre que le pool circulant est relativement isolé du contenu des tissus racinaires⁽⁹⁹⁾. Ce comportement est implicitement prévu par l'hypothèse que les métabolites azotés de la sève véhiculeraient une information décodable par les systèmes de transport racinaire. En résumé, il existe un ensemble riche de données physiologiques suggérant que l'ajustement de l'absorption racinaire de NO_3^- aux besoins de la croissance est dû à des acides aminés ou autres composés azotés transportés dans les racines par le phloème. Les répressions et dérèpressions de l'absorption en réponse à ces signaux coordonneraient l'acquisition de l'azote et de la croissance.

Du fait de leur nature indirecte, ces données laissent dans l'ombre des points importants, dont le premier est l'identité des signaux. De même, on ne sait pas si la régulation de l'absorption est sous contrôle hormonal. La carence en azote entraîne une augmentation du rapport acide abscissique/cytokinines dans la sève du xylème⁽¹⁰⁰⁾, mais cette réponse n'est pas spécifique de l'élément, et l'acide abscissique exogène ne stimule pas l'absorption de NO_3^- . Il est clair que l'on ne peut plus attendre de progrès significatif des approches descriptives sur plante entière, tant qu'une cible moléculaire des signaux de régulation n'aura pas été identifiée, soit par clonage d'un transporteur régulé, soit par caractérisation de mutant affecté dans le contrôle de l'absorption.

Effets des acides aminés, signaux de satiété répresseurs de l'absorption de NO_3^-

L'absorption nette du nitrate résulte de la balance entre influx et efflux. La régulation de l'influx paraît être la règle dans la plupart des situations⁽¹⁰¹⁾, tandis que celle de l'efflux est plutôt une réponse aux stress mécaniques résultant par exemple de la manipulation des plantes⁽¹⁰²⁻¹⁰³⁾.

Au terme de la phase initiale d'induction, la capacité de transport de NO_3^- atteint un niveau d'autant plus élevé que le prétraitement sans azote était plus long. Plus tard, si la plante est maintenue en présence d'une source d'azote, on peut observer une phase de décroissance de l'influx de NO_3^- ⁽¹⁰⁴⁾. Ces phénomènes traduisent la

stimulation de l'absorption par des signaux de carence en azote, ou sa répression par des signaux de satiété d'azote. Ils sont à l'origine de l'ajustement de l'absorption racinaire de NO_3^- aux besoins de la plante en azote, en particulier à la demande de la croissance ^(1,4,105).

La concentration de NO_3^- dans le cytoplasme exerce un double rétrocontrôle sur l'absorption nette : lorsque $[\text{NO}_3^-]_{\text{cyt}}$ atteint une valeur critique (nettement supérieure au seuil d'induction), on observe une augmentation de l'efflux, mais aussi une diminution de l'influx ⁽⁴⁴⁾. Cette diminution de l'influx de NO_3^- persiste en présence d'inhibiteurs de la voie d'assimilation de l'ammonium, et s'observe chez des mutants dépourvus de nitrate réductase ⁽¹⁰⁶⁾, ce qui suggère qu'il s'agit d'une rétroinhibition par NO_3^- lui-même. Mais plusieurs produits du métabolisme de NO_3^- sont aussi inhibiteurs de l'influx de cet ion ⁽¹⁰⁶⁾. La rapidité et la réversibilité de l'inhibition de l'absorption de NO_3^- par NH_4^+ suggère un effet direct de ce cation sur les transporteurs de NO_3^- ⁽¹⁰⁷⁾. Dans d'autres cas, l'effet de NH_4^+ sur l'absorption de NO_3^- est éliminé par des inhibiteurs de la voie d'assimilation de NH_3 (glutamine synthétase et glutamate synthase) ⁽¹⁰⁸⁾. Dans ces cas, l'effet inhibiteur de NH_4^+ paraît s'exercer *via* les acides aminés synthétisés à partir de ce précurseur. Effectivement, certains acides aminés limitent l'absorption de NO_3^- ⁽¹⁰⁹⁻¹¹¹⁾, en inhibant l'influx dans la racine ⁽¹¹²⁾. Ce phénomène semble impliqué dans la dérégulation de ce transport qui suit la carence en azote ^(33,113), et dans la répression du transport de NO_3^- chez les plantes correctement alimentées.

Conclusion

Les approches physiologiques révèlent la puissance des mécanismes de régulation qui signalent aux transporteurs racinaires les besoins des parties aériennes. Ces régulations font que le prélèvement de NO_3^- par les racines est déterminé par la demande en azote de la plante, plutôt que par la disponibilité de l'azote dans le milieu. Mais la plante intègre aussi les informations relatives à cette disponibilité, dans une réponse adaptative qui optimise sa nutrition azotée. Les résultats des approches physiologiques *in vivo* et *in vitro*

illustrent clairement la forte dépendance du fonctionnement des transporteurs de NO_3^- vis-à-vis du développement et du statut nutritionnel des plantes. Mais la nature des mécanismes de régulation reste obscure. Pour surmonter cette difficulté, il faut avoir accès aux transporteurs eux-mêmes, plutôt qu'à leurs manifestations intégrées à l'échelle de la membrane, de la cellule et de la plante. La plateforme constituée par le *corpus* de données physiologiques disponibles permet d'espérer des progrès significatifs et rapides de nos connaissances sur la régulation du prélèvement de l'azote par les plantes, dès que les efforts de caractérisation moléculaire de leurs transporteurs de NO_3^- aboutiront. Le clonage des gènes de transporteurs de NO_3^- progresse rapidement. La caractérisation biochimique et fonctionnelle de leurs produits est actuellement l'étape limitante du progrès de nos connaissances.

Bibliographie

- 1 - CLARKSON (D. T.), 1986 - « Regulation of the absorption and release of nitrate by plant cells : A review of current ideas and methodology » *Fundamental, ecological and agricultural aspects of nitrogen metabolism in higher plants* : 3-27.
- 2 - REDINBAUGH (M. G.), CAMPBELL (W. H.), 1991 - Higher plant responses to environmental nitrate. *Physiol. Plant*, 82 : 640-650.
- 3 - PARSONS (R.), STANFORTH (A.), RAVEN (J. A.), SPRENT (J. I.), 1993 - Nodule growth and activity may be regulated by a feedback mechanism involving phloem nitrogen. *Plant Cell Environ.*, 16 : 125-136.
- 4 - IMSANDE (J.), TOURAINE (B.), 1994 - N-demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol.*, 105 : 3-7.
- 5 - CRAWFORD (N.), 1995 - Nitrate : nutrient and signal for plant growth. *Plant Cell*, 7 : 859-868.
- 6 - TRUEMAN (L. J.), ONYEOCHA (I.), FORDE (B.G.), 1996 - Recent advances in the molecular biology of a family of eucaryotic high affinity nitrate transporters. *Plant Physiol. Biochem.*, 34 : 621-627.
- 7 - YONEYAMA (T.), KOMAMURA (K.), KUMAZAWA (K.), 1975 - Nitrogen transport in intact corn roots. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 21 : 371-377.
- 8 - HENRIKSEN (G. H.), RAMAN (D. R.), WALKER (L. P.), SPANSWICK (R. M.), 1992 - Measurements of net fluxes of ammonium and nitrate at the surface of barley roots using ion-selective microelectrodes. II. Patterns of uptake along the root axis and evaluation of the microelectrode flux estimation. *Plant Physiol.*, 99 : 734-737.

- 9 - LAZOF (D. B.), RUFTY (T. W. JR), REDINBAUGH (M. G.), 1992 - Localization of nitrate absorption and translocation within morphological regions of the corn root. *Plant Physiol.*, 100 : 1251-1258.
- 10 - PAN (W. L.), JACKSON (W. W. A.), MOLL (R. H.), 1985 - Nitrate uptake and partitioning by corn (*Zea mays*) root systems and associated morphological differences among genotypes and stage of root development. *J. Exp. Bot.*, 36 : 1341-1351.
- 11 - WARNCKE (D. D.), BARBER (S. A.), 1974 - Root development and nutrient uptake by corn in solution culture. *Agron. J.*, 66 : 514-516.
- 12 - BARRACLOUGH (P. B.), 1986 - The growth and activity of winter wheat roots in the field : nutrient inflows of high-yielding crops. *J. Agric. Sci.*, 106 : 53-59.
- 13 - BARRACLOUGH (P. B.), 1989 - Root growth, macro-nutrient uptake dynamics and soil fertility requirements of a high-yielding winter oilseed rape crop. *Plant Soil.*, 119 : 59-70.
- 14 - ROBINSON (D.), 1986 - Limits to nutrient inflow rates in roots and root systems. *Physiol. Plant.*, 68 : 551-559.
- 15 - DREW (M. C.), SAKER (L. R.), 1975 - Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when NO_3^- is restricted to only part of the root system. *J. Exp., Bot.* 26 : 79-80.
- 16 - BURNS (I. G.), 1991 - Short and long-term effects of a change in the spatial distribution of nitrate in the root zone on N uptake, growth and root development of young lettuce plants. *Plant Cell Environ.*, 14 : 21-33.
- 17 - ZHANG (H.), FORDE (B.G.), 1998 - An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient - induced changes in root architecture. *Science*, 279 : 407-409.
- 18 - CHAPIN (S. F.), WALTER (C. H. S.), CLARKSON (D. T.), 1988 - Growth response of tomato and barley to nitrogen stress and its control by abscissic acid, water relations and photosynthesis. *Planta*, 173 : 352-366.
- 19 - CARJAVAL (M.), COOKE (D. T.), CLARKSON (D. T.), 1996 - Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function. *Planta*, 199 : 372-381.
- 20 - RADIN (J. W.), ACKERSON (R. C.), 1981 - Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. *Plant Physiol.*, 67 : 115-119.
- 21 - RADIN (J. W.), BOYER (J. S.), 1982 - Control of leaf expansion by nitrogen nutrition in sunflower plants. *Plant Physiol.*, 69 : 771-775.
- 22 - RADIN (J. W.), MATTHEWS (M. A.), 1989 - Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen- and phosphorus-deficient cotton seedlings. *Plant Physiol.*, 89 : 264-268.
- 23 - STEUDDLE (E.), OREN (R.), SCHULZE (E. D.), 1987 - Water transport in maize roots. Measurement of hydraulic conductivity, solute permeability, and of reflection coefficients of excised roots using the root pressure probe. *Plant Physiol.*, 84 : 1220-1232.

- 24 - STEUDDLE (E.), MURRMANN (M.), PETERSON (C. A.), 1993 - Transport of water and solutes across maize roots modified by puncturing the epidermis. *Plant Physiol.*, 103 : 335-349.
- 25 - VAN OS (C.H.), DEEN (P. M. T.), DEMPSTER (J. A.), 1994 - Aquaporins : water selective channels in biological membranes. Molecular structure and tissue distribution. *Biochim. Biophys. Acta*, 1197 : 291-309.
- 26 - BARTHES (L.), BOUSSER (A.), HOARAU (J.), DÉLÉENS (E.), 1995 - Reassessment of the relationship between nitrogen supply and xylem exudation in detopped maize seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*, 33 : 173-183.
- 27 - TSAY (Y. F.), SCHROEDER (J. I.), FELDMANN (K. A.), CRAWFORD (N. M.), 1993 - The herbicide sensitivity gene *CHL1* of Arabidopsis encodes a nitrate-inducible nitrate transporter. *Cell*, 72 : 705-713.
- 28 - LAUTER (F. R.), NINNEMANN (O.), BUCHER (M.), RIESMEIER (J. W.), FROMMER (W. B.), 1996 - Preferential expression of an ammonium transporter and of two putative nitrate transporters in root hairs of tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93 : 8139-8144.
- 29 - TRUEMAN (L. J.), ONYEOCHA (I.), FORDE (B. G.), 1995 - « Cloning and analysis of putative high affinity nitrate transporters from barley and *Lotus japonicus*. » Tenth International Workshop on Plant Membrane Biology, Regensburg, august 6-11, 1995. Abstract R35.
- 30 - TRUEMAN (L. J.), RICHARDSON (A.), FORDE (B. G.), 1996 - Molecular cloning of higher plant homologues of the high affinity nitrate transporters of *Chlamydomonas reinhardtii* and *Aspergillus nidulans*. *Gene*, 175 : 223-231.
- 31 - UNKLES (S. E.), HAWKER (K. L.), GRIEVE (C.), CAMPBELL (E. I.), MONTAGUE (P.), KINGHORN (J. R.), 1991 - *crnA* encodes a nitrate transporter in *Aspergillus nidulans*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88 : 204-208.
- 32 - QUESADA (A.), GALVAN (A.), FERNANDEZ (E.), 1994 - Identification of nitrate transporter genes in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant J.*, 5 : 407-419.
- 33 - SIDDIQI (Y.), GLASS (A. D. M.), RUTH (J.), MALA (F.), 1990 - Studies of the uptake of nitrate in barley. I. Kinetics of $^{13}\text{NO}_3^-$ influx. *Plant Physiol.*, 93 : 1426-1432.
- 34 - NEYRA (C. A.), HAGEMAN (R. H.), 1975 - Nitrate uptake and induction of nitrate reductase in excised corn roots. *Plant Physiol.*, 56 : 692-695.
- 35 - MACKOWN (C. T.), MACCLURE (P. R.), 1988 - Development of accelerated net nitrate uptake : effects of nitrate concentration and exposure time. *Plant Physiol.*, 87 : 162-166.
- 36 - LEE (R. B.), DREW (M. C.), 1986 - Nitrogen - 13 studies of nitrate fluxes in barley roots. II. Effect of plant N-status on the kinetic parameter of nitrate influx. *J. Exp. Bot.*, 37 : 1768-1779.
- 37 - LU (Q.), BRISKIN (D. P.), 1993 - Modulation of the maize plasma membrane H^+/NO_3^- symport carrier by NO_3^- . *Phytochem.*, 33 : 1-8.
- 38 - TOMPKINS (G. A.), JACKSON (W. A.), VOLK (R. J.), 1978 - Accelerated nitrate uptake in wheat seedlings : effects of ammonium and nitrite pretreatments and 6-

methylpurine and puromycine.
Physiol. Plant., 43 : 166-171.

39 - BEHL (R.), TISCHNER (R.),
RASCHKE (K.), 1988 -
Induction of a high-capacity nitrate-
uptake mechanism in barley roots
prompted by nitrate uptake through a
constitutive low-capacity mechanism.
Planta, 176 : 235-240.

40 - SHIRAISHI (N.), SATO (T.),
OGURA (N.), NAKAGAWA (H.), 1992 -
Control by glutamine of the synthesis
of nitrate reductase in cultured
spinach cells. *Plant Cell Physiol.*, 33 :
727-731.

41 - DHUGGA (K.), WAINES (J.),
LEONARD (T.), 1988 -
Correlated induction of nitrate
uptake and membrane polypeptides
in corn roots. *Plant Physiol.*,
87 : 120-125.

42 - GEORGES (A.), MOREL (M. H.),
GROUZIS (J. P.), 1996 -
High resolution 2-D electrophoresis
of polypeptides of maize root
plasma membrane : identification of
polypeptides whose expression is
regulated by nitrate. *Plant Physiol.*,
Biochem., 34 : 863-870.

43 - TOMPKINS (G. A.),
JACKSON (W. A.), VOLK (R. J.), 1978 -
Accelerated nitrate uptake in wheat
seedlings : effects of ammonium and
nitrite pretreatments and 6-
methylpurine and puromycine.
Physiol. Plant., 43 : 166-171.

44 - SIDDIQI (M. Y.), KING (B. J.),
GLASS (A. D. M.), 1992 -
Effects of nitrite, chlorate, and chlorite
on nitrate uptake and nitrate
reductase activity. *Plant Physiol.*,
100 : 644-650.

45 - WARNER (R. L.),
HUFFAKER (R. C.), 1989 -
Nitrate transport is independent of
NADH and NAD(P)H nitrate
reductases in barley seedlings.
Plant Physiol., 91 : 947-953.

46 - VESSEY (J. K.), RAPER (C. D.),
HENRY (L. T.), 1990 -
Cyclic variations in nitrogen uptake
rate in soybean plants : uptake during
reproductive growth. *J. Exp. Bot.*,
41 : 1579-1584.

47 - LIM (J. T.), WILKERSON (G. G.),
RAPER (C. D. JR), GOLD (H. J.), 1990 -
A dynamic model of vegetative
soybean plants : model structure and
behaviour under varying root
temperature and nitrogen
concentration. *J. Exp. Bot.*,
41 : 221-241.

48 - ASLAM (M.), HUFFAKER (R. C.),
RAINS (D. W.), RAO (K. P.), 1979 -
Influence of light and ambient carbon
dioxide concentration on nitrate
assimilation by intact barley
seedlings. *Plant Physiol.*,
63 : 1205-1209.

49 - HANSEN (G.K.), 1980 -
Diurnal variation of root respiration
and nitrate uptake as influenced by
nitrogen supply. *Physiol. Plant.*,
48 : 421-427.

50 - RUFTY (T. W. JR),
MACKOWN (C. T.), VOLK (R. J.), 1989 -
Effects of altered carbohydrate
availability on whole plant
assimilation of $^{15}\text{NO}_3^-$.
Plant Physiol., 89 : 457-463.

51 - DELHON (P.), GOJON (A.),
TILLARD (P.), PASSAMA (P.), 1995 -
Diurnal regulation of NO_3^- uptake
in soybean plants. II. *J. Exp. Bot.*,
46 : 1595-1602.

52 - SASAKAWA (H.),
LA RUE (T. A.), 1986 -
Root respiration associated with
nitrate assimilation in cowpea.
Plant Physiol., 81 : 972-975.

53 - BLOOM (A. J.), SUKRAPANNA (S. S.),
WARNER (R.), 1992 -
Root respiration associated with
ammonium and nitrate absorption and
assimilation by barley. *Plant Physiol.*,
99 : 1294-1301.

- 54 - BOUMA (T. J.),
DE VISSER (R.), 1993 -
Energy requirements for maintenance
of ion concentrations in roots.
Physiol. Plant., 89 : 113-142.
- 55 - ZHEN (R.- G.), KOYRO (H.- W.),
LEIGH (R. A.), TOMOS (A. D.),
MILLER (A. J.), 1991 -
Compartmental nitrate concentrations
in barley root cells measured with
nitrate-selective microelectrodes and
by single-cell sap sampling. *Planta*,
185 : 356-361.
- 56 - MILLER (A. J.),
SMITH (S. J.), 1992 -
The mechanism of nitrate transport
across the tonoplast of barley root
cells. *Planta*, 187 : 554-557.
- 57 - PACE (G. M.),
MACCLURE (P. R.), 1986 -
Comparison of nitrate uptake kinetic
parameters across maize inbred
lines. *J. Plant Nutr.*, 9 : 1095-1011.
- 58 - MARSCHNER (H.),
RÖMHELD (V.), 1983 -
In vivo measurement of root-induced
pH changes at the soil-root interface :
effect of plant species and nitrogen
source. *Z. Pflanzenphysiol.*,
111 : 241-251.
- 59 - BLOM-ZANDSTRA (M.),
JUPEIJN (G. L.), 1987 -
A computer-controlled multi-titration
system to study transpiration, OH⁻
efflux and nitrate uptake by intact
lettuce plants. *Plant Cell Environ.*,
10 : 545-550.
- 60 - KELTJENS (W. G.),
NIJENSTEIN (J. H.), 1987 -
Diurnal variation in uptake, transport
and assimilation of NO₃⁻ and efflux of
OH⁻ in maize plants. *J. Plant Nutr.*,
10 : 887-900.
- 61 - NYE (P. H.) 1987 -
Acid-base changes in the
rhizosphere. *Adv. Plant. Nutr.*,
2 : 129-153.
- 62 - LOSS (S. P.), ROBSON (A. D. M.),
RITCHIE (G. S. P.), 1993 -
H⁺/OH⁻ excretion and nutrient uptake
in upper and lower parts of lupin
(*Lupinus angustifolius* L.) root
systems. *Ann. Bot.*, 72 : 315-320.
- 63 - KIRKBY (E. A.),
MENGEL (K.), 1967 -
Ionic balance in different tissues of
the tomato plant in relation to nitrate,
urea, or ammonium nutrition. *Plant
Physiol.*, 42 : 6-14.
- 64 - THIBAUD (J. B.),
GRIGNON (C.), 1981 -
Mechanism of nitrate uptake in corn
roots. *Plant Sci.*, 22 : 279-289.
- 65 - MACCLURE (P. R.),
KOCHIAN (L. V.), SPANSWICK (R. M.),
SHAFF (J. E.), 1990 -
Evidence for cotransport of nitrate
and protons in maize roots. I. Effects
of nitrate on the membrane potential.
Plant Physiol., 93 : 281-289.
- 66 - ULLRICH (C.),
NOVACKY (A.), 1990 -
Extra and intra cellular pH membrane
and potential changes induced by K⁺,
Cl⁻, H₂PO₄⁻ and NO₃⁻ uptake and
fusicoocin in root hairs of *Limnobium
stoloniferum*. *Plant Physiol.*,
94 : 1561-1567.
- 67 - RUIZ-CRISTIN (J.),
BRISKIN (D. P.), 1991 -
Characterization of a H⁺/NO₃⁻
symport associated with plasma
membrane vesicles of maize roots
using ³⁶ClO₃⁻ as a radiotracer analog.
Archiv. Biochem. Biophys.,
285 : 74-82.
- 68 - GLASS (A. D. M.), SHAFF (J. E.),
KOCHIAN (L. V.), 1992 -
Studies of the uptake of nitrate in
barley. IV. Electrophysiology. *Plant
Physiol.*, 99 : 456-463.
- 69 - RAVEN (J. A.), 1985 -
pH regulation in plants. *Sci. Prog.
Oxford*, 69 : 495-509.

- 70 - ANDREWS (M.), 1986 -
The partitioning of nitrate assimilation
between root and shoot of higher
plants. *Plant Cell Environ.*,
9 : 511-519.
- 71 - DIJKSHOORN (W.),
LARTHWELL (D. J.),
DE WIT (C. T.), 1968 -
Temporal changes in carboxylate
content of rye grass with stepwise
change in nutrition. *Plant Soil.*,
29 : 369-390.
- 72 - BEN ZIONI (A.), VAADIA (Y.),
LIPS (S. H.), 1971 -
Nitrate uptake by roots as regulated
by nitrate reduction products of the
shoot. *Physiol. Plant.*, 24 : 288-290.
- 73 - TOURAINE (B.), GRIGNON (N.),
GRIGNON (C.), 1988 -
Charge balance in NO_3^- fed soybean.
Estimation of K^+ and carboxylate
recirculation. *Plant Physiol.*,
88 : 605-612.
- 74 - TOURAINE (B.), GRIGNON (N.),
GRIGNON (C.), 1990 -
Interaction between NO_3^- assimilation
in shoots and NO_3^- uptake by roots of
soybean (*Glycine max*) plants : role
of carboxylate. *Plant Soil.*,
124 : 169-174.
- 75 - TOURAINE (B.), MULLER (B.),
GRIGNON (C.), 1992 -
Effect of phloem-translocated malate
on NO_3^- uptake by roots of intact
soybean plants. *Plant Physiol.*,
99 : 1118-1123.
- 76 - HALSE (N. J.),
GREENWOOD (E. A. N.), LAPINS (R.),
BOUNDY (C. A. P.), 1969 -
An analysis of the effects of
nitrogen deficiency on the growth
and yield of a western australian
wheat crop. *Austr. J. Agric. Res.*,
20 : 987-998.
- 77 - CLEMENT (C. R.), HOPPER (M. J.),
JONES (L. H. P.), 1978 -
The uptake of nitrate by *Lolium
perenne* from flowing nutrient
solution. I. Effect of NO_3^-
concentration. *J. Exp. Bot.*,
29 : 453-464.
- 78 - RODGERS (C. O.),
BARNEIX (A. J.), 1988 -
Cultivar differences in the rate of
nitrate uptake by intact wheat plants
as related to growth rate. *Physiol.
Plant.*, 72 : 121-126.
- 79 - SWIADER (J. M.), CHYAN (Y.),
SPLITTSTOESSER (W. E.), 1991 -
Genotypic differences in nitrogen
uptake, dry matter production, and
nitrogen distribution in pumpkins
(*Cucurbita moschata* Poir.). *J. Plant
Nutr.*, 14 : 511-524.
- 80 - CLARKSON (D. T.), HOPPER (M. J.),
JONES (L. H. P.), 1986 -
The effect of root temperature on the
uptake of nitrogen and the relative
size of the root system in *Lolium
perenne*. I. Solutions containing both
 NH_4^+ and NO_3^- . *Plant. Cell. Environ.*,
9 : 535-545.
- 81 - CLEMENT (C. R.), HOPPER (M. J.),
JONES (L. H. P.), LEAF (E. L.), 1978 -
The uptake of nitrate by *Lolium
perenne* from flowing nutrient
solution. II. Effect of light, defoliation
and relationship of CO_2 flux.
J. Exp. Bot., 29 : 453-464.
- 82 - GASTAL (F.), SAUGIER (B.), 1989 -
Relationships between nitrogen
uptake and carbon assimilation in
whole plants of tall fescue. *Plant Cell
Environ.*, 12 : 407-418.
- 83 - HELAL (H. M.), MENGEL (K), 1979 -
Nitrogen metabolism of young barley
plants as affected by NaCl-salinity and
potassium. *Plant Soil.*, 51 : 457-462.
- 84 - LUQUE (A. A.),
BINGHAM (F. T.), 1981 -
The effect of osmotic potential and
specific ion concentration of the
nutrient solution on the uptake and
reduction of nitrate by barley
seedlings. *Plant Soil.*, 63 : 227-237.

- 85 - TAN (K.), KELTJENS (W. G.), 1990 - « Effect of aluminium on growth, nutrient uptake, proton efflux and phosphorus assimilation of aluminium-tolerant and -sensitive sorghum (*Sorghum bicolor*) genotypes. » In : *Plant nutrition - physiology and applications*, (M. L.) Van Beusichem éd. Kluwer Academic Publ. Dordrecht : 397-401.
- 86 - SCHUBERT (S.), SCHUBERT (E.), MENGEL (K.), 1990 - « Effect of low pH of the root medium on proton release, growth and nutrient uptake of field beans (*Vicia faba*). » In *Plant nutrition - physiology and applications*, (M. L.) Van Beusichem éd. Kluwer Academic Publ. Dordrecht, 443-448.
- 87 - JACKSON (W. A.), KWIK (K. D.), VOLK (R. J.), 1976 - Nitrate uptake during recovery from nitrogen deficiency. *Plant Physiol.*, 36 : 174-181.
- 88 - MacKOWN, VOLK (R. J.), JACKSON (W. A.), 1981 - Nitrate accumulation, assimilation and transport by decapitated corn roots. *Plant Physiol.*, 68 : 133-138.
- 89 - LEE (R. B.), 1982 - Selectivity and kinetics of ion uptake by barley plants of following nutrient deficiency. *Ann. Bot.*, 50 : 429-449.
- 90 - LEE (R. B.), RUDGE (K. A.), 1986 - Effects of nitrogen deficiency on the absorption of nitrate and ammonium by barley plants. *Ann. Bot.*, 57 : 471-486.
- 91 - CHAPIN III (F. S.), CLARKSON (D. T.), LENTON (J. R.), WALTER (C. H. S.), 1988 - Effect of nitrogen stress and abscissic acid on nitrate absorption and transport in barley and tomato. *Planta*, 173 : 340-351.
- 92 - BOWMAN (D. C.), PAUL (J. L.), 1988 - Uptake and assimilation of NO_3^- and NH_4^+ by nitrogen-deficient perennial ryegrass turf. *Plant Physiol.*, 88 : 1303-1309.
- 93 - RODGERS (C. O.), BARNEIX (A. J.), 1989 - The effect of N-deprivation on nitrate uptake and growth rate of two wheat cultivars selected for different fertility levels. *Plant Physiol. Biochem.*, 27 : 387-392.
- 94 - EDWARDS (J. H.), BARBER (S. A.), 1976 - Nitrogen flux into corn roots as influenced by shoot requirement. *Agron. J.*, 68 : 471-473.
- 95 - SIMPSON (R. J.), LAMBERS (H.), DALLING (M. J.), 1982 - Kinetin application to roots and its effect on uptake, translocation and distribution of nitrogen in wheat (*Triticum aestivum*) grown with a split root system. *Physiol. Plant.*, 56 : 430-435.
- 96 - DREW (M. C.), SAKER (L. R.), 1984 - Uptake and long-distance transport of phosphate, potassium and chloride in relation to internal ion concentrations in barley : evidence of non-allosteric regulation. *Planta*, 160 : 500-507.
- 97 - FELLOWS (R. J.), EGLI (D. B.), LEGGETT (J. E.), 1978 - A pod leakage technique for phloem translocation studies in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Plant Physiol.*, 62 : 812-814.
- 98 - ALLEN (S.), RAVEN (J. A.), 1987 - Intracellular pH regulation in *Ricinus communis* grown with ammonium or nitrate as N sources : the role of long distance transport. *J. Exp. Bot.*, 38 : 580-596.

- 99 - COOPER (H. D.), CLARKSON (D. T.), 1989 - Cycling of amino-nitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals - A possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake. *J. Exp. Bot.*, 40 : 753-762.
- 100 - CHAPIN III (F. S.), 1990 - Effects of nutrient deficiency on plant growth : evidence for a centralized stress-response system. In *Importance of root to shoot communication in the responses to environmental stress*. (W. J.) Davies *et al.* éd. British Society for Plant Growth Regulation, Bristol, 135-148.
- 101 - LEE (R. B.), 1993 - Control of net uptake of nutrients by regulation of influx in barley plants recovering from nutrient deficiency. *Ann. Bot.*, 72 : 223-230.
- 102 - BLOOM (A. J.), SUKRAPANNA (S. S.), 1990 - Effects of exposure to ammonium and transplant shock upon the induction of nitrate absorption. *Plant Physiol.*, 94 : 85-90.
- 103 - DELHON (P.), GOJON (A.), TILLARD (P.), PASSAMA (P.), 1995 - Diurnal regulation of NO_3^- uptake in soybean plants. I. *J. Exp. Bot.*, 46 : 1585-1594.
- 104 - MINOTTI (P. L.), WILLIAMS (D. C.), JACKSON (W. A.), 1968 - Nitrate uptake and reduction as affected by calcium and potassium. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, 32 : 692-698.
- 105 - CLARKSON (D. T.), LÜTTGE (U.), 1991 - Mineral nutrition : inducible and repressible nutrient transport systems. *Progress in Botany*, 52 : 61-83.
- 106 - KING (B. J.), SIDDIQI MY, RUTH (T. J.), WARNER (R. L.), GLASS (A. D. M.), 1993 - Feedback regulation of nitrate influx in barley roots by nitrate, nitrite, and ammonium. *Plant Physiol.*, 102 : 1279-1286.
- 107 - LEE (R. B.), DREW (M. C.), 1989 - Rapid, reversible inhibition of nitrate influx in barley by ammonium. *J. Exp. Bot.*, 40 : 741-752.
- 108 - BRETILER (H.), SIEGERIST (M.), 1984 - Effect of ammonium on nitrate utilization by roots of dwarf bean. *Plant Physiol.*, 75 : 1099-1103.
- 109 - DODDEMA (H.), OTTEN (H.), 1979 - Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate. III. Regulation. *Physiol. Plant.*, 45 : 339-346.
- 110 - BRETILER (H.), ARNOZIS (P. A.), 1985 - Effects of amino compounds on nitrate utilization by roots of dwarf bean. *Phytochem.*, 24 : 653-658.
- 111 - MULLER (B.), TOURAINE (B.), 1992 - Inhibition of NO_3^- uptake by various phloem translocated amino acids in soybean seedlings. *J. Exp. Bot.*, 43 : 617-623.
- 112 - MULLER (B.), TILLARD (P.), TOURAINE (B.), 1995 - Nitrate fluxes in soybean seedling roots and their response to amino acids : an approach using ^{15}N . *Plant Cell Environ.*, 18 : 1267-1279.
- 113 - HOLE (D. J.), EMRAN (A. M.), FARES (Y. F.), DREW (M. C.), 1990 - Induction of nitrate transport in maize roots, and kinetics of influx, measured with nitrogen-13. *Plant Physiol.*, 93 : 642-647.

Les litières et la dynamique de l'azote dans divers biotopes à acacia d'Afrique occidentale et centrale

France Bernhard-Reversat,
Ecologue

Jean Michel Harmand,
Agroforestier

Katell Uguen,
Ecologue

Introduction

Les acacias sont utilisés pour leur rôle dans l'amélioration du statut de l'azote du sol (Dommergues, 1994). Cette amélioration résulte essentiellement de l'apport de matière organique riche en azote par le renouvellement des racines et surtout par les retombées de litière. L'enrichissement du sol en azote à partir de la litière est un processus complexe où interviennent la quantité et la qualité des litières (Palm et Sanchez, 1990; Cortez *et al.*, 1996). En effet, leur décomposition doit permettre l'accumulation d'humus tout en assurant un taux de minéralisation de l'azote satisfaisant pour la nutrition des plantes (Gower et Son, 1992). La production d'azote minéral par le sol est un facteur important pour la nutrition azotée, même chez les arbres fixateurs d'azote, et fournit à ceux-ci en moyenne 55 % de leurs besoins (Danso *et al.*, 1992), et 47 % dans le cas d'*A. holosericea* (Langkamp *et al.*, 1982). Selon Stock *et al.* (1995), ce pourcentage peut varier en fonction du taux de minéralisation de l'azote du sol.

La dynamique de la matière organique (au sens large, litière et matière organique du sol) aboutissant à une bonne disponibilité de l'azote met en jeu des facteurs climatiques, pédologiques et biotiques. Ces derniers incluent principalement la qualité de la ressource, l'activité des macro- méso- et micro-faunes et l'activité microbienne. Certains auteurs ont proposé un classement de l'ensemble des facteurs aboutissant à un modèle hiérarchique (Anderson *et al.*, 1989; Lavelle *et al.*, 1993).

On examinera dans ce travail les résultats obtenus sur le cycle de l'azote dans un ensemble de peuplements d'acacias naturels ou plantés, ainsi que dans un ensemble d'autres peuplements ligneux des mêmes régions. On tentera de mettre en évidence les relations entre les divers facteurs et de faire des hypothèses sur leur hiérarchie, afin de caractériser le cycle de l'azote dans les peuplements d'acacias.

■ Sites et méthodes

Le cycle de l'azote a été étudié dans des biotopes à *Acacia* de six sites d'Afrique de l'ouest et centrale couvrant un éventail de régions climatiques auxquels ont été ajoutés les résultats de travaux faits sur deux autres sites (tabl.1). Les données sur les *Acacia* ont été comparées à d'autres végétations sans légumineuses et, le plus souvent, ligneuses des mêmes sites. Une description plus détaillée des sites et les méthodes d'échantillonnage et d'analyse sont données dans les publications citées.

Les valeurs prises en compte pour le sol de l'horizon de surface (0-5 à 0-20 cm) sont N total et C organique, N minéralisé en trois semaines en étuve exprimé par rapport au poids sec de sol ou en pourcentage d'N total, N minéralisé pendant un an *in situ* exprimé en kg/ha ou en pourcentage de N total, et le rapport N/C qui exprime la teneur en N de la matière organique du sol. Pour les litières, on a considéré la teneur en N de la fraction feuilles qui représente généralement plus de 70 % du poids total, et la quantité d'N apporté au sol annuellement par la litière totale, exprimée en kg/ha. Le nombre de valeurs disponibles est variable en fonction du paramètre étudié, puisque tous les travaux

Sites	Végétations étudiées		Pluie annuelle (mm)	Référence
	Acacia	Autres		
Fété-Ole, Sénégal	<i>A. senegal</i>	<i>Balanites aegyptiaca</i> , savane	300	1
Bambey, Sénégal	<i>A. albida</i> (<i>F. albida</i>)	savane	500	7,8
Bambey, Sénégal	<i>A. seyal</i>	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	600	2,3, 4
Keur Maktar, Sénégal	<i>A. seyal</i>	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	800	2,3, 4
Boulandor, Sénégal	<i>A. holosericea</i>	<i>Guiera senegalensis</i>	1040	10
Garoua, Cameroun	<i>A. polyacantha</i>	<i>E. camaldulensis</i> , <i>Cassia siamea</i>	1080	6
Pointe Noire, Congo	<i>A. mangium</i> , <i>A. auriculiformis</i>	Eucalyptus hybrides, savane	1250	5
Oumé, Côte d'Ivoire	<i>A. mangium</i> , <i>A. auriculiformis</i>		1350	9

Références : 1 : Bernhard-Reversat, 1981 ; 2 : Bernhard-Reversat, 1986 ; 3 : Bernhard-Reversat, 1987 ; 4 : Bernhard-Reversat, 1987 ; 5 : Bernhard-Reversat, 1996 ; 6 : Harmand, 1993 ; 7 : Jung, 1969 ; 8 : Jung, 1970 ; 9 : Oliver et Ganry, 1994 ; 10 : Ugen, 1996.

■ Tableau 1
Sites des peuplements étudiés

ne sont pas complets. Les coefficients de décomposition (Olson, 1963) sont calculés selon la formule $K = A/L$ ou $K = A - (L2-L1)/L$ selon que le stock au sol L est stable ou qu'il augmente au cours du temps, donnant $L1$ en début d'année et $L2$ en fin d'année ; A est l'apport annuel de litière au sol ; K est calculé pour les feuilles seules (KF) ou pour la litière totale (KT).

■ Résultats et discussion

L'azote du sol et sa minéralisation

La teneur moyenne en azote plus élevée sous *Acacia* (tabl. 2) est en partie due à sa relation avec la teneur en argile qui sera vue plus loin. Le taux d'N minéralisable *in vitro*, exprimé par rapport à

Paramètres	Unité	Type de végétation			
		Acacia		Autres	
Paramètres du sol					
N total du sol	g N/kg sol	0,89 ± 0,17	(11)	0,41 ± 0,03	(13)
N du sol minéralisable <i>in vitro</i> 3 semaines	% d'N total/	3,2 ± 0,4	(7)	3,6 ± 0,3	(9)
	mg N/kg sol/ 3 semaines	24,8 ± 5,0	(7)	15,7 ± 2,4	(9)
N du sol minéralisable <i>in situ</i>	% N total/an	11,8 ± 2,3	(6)	5,3 ± 0,9	(7)
	mg N/kg sol/an	74 ± 10	(6)	19 ± 3	(7)
Rapport N/C dans le sol	g/g	0,081 ± 0,005	(11)	0,073 ± 0,003	(13)
Paramètres de la litière					
Teneur en N de la litière de feuilles	% de la matière sèche	1,76 ± 0,09	(11)	0,98 ± 0,11	(10)
Apport d'N par la litière totale	kg N/ha/an	87 ± 22	(9)	22 ± 4	(9)

■ Tableau 2

L'azote dans le sol et dans la litière. Valeurs obtenues dans les sites décrits au tableau 1. Moyennes et écarts-types, effectifs des échantillons entre parenthèses.

l'azote total, est du même ordre dans les deux types de peuplements, alors que l'azote N est plus facilement minéralisable *in situ* dans les sols sous *Acacia*. Cette différence pourrait être en relation avec l'influence de l'humidité du sol sur la minéralisation, moins accentuée sous *Acacia* (Bernhard-Reversat, 1996). La teneur de la matière organique du sol en N, exprimée par N/C, n'est pas très différente entre les deux types de végétation, la fixation d'N induisant une plus forte production végétale qui se traduit par une augmentation du taux de carbone et une minéralisation plus élevée.

Les litières et la décomposition

L'apport annuel d'azote par les litières apparaît nettement supérieur dans les peuplements d'*Acacia*, comparé aux valeurs obtenues pour les peuplements non-*Acacia*, non seulement par les

teneurs plus élevées, mais également par une plus forte productivité (tabl. 2). Sous *Acacia*, les coefficients de décomposition des feuilles ($KF = 1,48 \pm 0,67$) et de la litière totale ($KT = 0,74 \pm 0,10$) sont plus élevés que sous les autres espèces ($KF = 0,65 \pm 0,22$; $KT = 0,48 \pm 0,16$), suggérant une décomposition plus rapide sous acacia mais, le nombre de données est trop faible (4 ou 5) pour que l'on puisse conclure avec certitude.

Effet de la pluviométrie

Pour chaque type de végétation, l'apport annuel d'azote par la litière est significativement corrélé à la pluviométrie (fig. 1A), mais aucune relation n'apparaît entre la teneur en azote de la litière et la pluviométrie (non montré). Cet apport d'azote est faible pour la végétation non-*Acacia* ainsi que pour les *Acacia* sous faible pluviométrie.

La pluviométrie est corrélée positivement avec la minéralisation de l'azote *in situ* dans les sols sous les acacias, mais pas sous les autres végétations (fig. 1B). Cette corrélation ne s'observe pas avec la minéralisation *in vitro* (non montré).

Relations de l'azote du sol avec la litière

La corrélation entre la teneur en N de la litière et la teneur en N de la matière organique du sol est significative pour les non-*Acacia* (fig. 2A). Le graphique permet de supposer une plus grande efficacité des litières non-*Acacia* pour l'enrichissement en N de la matière organique lié à des formes d'azote difficilement minéralisables.

La relation négative observée entre la teneur en N des litières d'*Acacia* et la minéralisation d'N annuelle du sol (fig. 2B) est liée à la forte augmentation de productivité concomitante : la relation est positive avec l'apport total d'azote. Le comportement des autres types de végétation est différent, la minéralisation étant sans incidence sur la teneur en azote de la litière.

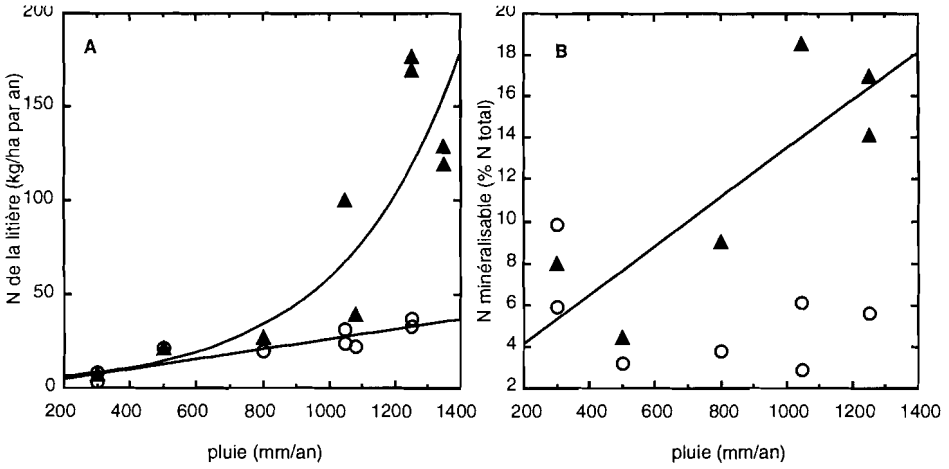


Figure 1
Relations entre la pluviométrie, l'apport d'azote par la litière et la minéralisation de l'azote *in situ*.

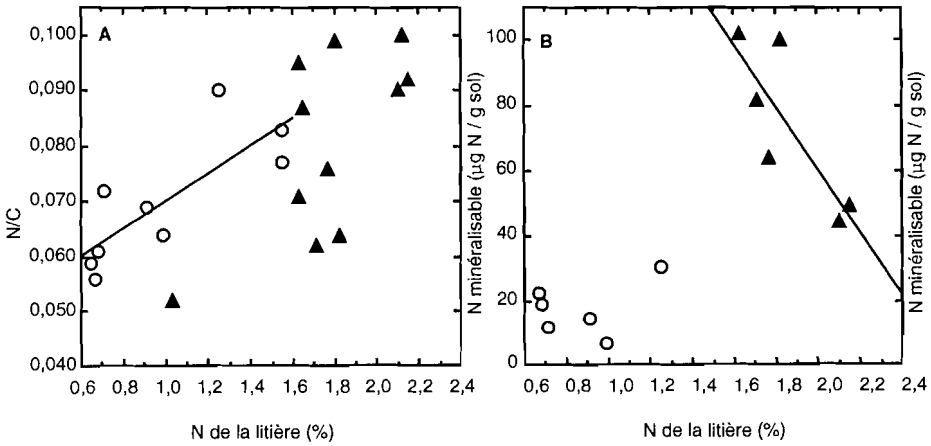


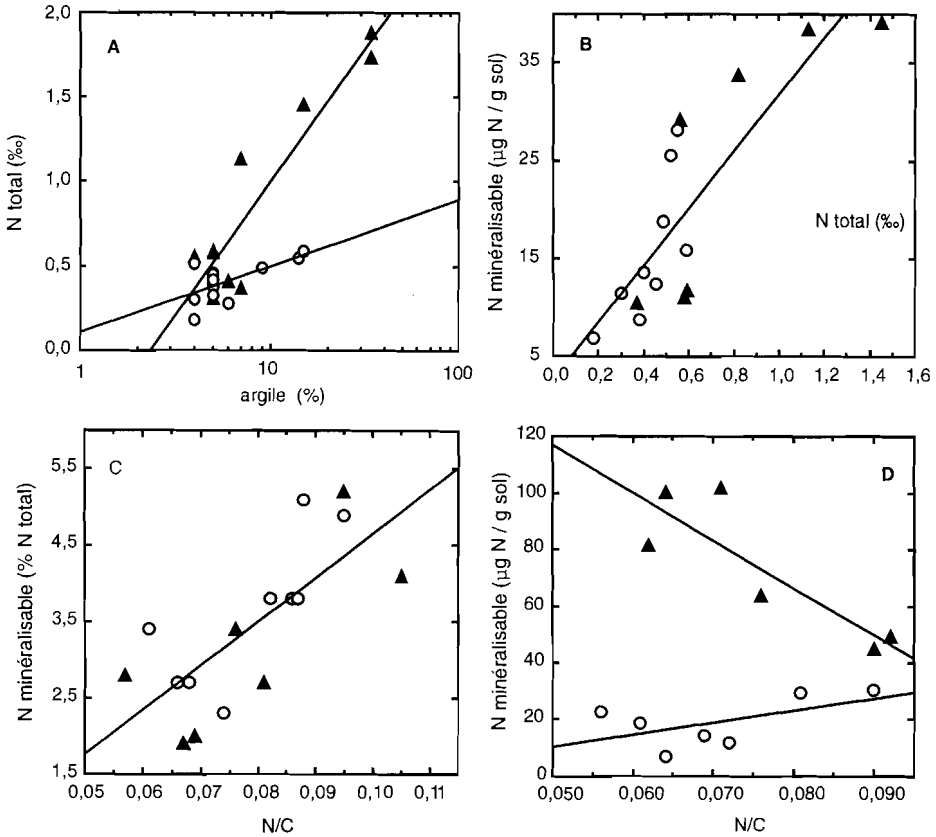
Figure 2
Relation entre la teneur en N de la litière de feuilles, le rapport N/C du sol et l'azote minéralisé *in situ*.

L'absence de relation entre l'N total du sol et l'apport par les litières semble en contradiction avec les modifications souvent observées de l'azote du sol sous les arbres et en particulier les *Acacia* (Bernhard-Reversat, 1981 ; Belsky, 1994). Bate (1981) fait observer que les mouvements latéraux dus en particulier à la faune peuvent occulter les relations entre le sol et la végétation, mais cela ne semble pas pouvoir être une situation générale ; pour Alstad et Vetaas (1994), c'est l'érosion qui peut intervenir. Toutefois, l'indépendance entre ces deux facteurs peut résulter du cycle biogéochimique proposé ci-dessous.

Relations entre processus pédologiques

La teneur en N total du sol dépend fortement de sa teneur en argile qui permet la fixation de la matière organique. Pour une même teneur en argile, on trouve de plus fortes quantités d'N sous *Acacia* que dans les autres végétations, bien que les courbes se confondent pour les très faibles teneurs en argile (fig. 3A).

Une même corrélation significative entre l'azote minéralisable *in vitro* et la teneur en N total du sol est observée dans les peuplements d'*Acacia* et les autres (fig. 3B). De même, l'aptitude à la minéralisation de l'azote (pourcentage d'N minéralisable) est corrélée avec la qualité de la source d'N exprimée par la teneur en N de la matière organique du sol (N/C) selon une même fonction dans les deux types de peuplements (fig. 3C), probablement en relation avec la tendance à l'immobilisation de l'azote minéral lorsque la matière organique est pauvre en N. Par contre, la minéralisation annuelle se comporte différemment dans les peuplements d'*Acacia* et les autres en fonction de N/C, une minéralisation plus forte sous *Acacia* pour une même teneur en N de la matière organique traduisant un "turn-over" plus rapide. La corrélation négative observée pour les *Acacia* peut indiquer un appauvrissement de la matière organique en N quand la minéralisation est élevée (fig. 3D). Ces résultats étayent les observations de Rhoades (1995) selon lesquelles les augmentations de rendement sous *Acacia albida* ne correspondent pas à une plus forte teneur en N du sol, mais à une plus forte minéralisation de l'azote, qui dépend du rapport N/C.



■ Figure 3

Relations entre quelques caractéristiques du sol.

A : azote total du sol et teneur en argile.

B : azote minéralisable *in vitro* en trois semaines et N total du sol.

C : azote minéralisable *in vitro* en trois semaines et rapport N/C du sol.

D : azote minéralisé *in situ* et rapport N/C du sol.

Application d'un modèle hiérarchique

Principe

Lavelle *et al.* (1993) ont proposé un modèle hiérarchique de décomposition que nous avons tenté d'adapter au cycle de l'azote

(fig. 4), afin d'évaluer les relations entre les différentes phases de ce cycle. Le niveau supérieur est le climat, pour lequel on a pris en compte la pluviométrie qui est la principale variable climatique lorsque l'on se limite aux régions inter-tropicales de basse altitude. La valeur de l'évapotranspiration (ETP) serait peut-être un meilleur paramètre (Meentemeyer, 1978), mais elle n'est pas toujours disponible. Le deuxième niveau est la teneur en argile, ainsi

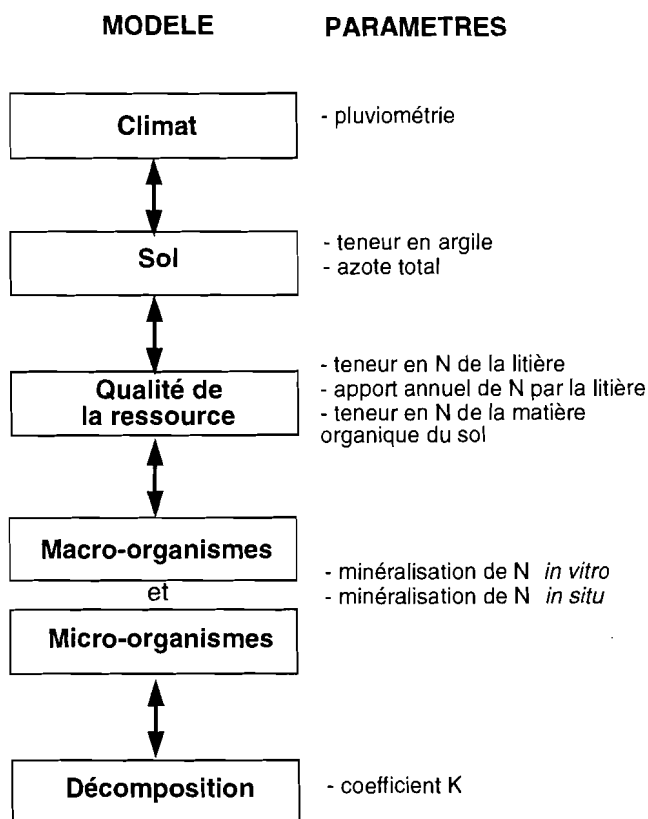


Figure 4
Modèle des processus déterminant la décomposition
et application des compartiments au cycle de l'azote.

que la teneur en nutriments, qui est exprimée ici par la teneur en N total du sol. Notre contribution concernant uniquement le cycle de l'azote, le carbone n'a pas été pris en considération, bien que la minéralisation de l'azote puisse lui être liée (Abbadie et Lensi, 1990). Le niveau suivant est la qualité de la ressource, qui sera mesurée par la teneur en N des litières de feuilles, par la quantité d'N apporté annuellement par la chute de litière (totale : feuilles, fleurs, fruits, bois) et par la teneur en N de la matière organique du sol, source d'azote minéral pour la microflore. Les deux niveaux qui viennent ensuite sont les macro-organismes et les micro-organismes. Nous ne disposons que de peu de données sur les macro-organismes, et seule l'activité des micro-organismes est prise en compte, exprimée par la minéralisation de l'azote en utilisant la quantité d'azote minéralisé, soit en incubation *in vitro*, soit *in situ* en un an, par rapport à l'azote total ou en valeur absolue. Enfin, la décomposition est exprimée, à défaut du coefficient de disparition de l'azote qui n'est que rarement mesuré (Bernhard-Reversat, 1996), par le coefficient K calculé à partir de l'apport et du stockage de litière (Olson, 1963). Il faut noter que l'efficacité des *Rhizobium* et le taux de la fixation de l'azote ne seront pas examinés en tant que processus car on considère qu'ils sont intégrés dans l'ensemble "qualité de la ressource", bien qu'ils aient de nombreuses interférences avec le sol.

Comparaison du modèle aux données

Si l'on considère l'ensemble des peuplements d'*Acacia* pour lesquels nous disposons de données, les différents niveaux ne semblent pas montrer les relations suggérées par le modèle. Il n'apparaît aucune relation entre les caractères du climat et du sol pris en compte, bien que Bate (1981) estime que N total du sol dépend de la pluviométrie dans les écosystèmes de savane. De même, aucune relation entre les caractères du sol retenus et la qualité de la ressource n'est mise en évidence. Au niveau suivant, par contre, on observe des relations significatives entre la qualité de la ressource et les paramètres retenus pour caractériser l'activité microbienne. Les mêmes observations peuvent être faites pour les espèces non-*Acacia*, avec toutefois une relation faible entre qualité de la res-

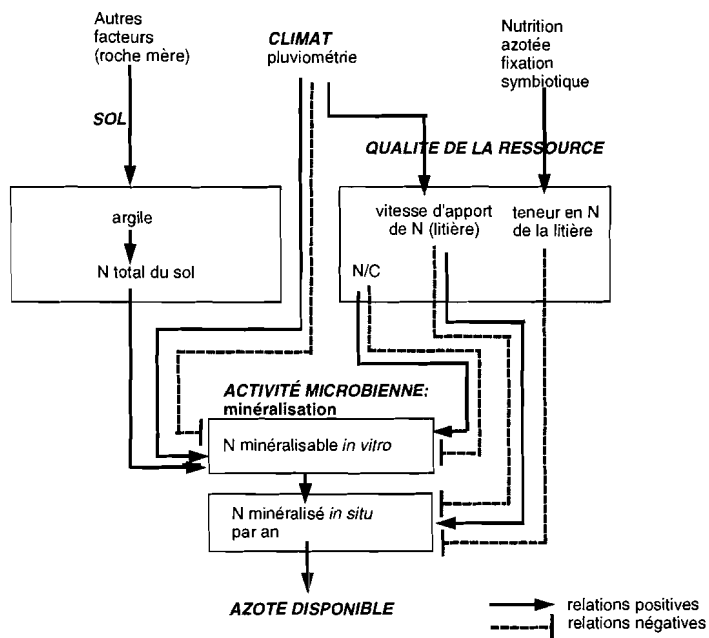


Figure 5
Modèle hiérarchique du cycle de l'azote
dans les peuplements à *Acacia*.

source et activité microbologique. Le dernier niveau, la décomposition, n'est indiqué que pour mémoire car les données ne sont pas assez nombreuses.

Le climat (pluviométrie) montre une relation avec la qualité de la ressource. Dans les peuplements d'*Acacia*, il n'intervient que par la quantité de litière produite; en effet, les autres caractères dépendent vraisemblablement beaucoup plus de la fixation de l'azote, liée à des facteurs non pris en compte ici. Par contre, pour les autres peuplements, la pluviométrie paraît avoir une plus grande influence. Le climat montre également des relations avec l'activité microbologique dans les peuplements d'*Acacia*, avec une même tendance faiblement marquée pour les autres. Lavelle *et al.* (1993) font l'hypothèse d'une absence de contrainte de certains niveaux hiérarchiques qui donne la prédominance au niveau suivant; dans le cas présent, on observe plutôt un relatif isolement des facteurs du sol hors de la hiérarchie.

Les relations entre les caractères du sol et l'activité biologique, bien que peu marquées, se traduisent par les relations entre N total et

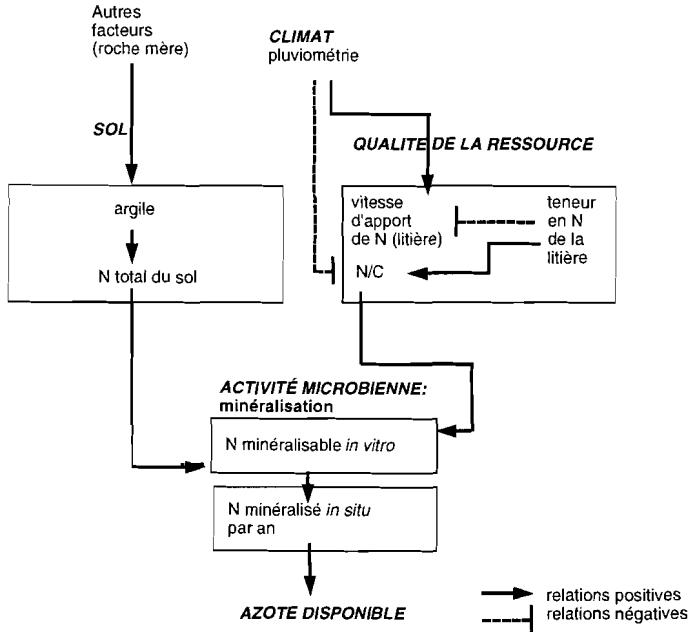


Figure 6
Modèle hiérarchique du cycle de l'azote
dans les types de végétation non fixatrice.

azote minéralisable. Lorsque la teneur du sol en N est suffisante (*Acacia*), les facteurs hydriques ont l'effet prépondérant sur la minéralisation annuelle *in situ*.

Conclusions

Malgré les insuffisances des résultats présentés ici, dues au nombre relativement faible des observations et au nombre de données manquantes, il semble que, dans l'ensemble *Acacia*, l'azote total du sol puisse être essentiellement lié au taux d'argile et présenter peu d'interférences quantitatives avec le cycle biogéochimique de l'azote. Celui-ci paraît essentiellement lié à la qualité de la ressource et au

climat exprimé par la pluviométrie. Pour l'ensemble non-*Acacia*, la pluviométrie se fait sentir surtout sur la qualité de la ressource. L'activité microbiologique est faiblement liée à la qualité de la ressource telle qu'elle est prise en compte ici, d'autres facteurs de qualité pouvant être prépondérants. Toutefois, on n'a pris en compte que l'horizon supérieur du sol, cet horizon étant le lieu privilégié de l'activité biologique et de l'accumulation de l'azote organique ; il serait intéressant de pouvoir vérifier les résultats sur le profil de sol exploité par les racines.

Les relations observées peuvent être représentées par le modèle des figures 5 et 6 qui ne font apparaître que les relations de causalité supposées prépondérantes, bien que certaines relations puissent correspondre à des influences réciproques. Ces schémas mettent en évidence les rôles apparemment indépendants du sol d'une part et de la qualité de la ressource influencée par le climat d'autre part, sur la disponibilité de l'azote. Les deux types de végétation diffèrent par la pluralité des interactions mises en évidence entre qualité de la ressource et activité minéralisatrice dans le cas des *Acacia* ; ils diffèrent également par l'absence de relations directes entre climat et activité minéralisatrice dans les autres types de végétation où la qualité de la ressource est prépondérante, l'azote étant limitant.

Remerciements

R. Oliver et F. Ganry sont remerciés pour avoir communiqué leur rapport permettant ainsi d'ajouter aux nôtres les résultats qu'ils ont obtenus en Côte d'Ivoire.

Références

ABBADIE (L.), LENSI (R.), 1990 - Carbon and nitrogen mineralization and denitrification in a humid savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). *Acta Oecol.*, 11 : 717-728.

ALSTAD (G.), VETAAS (O. R.), 1994 - The influence of *Acacia tortilis* stands on soil properties in arid north-eastern sudan. *Acta Oecol.* 15 : 449-46.

ANDERSON (J. M.), FLANAGAN (P.), CASWELL (E.), COLMAMAN (D.C.), CUEVAS (E.), FRECKMAN (D.W.), JONES (J. A.), LAVELLE (P.), VITOUSEK (P.), 1989 - "Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils." *In* Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems. (D. C.) Coleman, (J. M.) Oades,

- (G.) Huehara éds. Nifital Project, Université d'Hawaï, 97-124.
- BATE (G. C.), 1981 - Nitrogen cycling in savanna ecosystems. *Ecol. Bull.* (Stockholm), 33 : 463-475.
- BELSKY (A. J.), 1994 - Influences of trees on savanna productivity : test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, 75 : 22-932.
- BERG (B.), McCLAUGHERTY (C.), 1987 - Nitrogen release from litter in relation to disappearance of lignin. *Biochem.*, 4 : 219-224.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1981 - Biogeochemical cycle of soil nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos*, 38 : 321-332.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1986 - Le recyclage des éléments minéraux par la strate herbacée dans un peuplement naturel à *Acacia seyal* et dans une plantation d'*Eucalyptus* au Sénégal. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 7 : 353-364.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1987 - Les cycles d'éléments minéraux dans un peuplement à *Acacia seyal* et leur modification dans un peuplement d'*Eucalyptus* au Sénégal. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 8 : 3-16.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1988 - Soil nitrogen mineralization under a *Eucalyptus* plantation and a natural *Acacia* forest in Senegal. *Forest Ecol. Managem.*, 23 : 233-244.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1996 - Nitrogen cycling in tree plantations grown on poor savanna soil in Congo. *App. Soil Ecol.*, 3 : 161-172.
- CORTEZ (J.), DEMAR (J. M.), BOTTLNER (P.), JOCTEUR MONROZIER (L.), 1996 - Decomposition of mediterranean leaf litters : a microcosm experiment investigating relationship between decomposition rate and litter quality. *Soil Biol. Biochem.*, 28 : 443-452.
- DANSO (S. K. A.), BOWEN (G. D.), SANGINGA (N.), 1992 - Biological nitrogen fixation in trees in agro-ecosystems. *Plant Soil*, 141 : 177-196.
- DOMMERGUES (Y. R.), 1994 - "Nitrogen fixation by trees." CNRS/ORSTOM/CIRAD-Forêts : 1-33.
- Gower (S. T.), Son (Y.), 1992 - Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56 : 1959-1966.
- HARMAND (J. M.), 1993 - *Restauration de la fertilité des sols ferrugineux par la jachère ligneuse, cas du Bassin de la Bénoué au Nord-Cameroun.* Rapport multigraphié, 8 p.
- JUNG (G.), 1969 - Cycles biogéochimiques dans un écosystème de région tropicale sèche : *Acacia albida* (Del), sol ferrugineux tropical peu lessivé (dior). *Oecol. Plant*, 4 : 195-210.
- JUNG (G.), 1970 - Variations saisonnières des caractéristiques microbiologiques d'un sol ferrugineux tropical peu lessivé (dior), soumis ou non à l'influence d'*Acacia albida* (Del). *Oecol. Plant*, 5 : 113-136.
- LANGKAMP (P. J.), FARNELL (G. K.), DALLING (M. J.), 1982 - Nutrient cycling in a stand of *Acacia holosericea* A. Cunn. ex G. Don. I. Measurements of precipitation interception, seasonal acetylene reduction, plant growth and nitrogen requirement. *Aust. J. Bot.*, 30 : 87-106.

LAVELLE (P.), BLANCHART (E.), MARTIN (A.), MARTIN (S.), SPAIN (A.), TOUTAIN (F.), BARROIS (I.), SCHAEFER (R.), 1993 - A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems : application to soils of the humid tropics. *Biotrop.*, 25 : 130-150.

MEENTEMEYER (V.), 1978 - Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 59 : 465-472.

OLSON (J. S.), 1963 - Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44 : 322-331.

OLIVER (R.), GANRY (F.), 1994 - *Étude des modifications de fertilité induites par une jachère arborée. Cas de la zone forestière du centre de la côte d'Ivoire.* CIRAD, Compte rendu de fin d'étude d'une recherche financée par le MRT, multigraphié, 30 p.

PALM (C. A.), SANCHEZ (P. A.), 1990 - Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotrop.*, 22 : 330-338.

RHOADES (C.), 1995 - Seasonal pattern of nitrogen mineralisation and soil moisture beneath *Faidherbia albida* (syn *Acacia albida*) in central Malawi. *Agroforestry Systems*, 29 : 133-145.

STOCK (W.D.), WIENAND (K. T.), BAAKER (A.C.), 1995 - Impact of invading N (2)-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems : evidence from soil incubation studies and (15) N natural abundance values. *Oecologia*, 101 : 375-382.

UGEN (K.), 1996 - *Effet de litières d'espèces ligneuses naturelles et introduites de jachère sur la disponibilité de l'azote du sol pour les plantes.* Mémoire de stage de D.E.A., Orstom Bondy, INA et Univ. Paris VI et XI, 41 p.

Assimilation de l'azote chez *Acacia albida* Del.

Diégane Diouf,
Physiologiste végétal

Claudine Campa,
Physiologiste-biotechnologue

Ibrahima Ndoye,
Microbiologiste

Bernard Dreyfus,
Microbiologiste

Introduction

Les acacias présentent un intérêt majeur dans les régions semi-arides d'Afrique pour leur production de bois et de fourrage et pour leur contribution au maintien et à la restauration de la fertilité des sols, notamment par leur capacité à fixer l'azote (Duhoux et Dommergues, 1986; Giller et Wilson, 1991). Pour la zone soudano-sahélienne, *Acacia albida* (ou *Faidherbia albida*) est une espèce d'une grande importance. En effet, grâce à son cycle phénologique inversé (feuillaison pendant la saison sèche), cet arbre est souvent utilisé en agroforesterie pour la pratique des cultures intercalaires qu'il semble favoriser (Charreau et Vidal, 1965; Louppe, 1990; Oliver *et al.*, 1996). S'il existe des données sur les capacités d'*A. albida* à pratiquer la symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote et sur son pouvoir fixateur (Dreyfus et Dommergues, 1981; Dupuy et Dreyfus, 1992; Ndoye *et al.*, 1995), il n'existe aucun document faisant état du métabolisme azoté de cet arbre : absorption de l'azote minéral du sol (nitrate ou ammonium), seuils de nitrate inhibant la nodulation, formes de transport dans la plante de l'azote fixé ou non, zones pré-

férentielles d'assimilation de l'azote. Pourtant, ces connaissances sont nécessaires à l'amélioration des capacités de fixation de cette espèce, considérée comme faiblement fixatrice (Ndoye *et al.*, 1995). L'objectif du travail présenté ici est d'apporter une contribution à l'étude de l'assimilation de l'azote chez *A. albida*, en étudiant plus particulièrement le mode de transport, dans la plante, de l'azote fixé, l'importance de l'absorption de l'azote sous forme minérale, ainsi que les zones préférentielles de réduction du nitrate et d'assimilation de l'ammonium par la mesure de l'activité de deux enzymes intervenant dans le métabolisme azoté : la nitrate réductase (NR) et la glutamine synthétase (GS).

Matériels et méthodes

Afin de disposer d'un matériel végétal sain et à fort taux de germination, lors de chaque expérimentation, les graines d'*A. albida* (provenance Pire, localité de la zone soudano-sahélienne du Sénégal) sont prétraitées par trempage de 30 min. dans H_2SO_4 , rincées à l'eau distillée stérile puis mises à germer pendant 48 heures en boîte de Petri (obscurité, 37 °C). Ces jeunes germinations sont alors mises en culture en serre, soit dans du sol stérilisé (gaines contenant un mélange sol/vermiculite : 2/1), soit sur un milieu de Hoagland et Arnon (1950) sans azote pour les cultures hydroponiques. Dans ce dernier cas, une phase intermédiaire de croissance est nécessaire avant le transfert en bac (60 l). Elle est réalisée en tubes Gibson (1963) pendant 3 semaines dans une chambre de culture thermostatée (30 °C). La souche de *Bradyrhizobium* utilisée pour l'inoculation (ORS 188) a été isolée de nodules d'*A. albida*. Conservée en collection au Laboratoire, elle a été sélectionnée pour sa grande efficacité sur cet arbre. Les inoculations sont réalisées à l'aide d'une culture liquide en milieu YM (Vincent, 1970) contenant 10^8 bactéries.ml⁻¹, au moment de la plantation pour les expérimentations en sol, une semaine après le repiquage en tube Gibson pour les cultures hydroponiques.

Après extraction du matériel végétal selon la technique de Van Kessel *et al.* (1988) ou prélèvement de la sève à l'aide d'une chambre à pres-

sion (PMS Instrument Co, Corvallis, USA), les acides aminés, amides, uréides et nitrate sont dosés respectivement selon les méthodes de Rosen (1957), Boddey *et al.* (1987), Young et Conway (1942) et Snell et Snell (1949). L'abondance relative en N dans les différents composés est calculée sachant que les acides aminés, amides, uréides et nitrate contiennent respectivement 1, 2, 4 et 1 N par molécule. L'activité fixatrice d'azote des nodules est évaluée sur plante entière par la mesure de l'activité réductrice d'acétylène (ARA) selon la technique de Hardy *et al.* (1973).

L'extraction des protéines solubles des nodules, racines et feuilles est réalisée à 4 °C par broyage dans un mortier en présence de PVP et de sable de Fontainebleau dans le tampon Tris-HCl 50 mM à pH 8,4 contenant 1 μ M Na₂MoO₄, 10 μ M FAD, 1 mM Na₂ EDTA, 5 mM cystéine, 1 μ M leupeptine, 11 mM mercaptoethanol et 1 mM DTT. Après centrifugation (15 000 rpm, 20 min., 4 °C), les activités nitrate réductase (NR) et glutamine synthétase (GS) sont mesurées dans le surnageant, respectivement selon les techniques de Wallace (1986) et de O'Neal et Joy (1973).

L'extraction des protéines pour l'isolement des isoformes GS des racines et feuilles est réalisée selon la technique de Miranda-Hann et Loyola-Vargas (1992) modifiée (absence de glutamate dans le tampon d'extraction). L'isolement et la purification partielle sont obtenus par chromatographie échangeuse d'ions de type Sephadex A-50, en présence d'un gradient 0-400 mM en KCl. Pour le marquage immunologique des isoformes GS, les protéines extraites sont séparées par électrophorèse sur gel de polyacrylamide (10 % acrylamide) en conditions dénaturantes (Laemmli, 1970) et transférées sur membrane de nitrocellulose, sur laquelle elles sont reconnues par réaction avec des anticorps GS (Hirel *et al.*, 1984).

■ Résultats et discussion

Transport de l'azote fixé

Lorsque l'association symbiotique entre les bactéries fixatrices d'azote et le partenaire plante est fonctionnelle, les bactéroïdes, à

l'intérieur du nodule, transforment l'azote atmosphérique en ammonium directement assimilable par la plante grâce à la nitrogénase bactérienne (Smith et Gallon, 1993). L'ammonium ainsi produit est incorporé dans des molécules organiques qui serviront au transport de l'azote du nodule vers les parties aériennes. Suivant les végétaux, ces molécules appartiennent soit au groupe des amides (asparagine et glutamine) soit au groupe des uréides (allantoïne et acide allantoïque). On distingue principalement deux groupes de plantes symbiotiques : les plantes à amides, regroupant généralement les Légumineuses de régions tempérées, et les plantes à uréides, regroupant essentiellement les légumineuses des régions tropicales (Schubert et Bolland, 1990).

Pour définir le groupe d'appartenance d'*A. albida*, nous avons mesuré les teneurs en amides, acides aminés, uréides et nitrate d'extraits végétaux (feuilles, tiges, racines et nodules) de jeunes plants d'*A. albida* cultivés en serre et inoculés avec une souche bactérienne très efficace, permettant le développement de nodules à forte activité nitrogénase (tabl. 1). Les résultats, présentés en abondance relative en azote dans les différents composés azotés (fig. 1), montrent que, quels que soient l'organe et l'âge des plants, les formes azotées les plus représentées sont les amides et les autres formes d'acides aminés. Les plus fortes teneurs en amides se trouvent surtout dans les nodules et les racines où les taux sont toujours supérieurs à 50 %, sauf après un mois de culture. Pour ces organes, les valeurs maximales sont observées après 7 mois de culture (respectivement 89 et 70 % de l'azote soluble). Les amides sont également fortement représentés dans les tiges. Seules les feuilles sont plus riches en acides aminés qu'en amides (sauf après un mois de culture). Par contre, quel que soit l'organe, l'azote sous forme uréide ne représente qu'un faible pourcentage, la plus forte valeur atteignant 12 % dans les nodules après un mois de culture. Ensuite, les plus forts taux sont rencontrés dans les feuilles, mais les valeurs ne dépassent jamais 8,60 %.

De même, des analyses de sève sur des plants inoculés âgés de 8 mois montrent que seulement 3 % de l'azote est sous forme uréide. Des mesures sur arbre adulte au moment de la fructification, période durant laquelle l'accumulation des uréides est maximale (Thomas et Shrader, 1981), montrent que seulement 0,5 % de

Activité	Âge des plantes (mois)							
	1	2	3	4	5	6	7	8
ARA ⁽¹⁾ ($\mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{plante}^{-1}$)	1,1 ^c	1,4 ^c	2,1 ^c	5,3 ^b	1,3 ^c	2,0 ^{bc}	10,0 ^a	12,1 ^a

(1) ARA : activité réductrice d'acétylène (Hardy *et al.*, 1973)

Tableau 1

Activité nitrogénase des nodules d'*A. albida*.
 Les plantes, cultivées en serre sur sol stérile,
 sont inoculées avec la souche de *Bradyrhizobium*
 ORS 188. Moyennes de deux expérimentations
 comportant 5 plantes chacune. Les lettres différentes
 indiquent des différences significatives
 (test de Fisher pour $p \leq 0.05$).

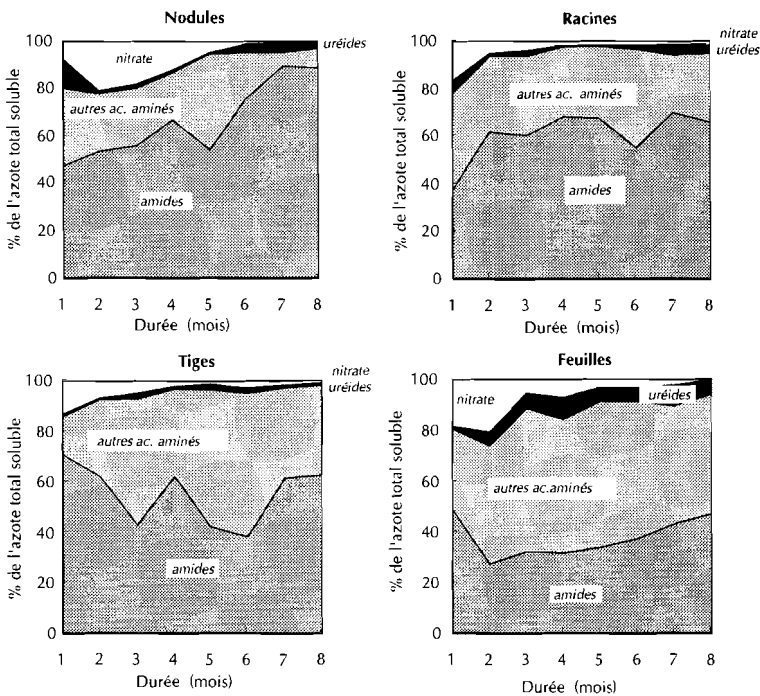


Figure 1

Répartition de l'azote soluble dans les différents organes d'*A. albida* au cours de leur croissance. Les plantes sont cultivées en terre et sont inoculées avec la souche de *Bradyrhizobium* ORS 188. Moyennes de deux expériences comportant 5 plantes chacune.

l'azote est sous forme uréide. *A. albida* semble donc appartenir au groupe des Légumineuses à amidés, de même que *Sesbania* spp., *Aeschynomene indica* et *Crotalaria* spp. (Yonoyema et Kondo, 1990) ainsi que quelques acacias australiens (Van Kessel *et al.*, 1988).

Importance relative de la fixation de l'azote et de l'assimilation de l'azote minéral

Chez *A. albida*, les produits de l'assimilation de l'azote atmosphérique et de l'azote combiné sont les mêmes. Les uréides ne peuvent donc pas servir d'indicateur de la fixation biologique de l'azote, comme le proposent Peoples *et al.* (1989). En effet, la production d'uréides chez cette plante semble indépendante de l'activité des nodules, et serait plutôt liée à un processus catabolique, en rapport avec la dégradation des purines (Schubert et Bolland, 1990). Par les techniques de marquage au ^{15}N , Sanginga *et al.* (1990), puis Ndoye *et al.* (1995), ont montré que l'*Acacia albida* est un mauvais fixateur d'azote. Ils attribuent ce faible potentiel fixateur à la grande capacité de cet arbre à absorber le nitrate du sol. Nos résultats vont dans ce sens puisque l'on observe que, malgré une fixation efficace de l'azote atmosphérique, *A. albida* absorbe le nitrate du sol (fig. 1) et l'accumule dans le système racinaire, du moins pendant les 4 premiers mois de croissance. Ainsi, le nitrate représente une bonne part de l'azote des nodules et des racines (12 % dans les nodules âgés de 4 mois et 4 % dans les racines âgées de 3 mois). De plus, le nitrate est présent dans des extraits de tiges et de feuilles (respectivement 2 et 7 %) ainsi que dans la sève de plants nodulés âgés de 8 mois. Cette dernière observation montre que, malgré la présence de nodules efficaces, il existe toujours un transport de nitrate dans les parties aériennes. Elle suggère que l'assimilation du nitrate n'est pas totalement réalisée dans le système racinaire.

Distribution des activités NR et GS dans la plante

Après avoir été absorbé par les racines, le nitrate peut être réduit en nitrite puis en ammonium, qui est à son tour incorporé dans des

molécules organiques pour donner les acides aminés précurseurs des protéines. Les deux étapes de la réduction des nitrates sont assurées par les nitrate et nitrite réductases (NR et NiR). L'incorporation de l'ammonium dans les molécules organiques est essentiellement réalisée par le couple glutamine synthétase/glutamate synthase (GS/GOGAT) (Lea, 1993). Ces différentes enzymes sont présentes dans toutes les parties de la plante, mais le niveau de leur activité varie d'un organe à un autre, définissant ainsi des zones préférentielles de réduction et d'assimilation de l'azote. Ainsi, la réduction des nitrates s'effectue essentiellement dans les racines chez la plupart des arbres, en particulier les Rosacées, pour moitié ou presque totalement dans les feuilles chez les herbacées (Heller *et al.*, 1993). Afin de situer les zones de réduction de NO_3^- et d'assimilation de NH_4^+ chez *A. albida*, nous avons réalisé, en culture hydroponique pendant trois mois, des mesures d'activité enzymatique NR et GS sur des plants :

- non inoculés cultivés dans un milieu nutritif de Hoagland et Arnon (1950) modifié dont la seule source d'azote est KNO_3 maintenu à concentration constante (3 mM) ;
- inoculés et maintenus dans un milieu nutritif de Hoagland et Arnon (1950) modifié sans source d'azote minéral.

Après cinquante jours de culture en présence de KNO_3 3 mM, les teneurs en NO_3^- des racines, tiges et feuilles sont respectivement ($\mu\text{mol.g}^{-1}$ matière fraîche) : $19,14 \pm 0,41$; $1,90 \pm 0,03$; 0 (non détectable). Ce gradient d'accumulation de NO_3^- décroissant des racines aux feuilles suggère que NO_3^- est transporté et totalement assimilé dans les feuilles.

Dans le cas où la source d'azote disponible pour les racines est l'ammonium provenant de la fixation symbiotique, l'activité GS est essentiellement retrouvée dans les nodules et les feuilles, où elle est respectivement 22 et 90 fois plus forte que dans les racines (tabl. 2). Les racines semblent jouer dans ce cas un faible rôle dans l'assimilation de l'azote. Ainsi, hormis leur fonction de réserve d'azote sous forme NO_3^- , elles ne participent que faiblement à la réduction des nitrates et à l'assimilation de l'ammonium, devenant encore moins actives pour cette dernière activité lorsque le nodule est installé et qu'il devient la seule source d'azote (activité GS 3,5 fois plus faible dans les racines inoculées que dans les racines alimentées en

KNO_3). Cette assimilation préférentielle du nitrate dans les feuilles est souvent rencontrée chez les plantes tropicales, pour lesquelles la réduction et l'assimilation des nitrates peuvent être des voies de consommation de pouvoir réducteur et d'ATP produits en excès grâce à une photosynthèse très active due à la forte intensité lumineuse (Andrews, 1986).

Activités ($\mu\text{mol}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ MF) pour les traitements et organes suivants

	KNO_3		Inoculation		
	Racines	Feuilles	Nodules	Racines	Feuilles
NR	0,12 ± 0,09	2,16 ± 1,55	0	0	0,92 ± 0,15
GS	11,80 ± 5,64	223 ± 22	73,4 ± 37,5	3,36 ± 1,68	302 ± 111

Tableau 2

Activités nitrate réductase (NR) et glutamine synthétase (GS) dans les organes d'*A. albida*.

Ces plantes sont maintenues pendant 90 jours en culture hydroponique en présence de KNO_3 ou d'inoculum (ORS 188).

NR : nitrate réductase ; GS : glutamine synthétase ;

MF : matière fraîche. Moyennes de 10 prélèvements de 5 plantes et intervalles de confiance au seuil de 5 %.

Isolement des isoformes GS des feuilles et des racines

La glutamine synthétase des plantes supérieures est une protéine octamérique d'un poids moléculaire de 350-400 kDa, présente dans beaucoup de tissus chlorophylliens sous deux isoformes : GS_1 (cytosolique) et GS_2 (chloroplastique). La proportion de ces deux isoformes foliaires est variable suivant les plantes (Mc Nally *et al.*, 1983), le stade de développement des tissus et les saisons (Pearson et Ji, 1994). Cette particularité a permis à Mc Nally *et al.* (1983) de répartir les plantes en 4 groupes suivant l'importance relative de ces isoformes dans les feuilles, les légumineuses tempérées présentant généralement une plus forte activité GS_2 par rapport à GS_1 , les tropicales montrant une activité équivalente des isoformes. Par ailleurs, Woodall et Forde (1996) ont récemment montré que les racines des légumineuses tropicales non-papilionacées ne présen-

tent pas d'activité GS₂ dans leurs racines, excepté pour 3 d'entre elles, dont *A. farnesiana* (L.) Willd.

L'isolement et la purification partielle de la GS des feuilles d'*Acacia albida* révèle la présence de deux pics d'activité (fig. 2). Le premier, élué à une concentration de KCl d'environ 130 mM, ne représente que 26 % de l'activité GS totale des feuilles. Le reste de l'activité est élué à une concentration de KCl voisine de 230 mM. Ces caractéristiques d'éluion, proches de celles observées pour différentes espèces (Mc Nally *et al.*, 1983) ainsi que les révélations par immunoblotting (Hirel *et al.*, 1984) permettent d'assimiler le premier pic à la GS₁ et le second à la GS₂. Dans les racines, un pic majoritaire, élué à 110 mM, représente 81 % de l'activité totale et correspond à la GS₁. Le deuxième, élué à 220 mM, correspondrait à la GS₂, bien que les profils par immunoblotting ne révèlent pas de bande pour cette isoforme.

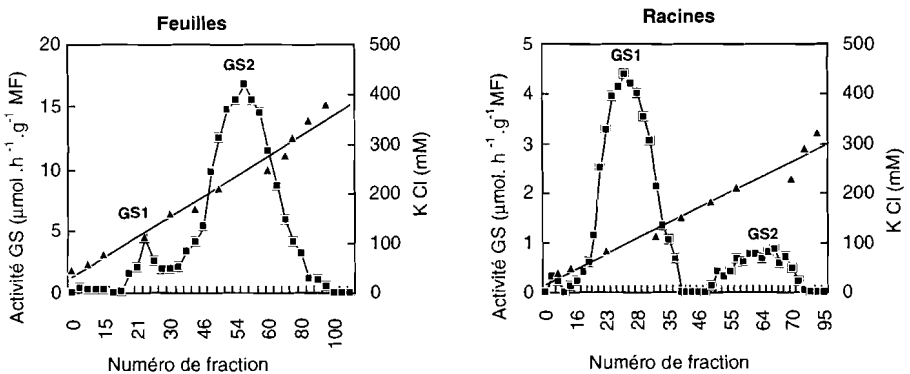


Figure 2
Profil d'éluion des isoformes GS de feuilles et racines d'*A. albida*.

Conclusion

A. albida, par son mode de transport de l'azote fixé, peut être classé parmi les plantes à amides. Ce type de transport est classiquement attribué aux Légumineuses tempérées, mais quelques exceptions

sont observées parmi les Légumineuses tropicales de la famille des Papilionacées (Yonoyema et Kondo, 1990) et des Mimosacées, parmi lesquelles on compte la plupart des acacias australiens (Van Kessel *et al.*, 1988). La présence de nitrate dans les racines et les tiges de jeunes plants inoculés avec une souche bactérienne très efficace montre que ces plantes ont une capacité à absorber le nitrate excédant l'assimilation. Les faibles activités NR et GS observées dans les racines suggèrent que ces organes interviennent essentiellement dans le métabolisme azoté de la plante en tant que réservoir d'azote minéral. Le transport du nitrate vers les feuilles ainsi que la présence de fortes activités réductrice de NO_3^- et assimilatrice d' NH_4^+ dans ces organes confirment cette hypothèse. Ce comportement, typique de celui des Légumineuses tropicales, est attribué à la présence d'une forte disponibilité en énergie dans leurs feuilles, liée à une activité photosynthétique intense (Andrews, 1986). L'activité assimilatrice serait en grande partie due à l'isoforme GS_2 chloroplastique, ce qui correspondrait plus au type de fonctionnement classiquement rencontré chez les Légumineuses tempérées (Mc Nally *et al.*, 1983). De même, la présence d'une activité GS_2 dans les racines n'est généralement pas rencontrée chez les Légumineuses tropicales, avec une exception chez *A. farnesiana* (Woodall et Forde, 1996). Ces particularités d'*A. albida* (transport de l'azote fixé sous forme d'amides et activité GS_2) par rapport au comportement général des plantes tropicales trouvent peut-être une explication dans les aires géographiques de prédilection de cet arbre. En effet, même s'il est rencontré un peu partout en Afrique, on le retrouve de préférence dans les régions semi-arides (zone soudano-sahélienne) caractérisées par de faibles pluies (von Maydell, 1983) et des sols généralement pauvres en nitrates. Or, dans la littérature, le terme tropical désigne bien souvent les régions humides aux sols fortement humifiés. Dans ces zones, le transport de l'azote sous forme uréide, très coûteux en eau, n'est compatible qu'avec une grande disponibilité en eau pour les plantes s'y développant (Sprent, 1980). Par contre, il ne semble pas applicable aux plantes des zones sahéliennes, confrontées aux problèmes d'alimentation hydrique. Aussi, il est possible que le métabolisme de l'azote fixé observé chez *Acacia albida*, original par rapport aux autres Légumineuses tropicales, soit une des réponses des Légumineuses tropicales des régions arides à la faible disponibilité en eau.

Bibliographie

- ANDREWS (M.), 1986 -
The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant Cell Environ.*, 9 : 511-519.
- BODDEY (R. M.), PEREIRA (J. A. R.), HUNGRIA (M.), THOMAS (R. J.), NEVES (M. C. P.), 1987 -
Methods for the study of nitrogen assimilation and transport in grain legumes. *MIRCEN J.*, 3 : 3-22.
- CHARREAU (C.), VIDAL (P.), 1965 -
Influence de l'*Acacia albida* Del. sur le sol, nutrition minérale et rendements des mils *Pennisetum* au Sénégal. *L'agronomie Tropicale*, série Agronomie Générale, 6-7 : 600-625.
- DREYFUS (B. L.),
DOMMERGUES (Y. R.), 1981 -
Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41 : 97-99.
- DUHOUX (E.),
DOMMERGUES (Y. R.), 1986 -
« The use of nitrogen fixing trees in forest and soil restoration in the tropics. » In : *Les arbres fixateurs d'azote et l'amélioration de la fertilité des sols*. Actes Séminaire FIS/ORSTOM, Dakar, 17-25 mars : 340-400.
- DUPUY (N. C.), DREYFUS (B. L.), 1992 -
Bradyrhizobium populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58 : 2415-2419.
- GIBSON (A. H.), 1963 -
Physical environment and symbiotic nitrogen fixation. I. The effect of temperature on recently nodulated *Trifolium subterraneum* plants. *Aust. J. Biol. Sci.*, 16 : 28-42.
- GILLER (K. E.), WILSON (K. J.), 1991 -
« Agroforestry Nitrogen fixing trees in integrated agriculture. » In : *Nitrogen fixing in tropical cropping systems*. (K. E.) Giller, (K. J.) Wilson édés, C.A.B. International : 178-196.
- HARDY (R. W. F.), BURNS (R. C.), HOLSTEN (R. D.), 1973 -
Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of N₂-fixation. *Soil Biol. Biochem.*, 5 : 47-81.
- HELLER (R.), ESNAULT (R.), LANCE (C.), 1993 -
« L'assimilation de l'azote et du soufre. » In *Physiologie Végétale. 1. nutrition*, (R.) Heller, (R.) Esnault, (C.) Lance édés, Masson, Paris, Milan, Barcelone : 149-165.
- HOAGLAND (D. R.), ARNON (D. I.), 1950 -
Water culture method for growing plants without soil. *Calif. Agric. Exp. Stn. Bull.* 347 : 12.
- HIREL (B.),
WEATHERLEY (C.), CRETIN (C.), BERGOUNIUX (C.), GADAL (P.), 1984 -
Multiple subunit composition of chloroplastic glutamine synthetase of *Nicotiana tabacum* L. *Plant Physiol.*, 74 : 448-450.
- LAEMMLI (U.), 1970 -
Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 227 : 680-685.
- LEA (P. J.), 1993 -
« Nitrogen metabolism. » In *Plant Biochemistry and Molecular Biology*, (P. J.) Lea, (R. C.) Leegood édés, John Wiley and sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore : 155-180.
- LOUPPE (D.), 1990 -
Faidherbia albida : l'arbre miracle du Sahel. L'Agroforesterie aujourd'hui, Nairobi, Kenya, ICRAF, avril-juin 1989, vol 1, n° 2.

- MC NALLY (S. F.), HIREL (B.), GADAL (P.), MANN (A. F.), STEWART (G. R.), 1983 - Glutamine synthetase of higher plants. Evidence for a specific isoform content related to their possible physiological role and their compartmentation within the leaf. *Plant Physiol.*, 72 : 22-25.
- MIRANDA-HANN (M. L.), LOYOLA-VARGAS (V. M.), 1992 - Purification and characterization of glutamine synthetase from leaves of *Catharanthus roseus* plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 30 (5) : 585-592.
- NDOYE (I.), GUEYE (M.), DANSO (S. K. A.), DREYFUS (B.), 1995 - Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ^{15}N isotope dilution technique. *Plant Soil.*, 172 : 175-180.
- OLIVER (R.), DEPOMMIER (D.), JANODET (E.), 1996 - Influence de *Faidherbia albida* sur le sol et le sorgho. Observations dans le parc de Wanitoma au Burkina Faso. In : Les parcs à *Faidherbia*, Cirad-Forêt. *Cahiers scientifiques*, n° 12 : 141-152.
- O'NEAL (D.), JOY (K. W.), 1973 - Glutamine synthetase in pea leaves. I. Purification, stabilization and pH optima. *Arch. Biochem. Biophys.*, 159 : 113-122.
- PEARSON (J.), JI (Y. M.), 1994 - Seasonal variation of leaf glutamine synthetase isoforms in temperate deciduous trees strongly suggests different functions for the enzymes. *Plant Cell Environ.*, 17 : 1331-1337.
- PEOPLES (M. B.), FAIZAH (A. W.), RERKASEM (B.), HERRIDGE (D. F.), 1989 - « Xylem-solute technique. » In *Methods for evaluating nitrogen fixation by nodulated legumes in the field*, (M. B.) Peoples, (A. W.) Faizah, (B.) Rerkasemet, (D. F.) Herridge édés. ACIAR, Camberra, 22-46.
- ROSEN (H.), 1957 - A modified ninhydrin colorimetric analysis for amino acids. *Arch. Biochem. Biophys.* 67 : 10-15.
- SANGINGA (N.), BOWEN (G. D.), DANSO (S. K. A.), 1990 - Assessment of genetic variability for N_2 fixation between and within origins of *Leucaena leucocephala* and *Acacia albida* estimated by ^{15}N labelling techniques. *Plant Soil.*, 127 : 169-178.
- SCHUBERT (K.R.), BOLLAND (M. J.), 1990 - « The ureides. » In : *The Biochemistry of plants, a comprehensive treatise*, Vol 16 Intermediary nitrogen metabolism, (B. J.) Mifflin, (P. J.) Lea édés, Academic Press, San Diego, New York, Boston, London, Sidney, Tokyo, Toronto : 197-282.
- SMITH (R. J.), GALLON (J. R.), 1993 - « Nitrogen fixation. » In : *Plant Biochemistry and Molecular Biology*, (P. J.) Lea, (R. C.) Leegood édés, John Wiley and sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore : 129-153.
- SNELL (F.D.), SNELL (C. T.), 1949 - « Colorimetric methods for analysis. » Van Nostrand édés, New York, vol. 2.
- SPRENT (J. I.), 1980 - Root nodule anatomy, type of export product and evolutionary origin in some *Leguminosae*. *Plant Cell Environ.*, 3 : 35-43.
- THOMAS (R. J.), SHRADER (L. E.), 1981 - Ureide metabolism in higher plants. *Phytochem.*, 20 : 361-371.
- VAN KESSEL (C.), ROSKOSKI (J. P.), KEANE (K.), 1988 - Ureide production by N_2 -fixing and non- N_2 -fixing leguminous trees. *Soil. Biol. Biochem.*, 20 : 891-897.
- VINCENT (J. M.), 1970 - « A manual for the practical study of root nodule bacteria », International

Biological Programme Handbook
N° 15. Blackwell Scientific
Publications, Oxford and Edinburgh.

VON MAYDELL (H.-J.), 1983 -
« *Acacia albida* Del. »
*In Arbres et arbustes du Sahel.
Leurs caractéristiques et leurs
utilisations.* (H.-J.) Von Maydell éds,
GTZ, Verlag Josef Margraf, Scientific
books, Weikersheim, 88-93.

WALLACE (W.), 1986 -
Distribution of nitrate assimilation
between the root and shoot
of legumes and a comparison
with wheat. *Physiol. Plant*,
66 : 630-636.

WOODALL (J.), FORDE (B. G.), 1996 -
Glutamine synthetase polypeptides
in the roots of 55 legume species
in relation to their climatic origin
and the partitioning of nitrate
assimilation. *Plant Cell Environ.*,
19 : 848-858.

YONOYEMA (T.), KONDO (M.), 1990 -
Sesbania spp., *Aeschynomene
indica* and *Crotalaria* spp. are
amide-exporters. *Soil. Science
Plant Nutr.*, 36 : 689-693.

YOUNG (E. G.), CONWAY (C. F.), 1942 -
On the estimation of allantoin by
the Rimini-Schrivver reaction.
J. Biol. Chem., 142 : 839-853.

Biotechnologie des acacias

partie 4



Applications des cultures *in vitro* dans le genre *Acacia*

Emile Duhoux,
Biotechnologue

Antoine Galiana,
Microbiologiste-biotechnologue

Jeanne Ahee,
Biotechnologue

Claudine Franche,
Biotechnologue

■ Introduction

L'accroissement de la population en Afrique entraîne une consommation croissante de bois et de produits dérivés des forêts et des arbres. Actuellement, on considère que les forêts tropicales et méditerranéennes sont en voie de disparition rapide : 1 % par an, ce qui veut dire que dans 100 ans, elles auront complètement disparu du globe si l'on ne dispose pas de méthodes efficaces pour inverser cette tendance. Ce prélèvement continu sur les forêts impose donc d'augmenter de manière significative les surfaces de reboisement et d'optimiser les techniques de propagation et d'amélioration des ligneux.

Des essais conduits sur les eucalyptus ont montré que la multiplication végétative pouvait fournir des plantations clonales d'arbres sélectionnés dont les rendements sont bien supérieurs aux plantations issues de semis (Zobel et Ikemori, 1983). Le développement des techniques de micropropagation a permis des avancées considérables chez de nombreuses plantes herbacées; plusieurs espèces sont actuellement propagées par ces techniques. Son application aux espèces ligneuses des régions tropicales est récente et concen-

trée principalement sur des essences d'intérêt économique (hévée, palmier, caféier, *etc...*)

Cependant, un groupe d'arbres, les acacias, qui compte plus de 1250 espèces connues, dont 134 originaires d'Afrique (Wickens, 1996), présente des essences d'intérêt majeur pour un développement durable dans les régions arides et tropicales. Dans un récent rapport (Anonyme, 1996), le département des forêts de la FAO a proposé une liste d'arbres prioritaires par région géographique ; on y cite quatre acacias (*A. nilotica*, *A. senegal*, *A. tortilis* et *A. tortilis* spp *raddiana*) pour les régions situées au sud de l'Europe. On a constaté, ces dernières années, un regain d'intérêt pour les acacias d'origine africaine ou australienne et une analyse bibliographique du moment fait état de nombreuses investigations biotechnologiques chez ces arbres.

Cette communication a pour objet de faire le point des recherches effectuées dans le genre *Acacia* et de souligner les résultats que les cultures *in vitro* ont permis d'obtenir chez ces espèces. Par culture *in vitro*, nous entendons le sens large, qui comprend aussi bien les techniques ayant trait à la propagation *in vitro* (multiplication végétative, callogenèse et régénération de plantes), que la transformation génétique et les symbioses expérimentales.

■ La propagation *in vitro*

La propagation *in vitro* consiste à régénérer, en conditions axéniques, une nouvelle plante à partir d'un fragment plus ou moins grand de ce végétal. Plusieurs techniques de propagation peuvent être employées et présentent, sur le plan de la conformité au type parental, différents niveaux de stabilité génétique. La technique la plus utilisée consiste à accélérer le développement des bourgeons axillaires par suppression de la dominance apicale grâce à leur isolement et à la modification exogène d'une balance hormonale en faveur des cytokinines. Cette technique conduit à la formation de vitroplants où le risque d'obtention de copies non conformes est très

faible. Au contraire, l'organogenèse, avec induction de bourgeons sur des cals, conduit à la formation de vitroplants où la variation somaclonale est fréquente (aneuploïdisation, polyploïdie); ce n'est donc pas une technique de multiplication végétative conforme. Enfin, le développement d'embryons somatiques peut présenter un taux de variation somaclonale faible et cette voie peut alors être considérée comme une technique de multiplication végétative.

Micropropagation

La micropropagation implique classiquement quatre étapes : l'initiation des cultures, la multiplication des bourgeons, l'enracinement des tiges néoformées, et l'acclimatation des vitroplants. La multiplication des bourgeons peut être obtenue soit par bourgeonnement axillaire, soit par bourgeonnement adventif.

Micropropagation par bourgeonnement axillaire

C'est la voie la plus utilisée chez les acacias (tabl. 1). Les explants les plus réactifs sont constitués par des nœuds cotylédonaire, ou des nœuds de tiges prélevés sur de jeunes plantes. La prolifération des bourgeons axillaires peut être régulée par la présence d'une balance hormonale en faveur des cytokinines (kinétine, 2-iP, BAP). Le taux de multiplication des bourgeons au cours d'une subculture est généralement limité (deux à trois) dans le genre *Acacia*. Il atteint des valeurs plus élevées (entre 20 et 40) de manière exceptionnelle chez *A. mangium* (Galiana *et al.*, 1991a; Darus, 1991). Cependant, il est intéressant de souligner la prééminence du facteur génétique sur le facteur composition du milieu de culture pour les caractères quantitatifs de micropropagation analysés chez *A. raddiana* (Borgel *et al.*, 1993). On peut prévoir qu'il en est de même chez les autres espèces non domestiquées d'*Acacia*.

Les bourgeons prélevés sur des rameaux d'arbres matures constituent des explants extrêmement difficiles à désinfecter et peu de travaux font état d'expérimentations effectuées avec des explants adultes. Chez les ligneux, il y a souvent des manifestations de retour d'arbres matures à l'état jeune, et ce phénomène est particulièrement visible

Espèce	Explant		Résultat	Références
	Juvenile	Mature		
<i>A. albida</i>	nœud cotylédonnaire		Plante acclimatée	Duhoux et Davies, 1985
<i>A. albida</i>	nœud drageons		Vitroplants	Gassama et Duhoux, 1986; 1987
<i>A. albida</i>	apex de tige		Plante acclimatée	Ruredzo et Hanson, 1993
<i>A. albida</i>	fragments de racines cultivées <i>in vitro</i>		Vitroplants	Ahée et Duhoux, 1994
<i>A. albida</i>	racines excisées		Plante acclimatée	Gassama et Duhoux, 1992
<i>A. albida</i>	microgreffage		Plante acclimatée	Detrez <i>et al.</i> , 1992
<i>A. auriculiformis</i>	bg axillaires		Vitroplants	Mittal <i>et al.</i> , 1989
<i>A. auriculiformis</i>		bg axillaires (1 an)	Plante acclimatée	Watanabe <i>et al.</i> , 1994
<i>A. auriculiformis</i>		bg axillaires (20 ans)	?	Reddy <i>et al.</i> , 1995
<i>A. auriculiformis</i>	hypocotyles	bg axillaires (1 an)	Plante acclimatée	Toda <i>et al.</i> , 1995
<i>A. auriculiformis</i>		bg axillaires (4 ans)	?	Zhang <i>et al.</i> , 1995
<i>A. auriculiformis</i>		bg axillaires (adultes)	Plante acclimatée	Semsuntud <i>et al.</i> , 1991
<i>A. bivenosa</i>	nœuds cotylédonnaires		Vitroplants	Jones <i>et al.</i> , 1990
<i>A. flava</i>	bg cotylédonnaires		Vitroplants	Di Michele et Bray, 1994
<i>A. holosericea</i>	bg cotylédonnaires		Vitroplants	Jones <i>et al.</i> , 1990
<i>A. koa</i>	apex de tige		Plante acclimatée	Skolmen et Mapes, 1978
<i>A. mangium</i>	plantule	7 mois, nœud	Plante acclimatée	Galiana <i>et al.</i> , 1991a
<i>A. mangium</i>	plantule		Plante acclimatée	Crawford et Hartney, 1987
<i>A. mangium</i>	apex de tige	apex de tige et nœud (10 ans)	Vitroplant	Rajadurai <i>et al.</i> , 1989
<i>A. mangium</i>	plantule		Vitroplant	Hamzah <i>et al.</i> , 1987
<i>A. mangium</i>	nœud		Plante acclimatée	Darus, 1991
<i>A. mangium</i>	bg cotylédonnaires		Plante acclimatée	Umboh <i>et al.</i> , 1989
<i>A. mangium</i>	hypocotyles		Plante acclimatée	Toda <i>et al.</i> , 1995

Tableau 1
Micropropagation et microgreffage des acacias. Bg : bourgeons.

Espèce	Explan		Résultat	Références
	Juvenile	Mature		
<i>A. mangium</i>	microgreffage	bg axillaires (1 an)	Plante acclimatée	Monteuuis, 1995
<i>A. mangium</i>	nœud	6 mois/3-5 ans	Vitroplant	Darus et Darus, 1991
<i>A. mangium</i> <i>x auriculiformis</i>	nœud		Plante acclimatée	Darus <i>et al.</i> , 1992
<i>A. mearnsii</i>	apex de tige		Plante acclimatée	Huang <i>et al.</i> , 1994
<i>A. melanoxydon</i>	plantule		Vitroplant	Jones, 1986
<i>A. melanoxydon</i>		nœuds de rejets d'arbres	Plante acclimatée	Meyer et van Staden, 1987
<i>A. melanoxydon</i>		nœud d'arbre mature	Caulogénèse	Jones et Smith, 1988
<i>A. melanoxydon</i>	apex de racine	Racines	Bonner, 1942	
<i>A. « mimosa »</i>	bourgeons axillaires	adultes, bg axillaires	Plante acclimatée	Ruffoni <i>et al.</i> , 1992
<i>A. nilotica indica</i>	nœud cotylédonnaire		Plante acclimatée	Dewan <i>et al.</i> , 1992
<i>A. nilotica</i>		bg axillaires (20 -25 ans)	Tiges	Singh <i>et al.</i> , 1993
<i>A. saligna</i>		mature apex de tige	Plante acclimatée	Barakat et El-Lakany, 1992
<i>A. senegal</i>	microbouture	4 ans microbouture	Plante acclimatée	Badji <i>et al.</i> , 1993
<i>A. senegal</i>	nœud	nœud (4 ans)	Plante acclimatée	Badji <i>et al.</i> , 1991
<i>A. senegal</i>	microboutures et plantules		Enracinement comparé <i>ex-vitro</i>	Palma <i>et al.</i> , 1994
<i>A. senegal</i>	greffe de microboutures	porte-greffe (3 mois)	Plante acclimatée	Palma <i>et al.</i> , 1996
<i>A. senegal</i>	cotylédon		Racines	Kathju et Tewari, 1973
<i>A. stenophylla</i>	plantule		Tiges	Crawford et Hartney, 1987
<i>A. tortilis raddiana</i>	nœud cotylédonnaire		Plante acclimatée	Nandwani, 1995
<i>A. tortilis raddiana</i>	microgreffage		Plante	Détrez, 1994
<i>A. salicina</i>	nœuds cotylédonnaires		Plante acclimatée	Jones <i>et al.</i> , 1990
<i>A. saligna</i>			Vitroplants	

Tableau 1 (suite et fin)
Micropropagation et microgreffage des acacias. Bg : bourgeons.

avec les acacias d'origine australienne qui possèdent des phyllodes à l'état adulte et des feuilles composées à l'état juvénile. Deux techniques de rejuvenilisation ont été utilisées chez les acacias ; le prélèvement d'explants de drageons et de rejets chez *Acacia albida* (Gassama et Duhoux, 1987) et le microgreffage chez *A. albida*, *A. mangium* et *A. tortilis*. C'est ainsi que les nœuds d'*A. albida* prélevés sur des drageons d'arbres âgés ont manifesté des propriétés organogènes nettement supérieures à celles des explants de matériel âgé.

Micropropagation par bourgeonnement adventif

Quelques résultats, limités à *A. albida* (Gassama-Dia et Duhoux, 1992 ; Ahée et Duhoux, 1994) font état de bourgeonnements adventifs, sans cals, sur des fragments de racines excisées ou cultivées *in vitro*. Cette voie de multiplication végétative est moins sûre du point de vue de la stabilité génétique et nécessite l'analyse génétique des vitroplants obtenus.

La phase d'enracinement des vitroplants est généralement induite par l'emploi d'une balance hormonale riche en auxines (ANA, AIB, etc.) et ne constitue pas, lorsque les explants utilisés sont juvéniles, une phase limitante dans le processus de micropropagation. Quelques auteurs (Palma *et al.*, 1996) insistent même sur la qualité du système racinaire *in vitro* lorsqu'il est comparé à l'*ex vitro*. C'est ainsi qu'après un « habillage » (élagage des extrémités racinaires), le système racinaire des plantes issues de culture *in vitro* a une reprise de croissance égale ou supérieure à celles des plantes issues de culture *ex vitro* (Palma *et al.*, 1996). Cependant, chez *A. mangium* (Galiana *et al.*, 1991a ; Darus, 1991) l'enracinement est de plus en plus difficile au fur et à mesure que l'on utilise des explants d'arbres âgés.

Organogenèse *in vitro*

Contrairement à la micropropagation par bourgeonnement, l'organogenèse fait appel à un phénomène de dédifférenciation des tissus cultivés (hypocotyles, cotylédons, etc.) phénomène qui est suivi, la plupart du temps, par une phase de callogénèse et de différenciation

de novo de méristèmes primaires. La propagation *in vitro* via l'organogenèse se poursuit avec les mêmes phases (multiplication des bourgeons, enracinement des tiges néoformées, et acclimatation) que la technique de micropropagation.

Pour la plupart des espèces citées (tabl. 2), le milieu minéral de base est celui de Murashige et Skoog (1962) additionné d'auxines et de cytokinines. La phase de callogenèse est obtenue sans difficulté ; par contre, peu d'espèces présentent une organogenèse orientée vers le développement de bourgeons. Les seuls exemples cités sont obtenus à partir d'explants très jeunes (apex de tige, cotylédons, hypocotyles) et, de manière exceptionnelle, à partir de phylloides (Meyer et van Staden, 1987). Parmi les difficultés rencontrées au cours de l'établissement de la culture, on note la présence de polyphénols bruns qui peuvent être, selon les espèces, rejetés dans le milieu de culture. Pourtant, l'utilisation de PVP (polyvinyl pyrrolidone) n'améliore pas la culture des cals d'*A. nilotica* (Mathur et Chandra, 1983).

L'absence ou le faible taux d'organogenèse à partir de cals, chez les espèces d'*Acacia* d'intérêt économique, constitue un facteur limitant que les chercheurs doivent parvenir à surmonter, car cette étape

Espèce	Explant	Résultat	Références
<i>A. nilotica</i>	jeunes tiges	bourgeons et racines	Mathur et Chandra, 1983
<i>A. auriculiformis</i>	hypocotyles	bourgeons et racines adventifs sur cals	Ranga Rao et Prasad, 1991
<i>A. auriculiformis</i>	cotylédons	bourgeons adventifs et vitroplants	Das <i>et al.</i> , 1993
<i>A. koa</i>	apex de tige	bourgeons et racines adventifs sur cals et plantes acclimatées	Skolmen et Mapes, 1976 Skolmen, 1986
<i>A. melanoxydon</i>	segments de tige juvénile et de phylloide	bourgeons	Meyer et van Staden, 1987
<i>A. salicina</i>	hypocotyles, fragments de racines	bourgeons sur cals	Zhao <i>et al.</i> , 1990

Tableau 2
Organogénèse des acacias.

constitue un préalable à la mise au point d'un système de transformation génétique.

Embryogenèse somatique

Les embryons somatiques se développent directement sur l'explant ou, le plus souvent, après passage par une structure cal. En se développant, ils donnent naissance à de jeunes plantules dont la variabilité, induite par la phase de callogenèse, peut être maintenue dans des limites strictes. Tous les embryons somatiques d'*Acacia* ont été obtenus à partir de tissus de graines ou de plantules (tabl. 3). La réponse morphogénétique semble maximale à ce stade de développement et cette observation a également été constatée chez les légumineuses ligneuses (Trigiano *et al.*, 1992). Les embryons somatiques d'acacias ont été obtenus après une phase de callogenèse. La culture d'albumen d'*A. nilotica* a conduit à la formation d'embryons somatiques triploïdes.

Espèce	Explant	Résultat	Références
<i>A. koa</i>	cal d'apex de tige et d'hypocotyle	embryons somatiques	Skolmen, 1986
<i>A. catechu</i>	cals de cotylédons	embryons somatiques et plantes acclimatées	Rout <i>et al.</i> , 1995
<i>A. nilotica</i>	albumen	embryons somatiques	Garg <i>et al.</i> , 1996

■ Tableau 3
Embryogenèse somatique des acacias.

Les transformations génétiques

Les essais réalisés sur quatre espèces d'*Acacia* (tabl. 4) ont été effectués par la méthode de transformation la plus courante en utilisant les propriétés d'une bactérie, du genre *Agrobacterium*, qui effectue une transformation génétique naturelle des cellules végétales qu'elle infecte.

Espèce	Technique	Résultat	Références
<i>A. albida</i>	<i>A. tumefaciens</i>	cals, bourgeons	Galiana <i>et al.</i> , 1992
<i>A. mangium</i>	<i>A. tumefaciens</i>	cals	Galiana <i>et al.</i> , 1992
<i>A. crassicarpa</i>	<i>A. tumefaciens</i>	cals	Limanton <i>et al.</i> , 1995
<i>A. flava</i>	<i>A. tumefaciens</i>	cals GUS +	Bray <i>et al.</i> , 1994
<i>A. nilotica</i>			

■ Tableau 4
Transformations génétiques des acacias.

Alors que plusieurs espèces de légumineuses herbacées ont pu être transformées par des souches désarmées d'*Agrobacterium tumefaciens* (pois chiche, luzerne, trèfle, pois, stylosanthes, lotier, *etc.*) ou par le canon à particules (arachide, soja, haricot), aucune étude ne rapporte l'obtention de légumineuse ligneuse transgénique, exceptée *Robinia pseudoacacia*, transformée par une souche sauvage d'*A. rhizogenes* (Han *et al.*, 1993). Les ligneux transgéniques sont encore peu nombreux et on ne compte que quelques espèces arborées fixatrices d'azote (Diouf *et al.*, 1995; Le *et al.*, 1996; Franche *et al.*, 1997).

Chez les acacias, des cals transformés non régénérants ont été obtenus chez *A. flava* inoculé avec des souches désarmées d'*A. tumefaciens* (Bray *et al.*, 1994). Chez *A. crassicarpa*, des inoculations avec les souches désarmées LB4404 et EHA101 d'*A. tumefaciens* ont conduit au transfert et à l'expression du gène de la β -glucuronidase sur des plantes infectées entières au niveau des points d'infection, tandis que toutes les infections effectuées sur des explants isolés n'ont donné aucun résultat (Galiana *et al.*, résultats non publiés). Chez *A. albida*, on ne connaît pas de système d'organogenèse. Des souches d'*Agrobacterium tumefaciens* sauvages bourgeonnantes ont alors été utilisées suivant la stratégie mise au point par Brasileiro *et al.* (1991). La souche bourgeonnante Antib 12 d'*Agrobacterium tumefaciens* (ISV, Gif-sur-Yvette), a ainsi permis d'initier des tumeurs sur les jeunes tiges, à l'endroit même de l'inoculation et d'induire des bourgeons à quelque distance du point d'inoculation (Ahée et Duhoux, résultats non publiés). Ces bourgeons ne sont pas transformés et donnent naissance à des pousses; ce procédé constitue donc un nouveau système de régénération *in vitro* pour cet arbre. Des essais de co-inoculation

avec une souche d'*A. tumefaciens* désarmée n'ont pas permis de sélectionner des pousses transformées. De la même façon, l'introduction d'un vecteur binaire dans la souche bourgeonnante s'est révélée infructueuse.

Les cultures de cellules isolées

La culture *in vitro* d'organes, de tissus ou de cellules isolées, permet, théoriquement, de s'affranchir des conditions climatiques de culture d'un arbre et de contrôler, de façon rigoureuse, la production de métabolites secondaires. Il n'est donc pas étonnant de constater que plusieurs auteurs se soient intéressés à ce problème chez un des acacias les plus importants pour la production de gomme, l'*A. senegal* (tabl. 5). La gomme arabique, produite par *A. senegal*, possède en effet de nombreux usages domestiques et industriels et représente une des principales cultures d'exportation du Soudan (Wickens, 1996). Les premières suspensions cellulaires d'*A. senegal* ont été induites à partir de cals obtenus de cambium de branches (Hustache *et al.*, 1986). A partir d'explants issus de l'écorçage de tiges d'*Acacia* cultivés en serre, Vogt *et al.* (1991) ont pu sélection-

Espèce	Explant	Résultat	Références
<i>A. senegal</i>	cals d'écorce de tige de 2 ans	variants somaclonaux (accumulation d'amidon)	Vogt <i>et al.</i> , 1991 Vogt <i>et al.</i> , 1993
<i>A. senegal</i>	suspensions cellulaires	glycoprotéines arabinogalactanes gomme arabique	Mollard et Joseleau, 1991 ; 1994
<i>A. senegal</i>	phloème et tissus cambiaux	cals et suspensions cellulaires	Hustache <i>et al.</i> , 1986
<i>A. vereck</i>	suspensions cellulaires	activité glucurosyl transférase orthophosphate	Liénart <i>et al.</i> , 1986 ; 1988

Tableau 5
Cultures cellulaires des acacias.

ner plusieurs lignées cellulaires représentant divers variants. Ces variants ont pu être caractérisés sur des critères morphologique, cytologique et biochimique (Vogt *et al.*, 1991). Une étape significative a été franchie en 1994 par Mollard et Joseleau, lorsqu'ils ont caractérisé dans le milieu de culture un complexe protéique-arabinogalactane présentant plusieurs analogies structurales avec la gomme arabique. La différence fondamentale étant liée à la partie protéique du complexe, on peut supposer que des conditions de culture différentes pourraient conduire à des excréments contenant un épitope riche en hydroxyproline, comme c'est le cas dans la gomme arabique. La poursuite de ces travaux devrait permettre d'identifier les enzymes impliquées dans la voie de biosynthèse de l'hydroxyproline dont l'élucidation est fondamentale pour tout travail d'amélioration de la gomme arabique *in planta*.

■ Les symbioses expérimentales d'*Acacia in vitro*

Des vitroplants et des jeunes semis d'acacias sont régulièrement cultivés *in vitro* pour obtenir des nodules fixateurs d'azote et des mycorhizes (tabl. 6). Le système racinaire des plantes est inoculé avec des cultures pures de *Rhizobium*, de *Bradyrhizobium* ou de champignons mycorhiziens. Deux types de culture ont été utilisés : en conditions non axéniques, comme, par exemple, le dispositif des tubes de culture de Gibson (Vincent, 1970) et en conditions axéniques, avec un dispositif dont le support racinaire est constitué de fibres de polypropylène (Galiana *et al.*, 1990).

Les deux systèmes permettent de faire des observations suivies dans des conditions non destructives. De plus, ces systèmes sont particulièrement judicieux, (1) pour étudier les premiers stades de l'interaction plantes-microorganismes; (2) pour étudier les spectres d'hôte des microorganismes associés; et enfin (3) pour sélectionner précocement les génotypes de la plante hôte, par exemple chez *A. mangium* (Galiana *et al.*, 1991b).

Espèce	Symbiote	Résultat	Références
<i>A. mangium</i>	<i>Bradyrhizobium</i>	nodules efficaces	Galiana <i>et al.</i> , 1990 ; 1991b
<i>A. mangium</i>	<i>Bradyrhizobium</i>	nodules	Prin et Reddell, 1993
<i>A. albida</i>	<i>Bradyrhizobium</i> et <i>Rhizobium</i>	nodules efficaces	Gassama, 1995
<i>A. albida</i>	<i>Glomus intraradius</i> <i>Glomus versiforme</i>	mycorhizes VA	Diop <i>et al.</i> , 1993
<i>A. nilotica</i>	<i>Pisolithus</i> , <i>Laccaria</i>	ectomycorhize	Natarajan, 1995
<i>A. holosericea</i>	<i>Bradyrhizobium</i> , <i>Pisolithus</i>	ectomycorhize nodule	Ba <i>et al.</i> , 1994
<i>A. spp</i>	<i>Bradyrhizobium</i> , <i>Rhizobium</i>	nodules efficaces	Dreyfus et Dommergues, 1981

Tableau 6
Nodulation et mycorhization *in vitro* des acacias.

Les dispositifs étudiés permettent aux plantes de croître en asepsie totale ou partielle, tout en assurant un contrôle optimal des différents facteurs (milieu nutritif, conditions de culture,...) indépendamment des variations environnementales. Ces dispositifs sont efficaces pendant les premiers mois de l'installation de la symbiose ; au delà, la plante n'a plus un développement satisfaisant.

Conclusions

L'ensemble des travaux examinés dans cet article souligne à nouveau certains des caractères frappants des végétaux ligneux : leur faible aptitude générale à la régénération à partir de cals et, le plus souvent, leur faible coefficient de multiplication, deux caractères qui ont rendu difficile pendant longtemps leur culture *in vitro*. Cependant, au cours des dix dernières années, de nombreuses tentatives ont été réalisées qui nous permettent aujourd'hui de dégager les principales conclusions relatives à la culture *in vitro* des acacias. Tout d'abord, les travaux de micropropagation répertoriés concernent plus de 16 espèces différentes. Chacune d'elles ayant ses propres exi-

gences nutritives, on peut penser que cette dispersion sur des plantes aussi variées est défavorable à la mise au point de protocoles approfondis sur quelques plantes modèles. Aussi, on peut déplorer en particulier, l'absence de suivis au champ de vitroplants acclimatés. Nous sommes loin des 250 000 eucalyptus micropropagés (Grattapaglia *et al.*, 1990) au champ en deux ans! Notons toutefois les résultats encourageants, confirmés par plusieurs groupes, chez un acacia de zone humide, *A. mangium*, qui présente des taux de multiplication très intéressants, et chez une autre espèce de zone sèche, *A. nilotica*, où l'embryogenèse somatique réussie semble une technique très prometteuse.

Les phénomènes d'organogenèse sont rares et nous avons vu comment ils limitent la mise au point des techniques de transformation par *Agrobacterium*. Nous avons vu que les conditions de culture *in vitro* se prêtent particulièrement bien à l'étude des relations symbiotiques hôte-microorganisme. Dans ces conditions, l'interaction précoce entre les deux partenaires peut être parfaitement contrôlée par les facteurs de l'environnement et des études diverses incluant à la fois les aspects physiologiques, moléculaires et biochimiques, abordés. Enfin, les travaux réalisés sur l'étude de la biosynthèse des produits exsudés par les cellules isolées d'*A. senegal* ont considérablement progressé ces dernières années. On peut espérer que l'utilisation des techniques de culture *in vitro* permettra de préciser les voies de biosynthèse de la gomme en ouvrant ainsi de nombreuses perspectives d'amélioration par la voie du génie génétique.

Bibliographie

AHEE (J.), DUHOUX (E.), 1994 - Root culturing of *Faidherbia = Acacia albida* as a source of explants for shoot regeneration. *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 36 : 219-225.

Rapport FAO de la 9ème session du groupe d'experts FAO sur les ressources génétiques forestières du 3-5 oct., 1995, FAO, Rome.

BA (A. M.), BALAJI (B.), PICHE (Y.), 1994 - Effect of time of inoculation on *in vitro* ectomycorrhizal colonization and nodule initiation in *Acacia holosericea* seedlings. *Mycorrhiza*, 4 : 109-119.

BADJI (S.), MAIRONE (Y.), NDIAYE (I.), MERLIN (G.), DANTHU (P.), NEVILLE (P.), COLONNA (J. P.), 1993 -

- In vitro* propagation of the gum arabic tree (*Acacia senegal* (L.) Willd.)
1. Developing a rapid method for producing plants. *Plant Cell Rep.*, 12 : 629-633.
- BADJI (S.), MERLIN (G.),
NDIAYE (I.), MAIRONE (Y.), DOIRE (P.),
PALMA (B.), COLONNA (J. P.),
GESLOT (A.), NEVILLE (P.) 1991 -
« Multiplication végétative *in vitro*
d'*Acacia senegal* (L.) Willd. »
*In Physiologie des ligneux de zones
arides*, Groupe de l'Arbre éd, INRA,
Nancy-Champenoux, France :
303-309.
- BARAKAT (M. N.),
EL-LAKANY (M. H.), 1992 -
Clonal propagation of *Acacia saligna*
by shoot tip culture. *Euphytica*,
59 : 103-107.
- BONNER (J.), 1942 -
Culture of isolated roots of *Acacia
melanoxylon*. *Bull. Torrey Bot. Club.*,
69 : 130-133.
- BORGEL (A.),
DIOUF (M.), KPARE (Y.), 1993 -
Effet de l'origine génétique
sur l'aptitude au clonage *in vitro*
d'*Acacia raddiana*. *Bois et Forêts
des Tropiques*, 238, 23.
- BRASILEIRO (A. C. M.), LEPLE (J. C.),
MUZZIN (J.), OUNNOUGH (D.),
MICHEL (M. F.), JOUANIN (L.) 1991 -
An alternative approach for gene
transfer in trees using wild-type
Agrobacterium strains.
Plant Mol. Biol., 17 : 441-452.
- BRAY (L.), ECOURURIER (V.),
DI MICHELE (M. N.), 1994 -
« Étude de la sensibilité
d'*Acacia flava* et d'*Acacia nilotica*
à *Agrobacterium tumefaciens*.
» *In : Quel avenir pour l'amélioration
des plantes ?* AUPELF-UREF éd.,
John Libbey Eurotext, Paris : 459-471.
- CRAWFORD (D. F.),
HARTNEY (V. J.), 1987 -
« Micropropagation of *Acacia
mangium* and *Acacia stenophylla*. »
*In : Australian acacia in developing
countries*. (J. W.) Turnbull éd.,
Proceedings of international
workshop. ACIAR-Proc-Ser.
Canberra : 64-65.
- DARUS (A. H.), 1991 -
« Multiplication of *Acacia mangium*
by stem cuttings and tissue culture
techniques. » *In Advances in tropical
Acacia research*, (W.) Turnbull éd.,
ACIAR Proceedings n° 35,
Canberra : 32-35.
- DARUS-HAJI (A.), DARUS (H. A.),
CARRON (L. T.), AKEN (K. M.), 1992 -
« Micropropagation techniques for
Acacia mangium x *A. auriculiformis*. »
*In Breeding technologies for tropical
acacias*. Proceedings of an
international workshop, Tawau,
Sabah, Malaysia, 1-4 July 1991
ACIAR-Proceedings Series
37 : 119-121.
- DARUS-HAJI (A.), DARUS (H. A.), 1991 -
Micropropagation of *Acacia mangium*
from aseptically germinated seedlings.
J. Trop. Forest., 3 : 204-208.
- DAS (P. K.), CHAKRAVARTI (V.),
MAITY (S.), 1993 -
Plantlet formation in tissue culture
from cotyledon of *Acacia
auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.
Indian J. For., 16 : 182-192.
- DETREZ (C.), 1994 -
Shoot production through cutting
culture and micrografting from mature
tree explants in *Acacia tortilis* (Forsk.)
Hayne sub sp. *raddiana* (Savi)
Brenan. *Agroforest. Syst.*,
25 : 171-179.
- DETREZ (C.), NDIAYE (S.),
KERBELLEC (F.), DUPUY (N.),
DANTHU (P.), DREYFUS (B.), 1992 -
« Meristem micrografting of adult
Faidherbia albida. » *In : Faidherbia
albida in the West African Semi-
Tropics*. (R. J.) Vandenbeldt éd.,
ICRISAT, Patancheru, Andhra

- Pradesh, India and ICRAF, Nairobi, Kenya : 91-97.
- DEWAN (A.), NANDA (K.), GUPTA (S. C.), 1992 - *In vitro* micropropagation of *Acacia nilotica* sub sp. *indica* Brenan via cotyledonary nodes. *Plant Cell Rep.*, 12 : 18-21.
- DI MICHELE (M. N.), BRAY (L.), 1994 - « Multiplication végétative *in vitro* d'*Acacia flava* syn. *erhenbergiana*. » In : *Quel avenir pour l'amélioration des plantes ?* AUPELF-UREF éd. John Libbey Eurotext Paris : 195-204.
- DIOP (T. A.), PLENCHETTE (C.), STRULLU (D. G.), 1993 - Les endomycorhizes d'*Acacia albida*. Écologie et méthodes axéniques de culture. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 28.
- DIOUF (D.), GHERBI (H.), PRIN (Y.), FRANCHE (C.), DUHOUX (E.), BOGUSZ (D.), 1995 - Hairy root nodulation of *Casuarina glauca* : a system for the study of symbiotic gene expression in an actinorhizal tree. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 8 : 532-537.
- DREYFUS (B. L.), DOMMERGUES (Y. R.), 1981 - Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41 : 97-99.
- DUHOUX (E.), DAVIES (D.), 1985 - Caulogénèse à partir des bourgeons cotylédonaire de *Acacia albida* et influence du saccharose sur la rhizogénèse. *J. Plant Physiol.*, 121 : 175-180.
- FRANCHE (C.), DIOUF (D.), LE (Q. V.), N'DIAYE (A.), GHERBI (H.), BOGUSZ (D.), GOBE (C.), DUHOUX (E.), 1997 - Genetic transformation of the actinorhizal tree *Allocauarina verticillata* by *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant J.*, 11 : 897-904.
- GALIANA (A.), ALABARCE (J.), DUHOUX (E.), 1990 - Nodulation *in vitro* d'*Acacia mangium* Willd. (Leguminosae). *Ann. Sci. For.*, 47 : 451-460.
- GALIANA (A.), FRANCHE (C.), SYLLA (F.), BOGUSZ (D.), PHELEP (M.), AHEE (J.), PRIN (Y.), DUHOUX (E.), 1992 - « Genetic transformation of tropical nitrogen-fixing forest trees. Workshop on molecular Biology of Forest Trees », 15-18 Juin 1992, Maubuisson, France.
- GALIANA (A.), TIBOK (A.), DUHOUX (E.), 1991a - *In vitro* propagation of the nitrogen-fixing tree-legume *Acacia mangium* Willd. *Plant Soil.*, 135 : 151-159.
- GALIANA (A.), TIBOK (A.), DUHOUX (E.), 1991b - Nitrogen-fixing potential of micropropagated clones of *Acacia mangium* inoculated with different *Bradyrhizobium* spp strains. *Plant Soil.*, 135 : 161-166.
- GARG (L.), BHANDARI (N. N.), RANI (V.), BHOJWANI (S. S.), 1996 - Somatic embryogenesis and regeneration of triploid plants in endosperm cultures of *Acacia nilotica*. *Plant Cell Rep.*, 15 : 855-858.
- GASSAMA (Y. K.), 1995 - *Étude de voies d'amélioration génétique par la biologie de la reproduction, les potentialités de clonage in vitro et la symbiose fixatrice d'azote chez Acacia albida* (Del.) A. Chev. Thèse Université CAD, Dakar.
- GASSAMA (Y. K.), DUHOUX (E.), 1986-87 - Micropropagation de l'*Acacia albida* Del. (Leguminosae) adulte. *Bull. I.F.A.N.* 46, A 314-320.
- GASSAMA-DIA (Y. K.), DUHOUX (E.), 1992 - « Régénération de bourgeons à partir de culture de racines d'*Acacia*

- albida*. » In *Interactions Plantes-Microorganismes IFS* (International Foundation for Science) Dakar, 441.
- GRATTAPAGLIA (D.), CALDAS (L. S.), MACHADO (M. A.), ASSIS (T. F.), 1990 - « Large scale micropropagation of Eucalyptus species and hybrids. » Abstracts, VII International Congress on plant tissue and cell culture. Amsterdam, 113.
- HAMZAH (M. B.), ALANG (Z. C.), SALEKAN (J.), 1987 - « *In vitro* propagation of *Acacia mangium* from young seedlings. » In Proceedings of the seminar on tissue culture of forest species. (A. N.) Rao, (Y.) Aziah Mohe éds : 104-128.
- HAN (K. H.), KEATHLEY (D. E.), DAVIS (J. M.), GORDON (M. P.), 1993 - Regeneration of a transgenic woody legume (*Robinia pseudoacacia* L., black locust) and morphological alterations induced by *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation. *Plant Sci.*, 88 : 149-157.
- HUANG FENG (H.), AL-KHAYRI JAMEEL (M.), GBUR (E.), 1994 - Micropropagation of *Acacia mearnsii*. *In vitro Cell Dev. Biol.*, 30 : 70-74.
- HUSTACHE (G.), BARNOUD (F.), JOSELEAU (J. P.), 1986 - Callus formation and induction of a cell culture from *Acacia senegal*. *Plant Cell Rep.*, 5 : 365-367.
- JONES (C.), SMITH (D.), 1988 - Effect of 6-benzylaminopurine and 1-naphtylacetic acid on *in vitro* axillary bud development of mature *Acacia melanoxylon*. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.*, 38 : 389-393.
- JONES (C.), 1986 - Getting started in micropropagation of Tasmanian Blackwood (*Acacia melanoxylon*). *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.*, 36 : 477-481.
- JONES (T. C.), BATCHELOR (C. A.), HARRIS (P. J. C.), 1990 - *In vitro* culture and propagation of *Acacia* species (*A. bivenosa*, *A. holosericea*, *A. salicina*, *A. saligna* and *A. sclerosperma*). *Int. Tree Crops J.*, 6 : 183-192.
- KATHJU (S.), TEWARI (M. N.), 1973 - Development of the root from cotyledonary callus of *Acacia senegal*. *Labdev. J. Sci. Tech.*, 11 : 84-85.
- LE (Q. V.), BOGUSZ (D.), GHERBI (H.), LAPPARTIENT (A.), DUHOUX (E.), FRANCHE (C.), 1996 - *Agrobacterium tumefaciens* gene transfer to *Casuarina glauca*, a tropical nitrogen-fixing tree. *Plant Sci.*, 118 : 57-69.
- LIENART (Y.), COMTAT (J.), BARNOUD (F.), 1986 - A wall-bound 1,3-a-D-glucanase from *Acacia* cultured cells. *Biochim. Biophys. Acta*, 883 : 353-360.
- LIENART (Y.), COMTAT (J.), BARNOUD (F.), 1988 - Wall-bound 1,3-a-D-glucan : Orthophosphate glucosyltransferase activity from *Acacia* cultured cells. *Plant Sci.*, 58 : 165-170.
- LIMANTON (A.), FRANCHE (C.), DUHOUX (E.), DAHMANI (N.), GALIANA (A.) 1995a - « Progress towards the genetic transformation of *Acacia crassicaarpa*. Somatic Cell Genetics and Molecular Genetics of Trees », *IUFRO*, 26-30 Septembre 1995, Gand, Belgique.
- LIMANTON (A.), FRANCHE (C.), DUHOUX (E.), DAHMANI (N.), GALIANA (A.), 1995b - « Progress towards the genetic transformation of *Acacia crassicaarpa*. » In *Communications et posters, EUCARPIA Meeting on Tropical Plants*, March 11-15 1996, Montpellier, France, 295.

- MATHUR (I.), CHANDRA (N.), 1983 - Induced regeneration in stem explants of *Acacia nilotica*. *Current Sci.*, 52 : 882-883.
- MEYER (H. J.), VAN STADEN (J.) 1987 - Regeneration of *Acacia melanoxylon* plantlets *in vitro*. *S Afr Tydskr Plantk*, 53 : 206-209.
- MITTAL (A.), AGARWAL (R.), GUPTA (S. C.), 1989 - *In vitro* development of plantlets from axillary buds of *Acacia auriculiformis* a leguminous tree. *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 19 : 65-70.
- MOLLARD (A.), JOSELEAU (J. P.), 1991 - Extracellular xyloglucans from *Rosa glauca* and *Acacia senegal* suspension-cultured cells. *Food Hydrocol.*, 5 : 177.
- MOLLARD (A.), JOSELEAU (J. P.), 1994 - *Acacia senegal* cells cultured in suspension secrete a hydroxyproline deficient arabinogalactan-protein *Plant Physiol. Biochem.*, 32 : 703-709.
- MONTEUIS (O.) 1995 - *In vivo* grafting and *in vitro* micrografting of *Acacia mangium* : impact of ortet age. *Silvae Genet.*, 44 : 190-193.
- MURASHIGE (T.), SKOOG (F.), 1962 - A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.*, 15 : 473-497.
- NANDWANI (D.), 1995 - *In vitro* micropropagation of a tree legume adapted to arid lands *Acacia tortilis* sub sp *raddiana*. *Ann. Sci. For.*, 52 : 183-189.
- NATARAJAN (K.), NAGARAJAN (G.), EDDY (M. S.), 1995 - *In vitro* mycorrhization and growth response of *Acacia nilotica* seedlings by inoculation with ectomycorrhizal fungi. *Indian J. Microbiol.*, 35 : 35-38.
- PALMA (B.), VOGT (G.), NEVILLE (P.), 1994 - Comparison of root pruning systems of seedlings and plantlets of *Acacia senegal* (L.) Willd. *Phyton*, 55 : 137-146.
- PALMA (B.), VOGT (G.), NEVILLE (P.), 1996 - A combined *in vitro/in vivo* method for improved grafting of *Acacia senegal* (L.) Willd. *J. Hort. Sci.*, 71 : 379-381.
- PRIN (Y.), REDDELL (P.), 1993 - Les stades précoces de la nodulation chez *Acacia mangium*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 29.
- RAJADURAI (D.), RAO (A. N.), LOH (C. S.), 1989 - « *In vitro* culture studies on two leguminous species. » *In : Proceedings of the seminar on tissue culture of forest species.* (A. N.) Rao, (Y.) Aziah Mohe éds : 104-128.
- RANGA RAO (G. V.), PRASAD (M. N. V.), 1991 - Plantlet regeneration from the hypocotyl callus of *Acacia auriculiformis*- Multipurpose tree legume. *J. Plant Physiol.*, 137 : 625-627.
- REDDY (P. C.), VEERANAGOUDA-PATIL, PRASAD (T. G.), PADMA (K.), UDAYAKUMAR (M.), PATIL (V.), 1995 - *In vitro* axillary bud break and multiple shoot production in *Acacia auriculiformis* by tissue culture technique. *Cur. Sci.*, 69 : 495-496.
- ROUT (G. R.), SAMANTARAY (S.), DAS (P.), 1995 - Somatic embryogenesis and plant regeneration from callus culture of *Acacia catechu* a multipurpose leguminous tree. *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 42 : 283-285.
- RUFFONI (B.), MASSABO (F.), COSTANTINO (C.), ARENA (V.), DAMIANO (C.), 1992 - Micropropagation of *Acacia*

« *mimosa* ». *Acta Hort.*,
300 : 95-102.

RUREDZO (T. J.), HANSON (J.), 1993 -
Plant recovery from seedling-derived
shoot tips of *Faidherbia albida* grown
in vitro. *Agroforest. Syst.*, 22 59-65.

SAITO (Y.), IDE (Y.),
KOJIMA (K.), SASAKI (S.), 1993 -
Isolation of protoplasts from various
tissues of *Acacia mangium* cultured
in vitro. *Bull. Tokyo Univ. For.*,
90 : 17-21.

SEMSUNTUD (N.), NITIWATTANACHAI (W.),
TURNBULL (J. W.), 1991 -
« Tissue culture of *Acacia
auriculiformis*. » *In : Advances in
tropical acacia research*. Proceedings
of an international workshop held
in Bangkok, Thailand, 11-15 Fevrier
1991. ACIAR -Proceedings-Series,
35 : 39-42.

SINGH (H. P.), SINGH (S.),
SAXENA (R. P.), SINGH (R. K.) 1993 -
In vitro bud break in axillary nodal
segments of mature trees of *Acacia
nilotica*. *Indian J. Plant Physiol.*,
36 : 21-24.

SKOLMEN (R. G.), 1986 -
« *Acacia (Acacia koa Gray)*. »
*In Biotechnology in Agriculture and
Forestry* vol 1 : Trees I. (Y. P. S.) Bajaj
éd., Springer-Verlag Berlin Heidelberg,
375-384.

SKOLMEN (R. G.), MAPES (M. O.), 1976 -
Acacia koa Gray plantlets from
somatic callus tissue. *J. Hered.*,
67 : 114-115.

SKOLMEN (R. G.), MAPES (M. O.), 1978 -
« Aftercare procedures required
for field survival of tissue culture
propagated *Acacia koa*. »
*In International Plant
Propagators Society Combined
Proceedings* for 1978, 28 : 156-164.

TODA (T.),
TAJIMA (M.), BRINI (P. B.), 1995 -
Tissue culture of *Acacia mangium*,

A. auriculiformis and their hybrid.
Bull. Nation For Tree. Breed Center,
13 : 157-165.

Trigiano (R. N.), Geneve (R. L.),
Merkle (S. A.), Preece (J. E.), 1992 -
Tissue and cell cultures of woody
legumes. *Hort. Rev.*, 14 : 265-332.

UMBOH (I.), SETIAWAN (I.), KAMIL (H.),
YANI (S.), SITUMORANG (J.), 1989 -
L'application de techniques de culture
in vitro à la multiplication d'espèces
forestières tropicales en Indonésie.
Bull. Soc. Bot. Fr. Actual. Bot.,
136 : 179-184.

VINCENT (J. M.), 1970 -
A manual for the practical study of
the root nodule bacteria. IBP
Handbook 15, Blackwell, Oxford.

VOGT (G. F.), HOHMANN (V.),
LOUESSE (S.), NEVILLE (P.),
MOURENT (G. M.), 1993 -
Starch accumulation by two
tissue strains of *Acacia senegal* (L.)
Willd. *Rev. Cytol. Biol. Végét.*,
16 : 163-172.

VOGT (G. F.), LOUESSE (S.),
HOHMANN (V.), LAURENT (C.), 1991 -
« Cultures *in vitro* de cellules et
de tissus d'*Acacia senegal* (L.)
Willd., en vue de production de
métabolites secondaires. »
*In Physiologie des ligneux de zones
arides*, Groupe de l'Arbre Ed.,
INRA, Nancy-Champenoux, France :
289-302.

WATANABE (Y.),
IDE (Y.), IDEKA (H.), 1994 -
Plant regeneration from axillary bud
culture of one-year-old seedling
of *Acacia auriculiformis* grown in
greenhouse. *Bull. Tokyo Univ. For.*,
92 : 29-35.

WICKENS (G. E.), 1996 -
Rôle des acacias dans l'économie
rurale des régions sèches
d'Afrique et du Proche-Orient.
Cahier FAO conservation,
27, Rome.

ZHANG (H. W.),
HUANG (X. X. L.), FU (J.),
YANG (M. Q.), CHEN (C. Q.), 1995 -
Axillary bud culture and plantlet
regeneration of *Acacia auriculiformis*
and *A. mangium*. *J. Trop. Subtrop.*
Bot., 3 : 62-68.

ZHAO (Y. X.), YAO (D. Y.),
HARRIS (P. J. C.), 1990 -
In vitro regeneration of plantlets from
explants and callus of *Acacia*

salicina. *Nitrogen Fixing Tree Res.*
Rep., 8 : 113-115.

Zobel (B. J.), Ikemori (Y. K.), 1983 -
« Vegetative propagation in
eucalypts. » *In Clonal forestry : its
impact on tree improvement and our
future forests.* (L.) Zsuffa, (R. M.)
Rauter, (C. W.) Yeatman éds, Proc.
19th Meeting Canadian Tree
Improvement Assn. Part 2. Toronto,
Ontario : 136-144.

Culture *in vitro* d'acacias sahéliens

Aspects du microbouturage
et de l'embryogenèse somatique

Alain Borgel,
Généticien

Djibril Sané,
Biotechnologue

Yamba Kparé,
Biotechnologue

Mahécor Diouf,
Biotechnologue

Marie-Hélène Chevallier,
Généticienne

Introduction

La conservation des ressources génétiques végétales est une des priorités des programmes nationaux de lutte contre la désertification dans les pays sahéliens. Ces programmes s'inscrivent dans le mouvement mondial en faveur de la protection de l'environnement et de la biodiversité. Parmi les 134 espèces d'acacias représentées en Afrique, plusieurs jouent un rôle capital en bordure du désert dans le maintien du couvert végétal, de l'agriculture et de l'activité humaine. Les plus utiles sont *Acacia tortilis*, *A. nilotica* et, *A. senegal*, ainsi que leurs sous-espèces et les espèces proches (Von Maydell, 1990).

Toutes ces espèces sont considérées comme allogames et hétérozygotes. L'évaluation au champ de la diversité génétique et des potentialités agro-forestières est faite en utilisant des provenances ou des familles de demi-frères. Il en est de même pour les tests de symbiose avec les souches de bactéries fixatrices d'azote. Mais le cumul des variabilités génétiques de l'hôte et du symbiote et de la variabilité environnementale rend imprécis les tests d'évaluation. L'utilisation de clones permettrait de maîtriser la variabilité génétique de l'hôte (Mullin et Park, 1992).

Les espèces ligneuses de la famille des légumineuses sont réputées récalcitrantes à la régénération *in vitro* (Dewan *et al.*, 1992). Néanmoins, des résultats positifs ont été rapportés sur les acacias australiens ainsi que sur des espèces des genres *Dalbergia*, *Leucaena* et *Prosopis* (Dhawan, 1989). Pour les acacias sahéliens, plusieurs auteurs proposent des protocoles de microbouturage pour *A. nilotica* (Mathur et Chandra, 1983), *A. senegal* (Badji *et al.*, 1993) ou *A. tortilis* ssp. *raddiana* (Borgel *et al.*, 1993b; Nandwani, 1995).

L'enracinement est une étape essentielle, mais difficile, de la multiplication végétative *in vitro* pour beaucoup de plantes ligneuses. De plus, l'aptitude à l'enracinement décroît avec la maturation (Pawlicki et Welander, 1995). L'application transitoire d'auxine comme l'AIB a permis d'améliorer l'enracinement d'espèces forestières cultivées *in vitro* (Thorpe *et al.*, 1991). Nandwani (1995) a obtenu des microboutures issues directement de nœuds cotylédonaire d'*A. tortilis*. Il a observé 20 % à 65 % d'enracinement en présence d'AIB ou ANA. Pour l'*A. tortilis* ssp. *raddiana*, une méthode de multiplication végétative *in vitro* à partir de nœuds de jeunes plants a été mise au point (Borgel *et al.*, 1993b). L'enracinement des microboutures est de 90 % à la première culture, il diminue jusqu'à 2 % après la deuxième subculture en présence d'AIA ou AIB et il est nul sur milieu sans hormone.

Un traitement à l'auxine doit être appliqué aux microboutures d'arbres pour induire l'enracinement. L'AIB ainsi que l'ANA sont les auxines les plus utilisées sur *Quercus*, *Castanea* et *Juglans* à des concentrations de 0,02 à 6 mg.l⁻¹ dans les milieux de culture (Schwarz, 1989). Berger et Schaffner (1995) ont montré que l'application d'ANA à 5 mg.l⁻¹ est nécessaire pour l'enracinement des

vitroplants chez un arbre de la famille des légumineuses, *Swartzia madagascarensis*. Hausman (1993) a constaté que l'ANA à 0,3 mg.l⁻¹ est indispensable pour l'enracinement des microboutures de *Betula*. Dans ce cas, l'application d'ANA induit un pic d'activité peroxydasique (AIA-oxydase) dans les tissus des microboutures avant l'expression de l'enracinement. Le transfert des microboutures sur un milieu sans auxine exogène réactive la synthèse d'AIA endogène qui provoque la croissance des racines (Berthon *et al.*, 1989). L'induction de racines sur des microboutures de *Grevillea robusta* a été observée après traitement à l'ANA à 0,05 mg.l⁻¹ mais aucune racine ne s'est développée après 45 jours de culture sur le milieu avec auxine (Rajasekaran, 1994). Bergman et Stomp (1994) ont montré qu'un traitement de dix jours avec un mélange d'AIB à 1 mg.l⁻¹ et d'ANA à 0,1 mg.l⁻¹ est nécessaire pour enracer des microboutures de *Pinus radiata*.

Une autre voie potentielle de clonage des acacias est l'embryogenèse somatique. La production spontanée d'embryons asexués (agamospermie) chez les Angiospermes est rare mais assez constante. L'agamospermie a été observée sur 280 genres de 94 familles (Sharma et Thorpe, 1995). Ce recensement ne mentionne qu'une seule espèce sur les 1 200 du genre *Acacia* (*A. farnesiana*, originaire du nouveau monde). La production d'embryons somatiques *in vitro* a été rapportée sur environ 150 espèces ligneuses (Dunstan *et al.*, 1995). Cette technologie nécessite que l'explant primaire issu de la plante mère passe par une phase de dédifférenciation (callogenèse) avant d'être induit vers la production d'embryons somatiques. De plus, elle est potentiellement inductrice de variation dans le génome.

Les embryons somatiques sont des propagules de génotype identique au tissu qui leur a donné naissance. Bien que formés à partir du tissu végétatif, ils présentent les principaux caractères de la plante issue de graine : un axe caulinaire qui produira la tige feuillée et un axe racinaire identique à celui de la plante mère. Les premiers embryons somatiques d'*A. nilotica* ont été obtenus à partir d'embryons zygotiques après une callogenèse de 100 jours en présence de 2,4-D à 2 mg.l⁻¹ ou à 80 mg.l⁻¹ avec du charbon actif à 1 g.l⁻¹ (Borgel *et al.*, 1993a). Sur la même espèce, Gargh *et al.* (1996) ont obtenu des embryons somatiques triploïdes à partir d'albumen immature.

Les résultats présentés concernent des avancées récentes sur les deux voies de clonage évoquées ci-dessus. (i) Le microbouturage, où nous étudions l'action de régulateurs de croissance, appliqués de manière transitoire (10 jours), sur l'enracinement de microboutures d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* après la deuxième subculture; (ii) l'embryogenèse somatique, dont le protocole a été amélioré. Nous recherchons la présence de variation de la quantité d'ADN nucléaire chez les embryons somatiques.

Matériel et Méthodes

Enracinement

Les semences d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* ont été collectées au Sénégal dans la région de Saint-Louis, au village de Mbarigo. Les graines ont été scarifiées à l' H_2SO_4 à 95 % pendant 2 heures. Après rinçage à l'eau distillée stérile, elles ont été mises à germer en conditions aseptiques sur un milieu simple de germination composé de macro-éléments et micro-éléments de MS (Murashige et Skoog, 1962) et d'agar à 0,7 %. A un mois, les plantules ont été découpées en segments uninodaux de 5 à 10 mm de longueur en excluant le nœud cotylédonnaire.

Les microboutures ont été cultivées pendant deux mois sur un milieu de multiplication composé des macro-éléments de WPM (Lloyd et McCown, 1980), des micro-éléments de MS, des vitamines de N & N (Nitsch et Nitsch, 1965), de saccharose à 20 g.l⁻¹, d'agar à 0,6 %, de zéatine à 0,1 mg.l⁻¹ et d'AIB à 1,2 mg.l⁻¹. Les vitroplants ainsi obtenus ont été à nouveau découpés en microboutures uninodales de 5 à 10 mm transférées sur les milieux d'induction de l'enracinement composés des macro-éléments de WPM, des micro-éléments de MS, des vitamines de N & N, de saccharose à 10 g.l⁻¹, d'agar à 0,7 %, avec 6 combinaisons de régulateurs de croissance (AIB ou ANA à 10 ou 20 mg.l⁻¹ combinés ou non avec la kinétine à 0,01 mg.l⁻¹). L'induction a été fixée à 10 jours après lesquels les microboutures ont été transférées sur le milieu d'ex-

pression de l'enracinement, sans régulateur de croissance, composé des macro-éléments de WPM, des micro-éléments de MS, des vitamines de N & N, de saccharose à 20 g.l⁻¹ et d'agar à 0,6 %.

Embryogenèse somatique

Chez les trois espèces *A. tortilis* ssp. *raddiana*, *A. nilotica* ssp. *tomentosa* et *A. nilotica* ssp. *adstringens*, plusieurs types d'explants de départ sont choisis afin d'étudier leur aptitude à la callogenèse : les embryons zygotiques, les cotylédons de graines immatures, les hypocotyles de graines germées ainsi que les téguments internes des graines immatures. Les explants sont cultivés pendant 60 à 100 jours à l'obscurité à 28,5 °C ± 0,5 °C, sur les milieux de callogenèse VA (Von Arnold et Eriksson, 1981) contenant 2 mg.l⁻¹ de 2,4-D et 1 mg.l⁻¹ de BAP. Les cals embryogènes obtenus sont transférés soit sur milieu de maintenance des cals (MS avec 1 mg.l⁻¹ de BAP, 0,5 mg.l⁻¹ d'AIB et 20 g.l⁻¹ de saccharose), soit sur milieu de prolifération des embryons somatiques (MS/2 avec 0,5 mg.l⁻¹ de BAP, 0,05 mg.l⁻¹ d'AIB et 30 g.l⁻¹ de saccharose). Les embryons somatiques produits sont transférés sur un milieu de maturation (MS avec 2,64 mg.l⁻¹ d'ABA et 50 g.l⁻¹ de saccharose). Cette étape de la culture est conduite avec une photopériode de 16 h de jour / 8 h de nuit, liée à une thermopériode de 30 °C / 27 °C. Les embryons somatiques sont mis à germer dans un milieu MS/2 sans hormone, riche en saccharose (50 g.l⁻¹).

Cytométrie en flux

Les prélèvements pour l'analyse de la quantité d'ADN nucléaire sont faits sur les cals embryogènes. La méthode, dérivée de Chevallier et Borgel (1995) pour les acacias, comprend l'extraction des noyaux interphasiques intacts par hachage manuel de 30 mg de l'échantillon dans 1,5 ml de tampon et la coloration à l'iodure de propidium à 330 µg.ml⁻¹ pendant 5 min. Pour chaque analyse, environ 2000 noyaux sont mesurés en même temps que 1000 billes fluorescentes de latex de 2 µm de diamètre comme standard interne.

Les témoins sont des jeunes plantes issues de graines des mêmes arbres que les embryons somatiques. Le cytofluorimètre en flux (FAC-Scan, Becton Dickinson) à laser argon (15 mW) réglé en émission à 488 nm mesure l'intensité de fluorescence de chaque noyau et construit l'histogramme de distribution sur une échelle de 0 à 1 024 en unité arbitraire.

Résultats et discussion

Enracinement de microboutures d'A. tortilis ssp. raddiana

Le pourcentage d'enracinement, tous traitements confondus, est de 56 % et atteint 80 % pour les vitroplants traités avec l'AIB à 10 mg.l⁻¹. Le pourcentage le plus faible est atteint avec le traitement à l'ANA à 20 mg.l⁻¹ avec 31 % des vitroplants enracinés (tabl. 1).

Traitements (mg.l ⁻¹) ⁽¹⁾			Nombre de boutures présentant les nombres suivants de racines ⁽²⁾		
AIB	ANA	Kinéatine	0	1 à 5	plus de 5
10	-	-	19	21	56
10	-	0,01	29	19	43
20	-	-	34	24	35
-	10	-	62	28	6
-	10	0,01	41	40	15
-	20	-	65	26	3

⁽¹⁾ régulateurs de croissance appliqués pendant l'induction

⁽²⁾ $\chi^2 = 136$ dl = 10 p = 0,00

Tableau 1

Nombre de microboutures d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* enracinées en fonction des traitements d'induction. Observations après dix jours d'induction et 28 jours d'expression (566 individus).

Des différences significatives d'expression de l'enracinement sont mises en évidence en fonction de la nature des régulateurs de croissance utilisés. Ainsi, 73 % à 90 % des vitroplants enracinés après un traitement à base d'ANA présentent des racines peu nombreuses (1 à 5 racines). Au contraire, le traitement à base d'AIB à 10 mg.l⁻¹ avec ou sans kinétine à 0,01 mg.l⁻¹ induit plus de 5 racines par vitroplant dans 69 % à 73 % des vitroplants enracinés. Parmi les vitroplants traités à l'ANA, la meilleure combinaison associe ANA à 10 mg.l⁻¹ et la kinétine à 0,01 mg.l⁻¹ (57 % d'enracinés).

Outre la fréquence d'enracinement, la qualité des racines produites est différente en fonction des régulateurs de croissance utilisés pour l'induction (tabl. 2). L'AIB induit la formation d'un cal à partir duquel se développent de nombreuses racines (10 à 15 avec un maximum excédant 50 racines produites) mais très fines et plagiotropes. A l'opposé, les milieux à base d'ANA induisent des racines peu nombreuses (1 à 5) mais robustes et orthotropes. Ces racines émergent latéralement de la base sectionnée de la microbouture.

Variables analysées	Traitements (mg.l ⁻¹)					
	ANA 10	ANA 10 Kin 0,01	ANA 20	AIB 10	AIB 10 Kin 0,01	AIB 20
Longueur de racine (cm)	4,9 ^c	4,6 ^{bc}	5,0 ^c	3,7 ^{abc}	3,4 ^{ab}	3,1 ^a
Nombre de racines	4,0 ^a	4,4 ^a	3,8 ^a	14,2 ^b	14,8 ^b	10,4 ^b
Grosseur du cal (unité arbitraire de 0 à 4)	0,2 ^a	0,6 ^a	0,6 ^a	1,5 ^b	1,3 ^b	1,4 ^b

■ Tableau 2

Effet des régulateurs de croissance sur l'enracinement de microboutures d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* après 10 jours d'induction et 28 jours d'expression. Mesures effectuées sur les explants enracinés. Les lettres indiquent des groupes significativement différents (N. K. 5 %, 316 individus).

Chez les plantes pérennes, l'enracinement adventif des microboutures est une étape critique dont le succès dépend de l'âge physiologique de la microbouture et de l'action de régulateurs de croissance externes pendant la phase d'induction. Nous avons observé que l'appétitude à l'enracinement diminue fortement au fur et à mesure des subcultures (résultats non présentés). Brand et Lineberger (1992) avaient

noté le même comportement en comparant des semenceaux et des microboutures de *Betula sp.*

Nos résultats sur *A. tortilis* ssp *raddiana* confirment ceux de Bergman et Stomp (1994) sur *Pinus radiata*. En effet, un traitement inductif de dix jours sur milieux enrichis en AIB ou ANA a amélioré le taux d'enracinement [(nombre de plants avec au moins une racine/ nombre de plants mis en culture) \times 100] des microboutures. Le taux d'enracinement d'*A. tortilis* ssp *raddiana*, qui était proche de zéro même en présence permanente d'auxine, a été ramené à 56 % tous traitements confondus avec un protocole comprenant une phase d'induction de 10 jours et une phase d'expression. Il est possible qu'une induction encore plus courte (un jour ou quelques heures) soit suffisante. Par exemple, Pawlicki et Welander (1995) ont obtenu 100 % d'enracinement sur le porte-greffe de pommier avec une induction de neuf heures en présence de l'AIB à 10 mg.l⁻¹. Les racines d'acacia ne se développent qu'après le transfert sur milieu d'expression sans régulateur de croissance exogène. Les auxines comme l'AIB ou l'ANA sont donc nécessaires pour induire la formation de racines sur des microboutures d'*A. tortilis* ssp *raddiana*, mais elles inhibent leur croissance.

L'AIB est utilisé fréquemment comme inducteur d'enracinement pour les vitroplants de plantes ligneuses (Torrey, 1976). Son efficacité sur la fréquence d'enracinement est confirmée pour l'acacia (70 %). Cependant, cet enracinement se développe à partir d'un cal basal important et les racines néoformées, bien que nombreuses, sont ténues et courtes. Il serait intéressant de vérifier l'existence de connections vasculaires entre ce type de système racinaire et la tige de la microbouture. Un tel système racinaire peut s'avérer inopérant pour des arbres sahéliens comme *A. tortilis* ssp *raddiana* à la transplantation au champ pour la recherche de l'eau. Par ailleurs, nous avons observé que l'AIB inhibe la croissance des tiges par rapport à l'ANA.

L'ANA induit la formation de racines de type orthotrope identiques au pivot du système racinaire naturel de l'espèce. De plus, les microboutures traitées à l'ANA présentent un cal basal très réduit (cal cicatriciel). Cet effet est observé quelle que soit la concentration d'auxine appliquée (10 mg.l⁻¹ ou 20 mg.l⁻¹). De même, l'adjonction de kinétine à faible concentration (0,01 mg.l⁻¹) ne modifie pas l'effet princi-

pal de la nature de l'auxine. Rajasekaran (1994) a aussi observé, sur *Grevillea robusta*, que l'ANA induit des racines mieux formées que l'AIB.

Le meilleur traitement inducteur de notre expérience combine l'ANA à 10 mg.l⁻¹ et la kinétine à 0,01 mg.l⁻¹. Il permet d'atteindre un taux d'enracinement de 57 % et les racines formées ont une morphologie normale.

Embryogenèse somatique (A. tortilis ssp. raddiana, A. nilotica ssp. tomentosa et adstringens)

Le microbouturage des acacias présente plusieurs difficultés qui limitent son utilisation potentielle. Le taux de multiplication est relativement faible comparé à celui d'autres espèces ligneuses multipliées *in vitro* (*Prunus sp.*, *Eucalyptus sp.*). Malgré l'amélioration décrite ci-dessus, l'enracinement des microboutures n'est pas suffisant. Les racines peuvent présenter une morphologie inadaptée aux conditions de terrain difficiles. En conséquence, une étude de l'embryogenèse somatique a été entreprise.

La méthode décrite antérieurement (Borgel *et al.*, 1993a) a été améliorée et étendue à *A. tortilis ssp. raddiana* par le travail présenté ici. Les premières vérifications de la conformité des plants produits par rapport au matériel de départ ont été conduites sur des caractères cytogénétiques : nombre de chromosomes et quantité d'ADN nucléaire (qADN) en phase G0 et G1.

Production d'embryons somatiques

L'aptitude des explants à la callogenèse a été mesurée pour les trois espèces étudiées (tabl. 3). Seuls les explants cotylédonnaires ont produit des cals embryogènes chez les deux sous-espèces d'*A. nilotica* alors qu'*A. tortilis ssp. raddiana* a produit des cals embryogènes à partir d'embryons zygotiques. Les hypocotyles et les téguments internes de graines n'ont produit aucun cal. Ces résultats confirment et étendent ceux de Borgel *et al.* (1993a) sur la bonne aptitude à la callogenèse des embryons zygotiques d'acacias.

Les différents paramètres de la production d'embryons somatiques sur deux clones par espèce ont été évalués (tabl. 4). Aucun effet génotype n'a été observé sur le nombre de cals produits. En revanche, la production de plantules à partir de ces cals est inégale. *A. tortilis* ssp. *raddiana* produit moins d'embryons et ces embryons ont un taux de conversion moindre que chez *A. nilotica*. A l'intérieur de chaque espèce, l'effet clone se manifeste à des étapes différentes. Les deux clones d'*A. nilotica* ssp. *adstringens* présentent

Espèces	Explants				Durée de culture (jours)
	Hypocotyles	Cotylédons	Embryons zygotiques	Téguments internes	
<i>A. nilotica</i> ssp. <i>tomentosa</i>	-	+	-	-	60 j
<i>A. nilotica</i> ssp. <i>adstringens</i>	-	+	-	-	80 j
<i>A. tortilis</i> ssp. <i>raddiana</i>	-	-	+	-	90 j-à100 j

(+) := explant produisant des cals ; (-) := pas de cal.

Tableau 3
Aptitude à la callogenèse des explants d'acacias sahéliens.

Génotypes	Cals		Embryons		
	Nombre	% avec embryons	Nombre	% d'embryons matures	% de plantules obtenues
<i>A. nilotica</i> ssp. <i>Tomentosa</i>					
clone 2-2	24	96	310	100	38
clone 2-5	22	68	237	100	88
Total	46	83	547	100	60
<i>A. nilotica</i> ssp. <i>adstringens</i>					
clone 1-1	19	68	218	88	56
clone 1-2	22	100	411	80	53
Total	41	85	629	83	54
<i>A. tortilis</i> ssp. <i>raddiana</i>					
clone by1	23	64	102	58	30
clone by2	17	65	128	60	17
Total	40	65	230	59	23
Totaux			1406	85	51

Tableau 4
Production d'embryons somatiques de trois espèces d'acacias sahéliens.

des potentialités d'embryogenèse différentes mais des taux de germination semblables. Au contraire, chez *A. nilotica* ssp. *tomentosa*, les deux clones sont différents pour leur taux de germination.

Au total, 719 plantules ont été produites par embryogenèse somatique sur 1406 embryons isolés (51 %). Il serait nécessaire d'implanter ces clones en pépinière et en rhizotron afin d'évaluer la reprise en conditions naturelles des vitroplants ainsi que la morphologie de leur système racinaire. Ensuite, un essai comparatif au champ avec les témoins issus de semis des mêmes plantes mères permettra de mesurer l'uniformité intra-clone et les différences entre clones issus d'une même plante mère mais de génotype différent. Enfin, il conviendra de rechercher l'apparition éventuelle de caractères variants tout au long de l'ontogenèse de la plante.

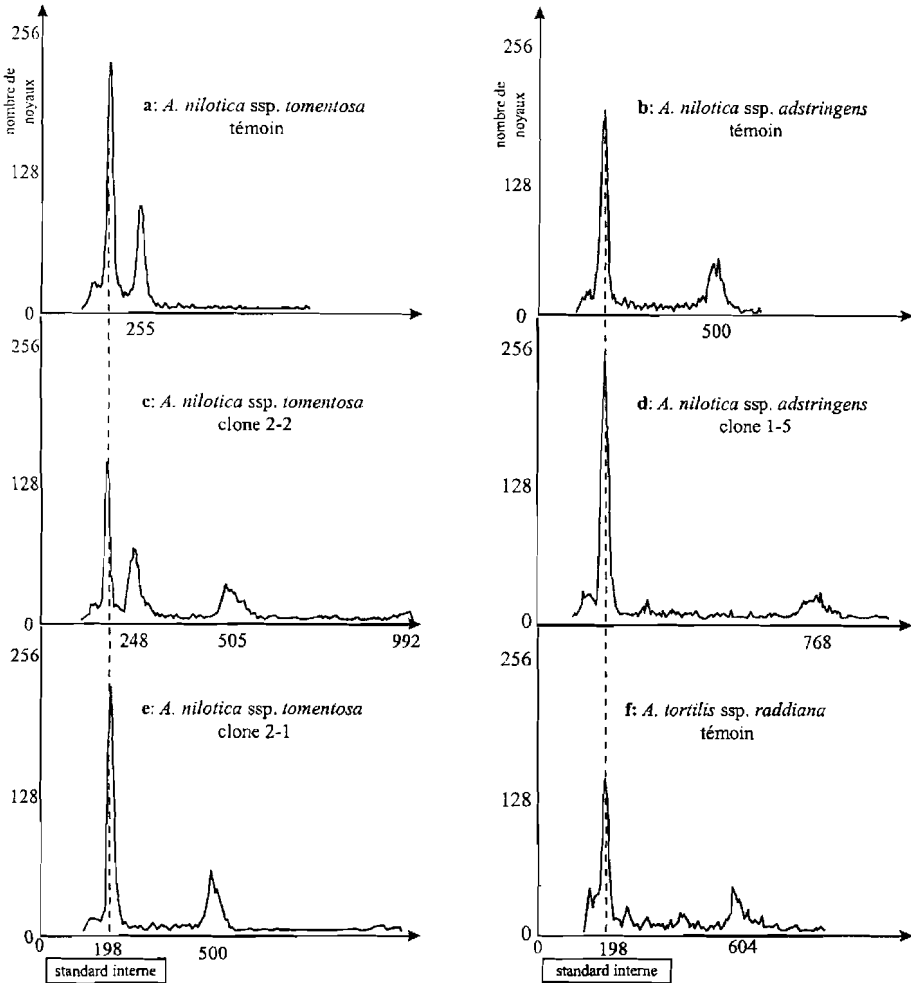
Contrôle des variations quantitatives de l'ADN nucléaire

L'étude de la conformité des vitroplants produits par embryogenèse somatique a été entreprise dès le début de l'ontogénie sur calcs embryogènes. Les variations de quantité d'ADN nucléaire ont été étudiées par cytométrie en flux.

La comparaison d'*A. nilotica* ssp. *tomentosa* et *A. nilotica* ssp. *adstringens* à l'aide de témoins issus de graines confirment les différences de niveau de ploïdie déjà observées auparavant (Chevallier et Borgel, 1995). La seconde espèce a exactement un qADN double de la première (fig. 1a et b). Les comptages chromosomiques de ces deux espèces indiquent respectivement 52 et 104 chromosomes. *A. tortilis* ssp. *raddiana*, qui a aussi 104 chromosomes, montre cependant environ 20 % d'ADN en plus qu'*A. nilotica* ssp. *adstringens* (fig. 1f).

L'analyse de 89 calcs embryogènes issus des trois espèces montre des situations très différentes. La plupart des calcs est identique aux témoins issus de graines, mais six calcs présentent des variations importantes par rapport aux témoins : (i) doublement de la quantité d'ADN (fig. 1e), (ii) augmentation de la quantité d'ADN par un facteur 1,5 (fig. 1d), (iii) chimère de deux niveaux de ploïdie différents dans le même échantillon (fig. 1c). Ces variations touchent les trois espèces. Il conviendra de vérifier, par comptage du nombre de chro-

mosomes, quelle est l'origine des variations observées, augmentation du nombre de chromosomes ou amplification de la quantité d'ADN.



■ Figure 1

Cytométrie en flux de noyaux. a, b et f = noyaux extraits de feuilles de plantes issues de semis (témoins). c, d et e = noyaux extraits d'embryons somatiques anormaux. Le pic marqué « standard interne » est obtenu avec des billes de latex fluorescentes, les autres pics sont ceux de l'échantillon. L'intensité de fluorescence (unités arbitraires sur l'axe des abscisses en échelle linéaire) est proportionnelle à la quantité d'ADN nucléaire de l'échantillon. La présence de 3 pics (Figure 1 c) traduit la présence de deux niveaux de ploïdie dans l'échantillon (chimère).

Ces résultats montrent que les cals embryogènes sont des tissus encore peu organisés où persistent des modifications importantes de l'ADN induites par la callogenèse. On peut émettre l'hypothèse que ces structures anormales n'aboutiront pas, pour la plupart, à des embryons somatiques capables de germer et seront de ce fait éliminées. Il est cependant possible que des variations plus discrètes et non létales puissent être intégrées dans la structure ou le fonctionnement du génome et exprimer un caractère variant tardivement dans le cycle ontogénique de la plante.

Les plantes régénérées à partir de structures dédifférenciées (cals, protoplastes, suspensions cellulaires) peuvent présenter des phénotypes variants dus à des changements de la structure du génome ou de son expression (Larkin et Scowcroft, 1981). Les phénotypes variants ont des origines très diverses : variation du nombre de chromosomes, mutations structurales importantes (translocations, délétions), mutations à haute fréquence, arrêt de l'expression de certains gènes (observé notamment sur les transgènes), mutations touchant l'ADN cytoplasmique (stérilité mâle, albinisme) (Phillips *et al.*, 1990). Il est important de noter que ces changements ne sont pas systématiques, certains auteurs font état de la stabilité de conformation du mtDNA même après une longue période de culture *in vitro*, en particulier sur le mil (Shenoy et Vasil, 1992).

En résumé, nous avons montré que l'embryogenèse somatique est à l'origine de variations de la quantité d'ADN par noyau dans les cals embryogènes des acacias. Même si les variants observés sont peu fréquents, le développement de cette technique devra prendre en compte le contrôle de la conformité du matériel végétal produit.

Conclusion

La micropropagation d'acacias sahéliens a été améliorée sur plusieurs aspects. (i) L'enracinement de microboutures d'*A. tortilis* ssp. *raddiana*, qui tend à disparaître après plusieurs subcultures, a été réactivé par un traitement transitoire à l'auxine. (ii) Il a été montré

que la morphologie du système racinaire néoformé dépend de la nature de l'auxine utilisée pour le traitement inducteur. La qualité des racines a été améliorée en utilisant l'ANA qui permet le développement de racines de type pivot. (iii) Une méthode d'embryogenèse somatique a été mise au point sur *A. nilotica* ssp. *adstringens* et *tomentosa* et *A. tortilis* ssp. *raddiana*.

Ces nouveaux protocoles concourent, par des voies parallèles, à permettre le clonage, indispensable dans différents domaines de recherche. Les résultats obtenus permettront d'utiliser des clones d'acacias pour tester l'aptitude à la nodulation et à la fixation de l'azote de collections de rhizobium en éliminant la variance génétique de la plante hôte. Les clones d'arbres dits « d'élite » adultes permettront d'en tester la valeur génétique vraie ainsi que les interactions génotype-environnement dans plusieurs conditions climato-édaphiques. Pour cela, l'embryogenèse somatique devra être développée à partir de téguments de graines ou d'inflorescences pour étudier le génotype de la plante mère.

Bibliographie

- BADJI (S.), MAIRONE (Y.), NDIAYE (I.), MERLIN (G.), DANTHU (P.), NEVILLE (P.), COLONNA (J.), 1993 - *In vitro* propagation of the gum arabic tree (*Acacia senegal* [L.] Willd.). Developing a rapid method for producing plants. *Plant Cell Reports*, 12 : 629-633.
- BERGER (K.), SCHAFFNER (W.), 1995 - *In vitro* propagation of the leguminous tree *Swartzia madagascariensis*. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.*, 40 : 289-291.
- BERGMANN (B. A.), STOMP (A. M.), 1994 - Effect of genotype on rooting of hypocotyls and *in vitro*-produced shoots of *Pinus radiata*. *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 39 : 195-202.
- BERTHON (J.), MALDINEY (R.), SOTTA (B.), GASPART (T.), BOYER (N.), 1989 - Endogenous levels of plant hormones during the course of adventitious rooting in cuttings of *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) *in vitro*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 184 : 405-412.
- BORGEL (A.), BRIZARD (J. P.), ABERLENC (F.), HUET (C.), HAMON (S.), 1993a - « Obtention de cals embryogènes et d'embryons somatiques d'acacias sahéliens : étude histologique comparée avec l'embryogenèse zygotique ». Actes du XII^e Colloque IAPTC, Montpellier France, Orstom, Cirad, Univ. Montpellier II édés, 16-17 novembre 1993, : p 48.

- BORGEL (A.),
DIOUF (M.), KPARÉ (Y.), 1993b -
Effet de l'origine génétique sur
l'aptitude au clonage *in vitro*
d'*Acacia raddiana.*, *Bois et Forêts
des Tropiques*, 238 : 23.
- BRAND (M. H.),
LINEBERGER (R. D.), 1992 -
In Vitro Rejuvenation of *Betula*
(Betulaceae) : Morphological
Evaluation. *Amer. J. Bot.*
79 (6) : 618-625.
- CHEVALLIER (M. H.),
BORGEL (A.), 1995 -
Contribution to the classification
of 32 acacia species with reference
to their genome size determined by
flow cytometry. 5th Congress of
the European Society of Evolutionary
Biology, Edimbourg (Ecosse)
(Poster).
- DEWAN (A.),
NANDA (K.), GUPTA (S.), 1992 -
In vitro micropropagation of *Acacia
nilotica* subsp *indica* (Brenan) via
cotyledonary nodes. *Plant Cell Rep.*,
12: 18-21.
- DHAWAN (V.), 1989 -
« Micropropagation and
nodulation of tree legumes. »,
In Application of biotechnology in
forestry and horticulture, Plenum
Press, New York, London,
(23) : 286-295.
- DUNSTAN (D. I.), TAUTORUS (T. F.),
THORPE (T. A.), 1995 -
« Somatic embryogenesis in woody
plants. », *In* : *In vitro* Embryogenesis
in Plants, (T. A.) Thorpe éd., Kluwer
Academic Pub, Dordrecht, Boston,
London, 12 : 471-538.
- GARG (L.), BHANDARI (N. N.),
RANI (V.), BHOJWANI (S. S.), 1996 -
Somatic embryogenesis and
regeneration of triploid plants
in endosperm cultures of *Acacia
nilotica*. *Plant Cell Reports*,
15 : 855-858.
- HAUSMAN (J. F.), 1993 -
Changes in Peroxidase Activity,
Auxin Level and Ethylene Production
during Root formation by poplar
shoots raised *in vitro*. *Plant Growth
Regul.*, 13 : 263-268.
- LARKIN (P. J.),
SCOWCROFT (W. R.), 1981 -
Somaclonal variation - a novel
source of variability from cell cultures
for plant improvement. *Theor. Appl.
Genet.*, 60 : 197-214.
- LLOYD (G. B.), MCCOWN (B. H.), 1980 -
Commercially-feasible
micropropagation of mountain-laurel,
Kalmia latifolia, by use of shoot tip
culture. *Comb. Proc. Int. Plant Prop.
Soc.*, 30 : 412-427.
- MATHUR (I.), CHANDRA (N.), 1983 -
Induced regeneration in stem
explants of *Acacia nilotica*. *Curr. Sci.*,
52 : 882-883.
- MULLIN (T. J.), PARK (Y. S.), 1992 -
Estimating genetic gains from
alternative breeding strategies for
clonal forestry. *Can. J. Forest. Res.*,
22 (1) : 14-23.
- MURASHIGE (T.), SKOOG (F.), 1962 -
A revised medium for rapid growth
and biassays with tobacco tissue
cultures. *Physiol. Plant*, 15 : 473-497.
- NANDWANI (D.), 1995 -
In vitro micropropagation of
a tree legume adapted to arid lands
Acacia tortilis subsp *raddiana*.
Ann. Sci. Forest., 52 : 183-189.
- NITSCH (J. P.), NITSCH (C.), 1965 -
Néoformation de fleurs *in vitro*
chez une espèce de jours courts :
Plumbago indica. *Ann. Phys. Vég.*,
7 : 251-256.
- PAWLICKI (N.), WELANDER (M.), 1995 -
Influence of carbohydrate source,
auxin concentration and time of
exposure on adventitious rooting of
the apple rootstock Jork 9. *Plant Sci.*,
106 : 167-176.

- PHILLIPS (R. L.), KAEPLER (S. M.), PESCHKE (V. M.), 1990 - « Do we understand somaclonal variation? » *In Progress in plant cellular and molecular biology*, (H. J. J.) Nijkamp, (L. H. W.) Van Der Plas, (J.) Van Aartrijk éds, Dordrecht, Kluwer Academic Press : 131-141.
- RAJASEKARAN (P.), 1994 - Production of clonal plantlets of *Grevillea robusta* in *in vitro* culture via axillary bud activation. *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 39 : 277-279.
- SCHWARZ (O. J.), 1989 - Plant Growth Regulator Effects in the *In Vitro* Propagation of three Hardwood Tree Genera : *Castanea*, *Juglans*, and *Quercus*. *Plant Growth Reg.*, 6 : 113-135.
- SHARMA (K. K.), THORPE (T. A.), 1995 - « Asexual embryogenesis in vascular plants in nature ». *In vitro Embryogenesis in Plants*, (T. A.) Thorpe éd., Kluwer Academic Press, Dordrecht, Boston, London, : 17-72.
- SHENOY (V. B.), VASIL (I. K.), 1992 - Biochemical and molecular analysis of plants derived from embryogenic tissue cultures of napier grass (*Pennisetum purpureum* K. Schum.). *Theor Appl. Genet.*, 83 : 947-955.
- THORPE (T. A.), HARRY (I. S.), KUMAR (P. P.), 1991 - « Application of micropropagation to forestry. » *In Micropropagation technology and application*, Debergh, Zimmerman éds, Kluwer Academic Press, Dordrecht, Boston, London : 311-336.
- TORREY (J. G.), 1976 - Root hormones and plant growth. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 27: 435-459.
- VON ARNOLD (S.), ERIKSSON (T.), 1981 - A revised medium for growth of pea mesophyll protoplasts. *Physiol. Plant*, 39 : 257-260.
- VON MAYDELL (H. J.), 1990 - *Arbres et arbustes du Sahel, leurs caractéristiques et leurs utilisations*. GTZ-Josef Margraf Scientific Book Verlag, D-Weikersheim, 531 p.

Protéines glycosylées de cals *in vitro* d'*Acacia senegal*. Evolution en fonction de différentes conditions de culture et au cours de stress hydriques

Isabelle Hippolyte,
Biotechnologue

Introduction

L'*Acacia senegal* exsude de la gomme arabique lorsqu'il est blessé. Cette gomme est une ArabinoGalactoProtéine (AGP*) qui présente des caractéristiques assez stables quels que soient les individus et les provenances. La partie glycosylée présente un taux élevé de galactose, mais ne contient pas de glucose. La partie protéique est caractérisée par une forte teneur en hydroxyproline et, dans une moindre mesure, en sérine. Toutefois, les pourcentages de ces constituants peuvent varier sensiblement d'un échantillon à l'autre (Anderson et Weiping, 1990).

La gomme brute contient plusieurs fractions (Anderson et *al.*, 1966). Cette observation, ainsi que d'autres études, ont conduit à définir la

* Voir liste des abréviations en fin d'article

gomme comme un hétéropolymère, correspondant à une chaîne protéique sur laquelle un nombre variable d'unités glucidiques sont greffées (Connolly *et al.*, 1987; 1988)(fig. 1). L'unité glucidique aurait un poids moléculaire (PM) d'environ 200 kDa. Les polysaccharides peuvent exister sous forme libre dans la gomme (Vandeveldt et Fenyo, 1985).

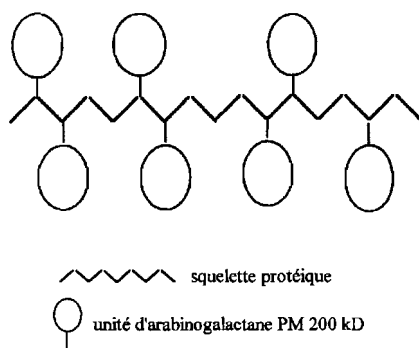


Figure 1
 Structure de
 la gomme arabique
 (d'après Connolly
et al., 1987).

Enfin, la gomme contient une fraction de PM inférieur à l'unité basale, qui ne peut correspondre à ce modèle.

Un autre modèle présente la gomme comme un squelette protéique, constitué d'un motif de 10 à 12 acides aminés répétés. Des chaînes d'une trentaine de glucides s'attacheraient sur le squelette au niveau de l'hydroxyproline (Qi *et al.*, 1991) (fig. 2).

Si le rôle physiologique des AGPs est mal connu, leur localisation est également difficile à établir du fait de leur grande solubilité (Showalter, 1993). Il semblerait que nombre d'entre elles soient extracellulaires ou pariétales, d'autres soient membranaires. Sur des plants de tabac, on a pu mettre en évidence des AGPs vacuolaires (Hermann et Lamb, 1992).

Il est difficile d'étudier les mécanismes de production de gomme arabique sur la plante entière. En effet, la production de ce métabolite de stress semble être sous la dépendance de différents facteurs : pluviosité, situation dans la plantation, production de l'année précédente (Vassal, 1985). Au moins deux mécanismes, qui ne sont pas nécessairement liés, sont impliqués : d'une part, la synthèse de la molécule ou des molécules et, d'autre part, l'excrétion.

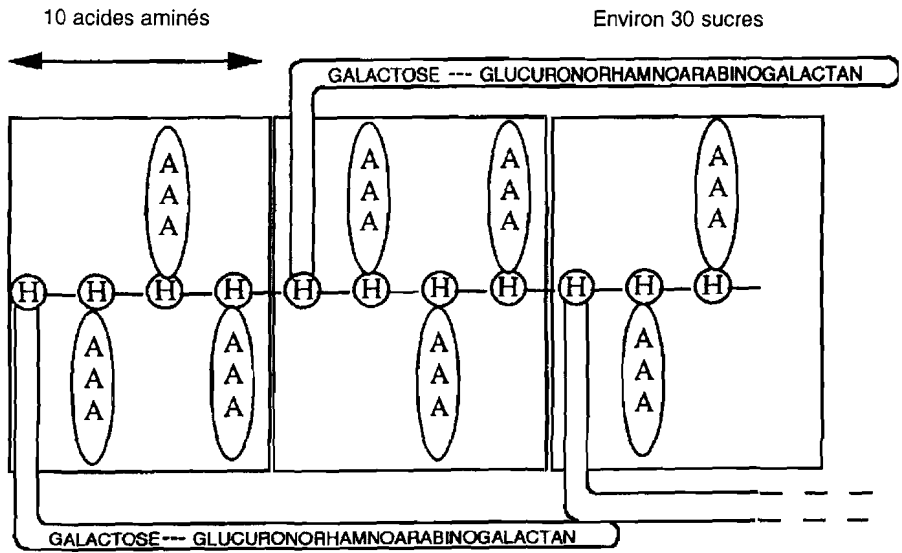


Figure 2
 Modèle de la glycoprotéine de la gomme arabique
 (d'après Qi *et al.*, 1991).
 H : hydroxyproline ; A : arabinose. Chaque bloc (7 kDa)
 contient 10 acides aminés (1 kDa), 30 sucres (4,4 kDa)
 et 1 tri-arabinose branché sur 1 hydroxyproline (1,32 kDa).

Cette dernière est liée sur la plante entière à la mise en place de canaux par lyse cellulaire (Gosh et Purkayastha, 1962).

Des essais de cultures cellulaires *in vitro* ont montré que les suspensions cellulaires d'*A. senegal* sécrétaient, dans le milieu de culture, une AGP (Mollard et Joseleau, 1994) caractérisée par une absence d'hydroxyproline et la présence de glucose, ce qui la différencie très notablement de la composition de la gomme arabique. En revanche, elle est très semblable à une AGP excrétée par des suspensions cellulaires de carotte (Baldwin *et al.*, 1993). Ainsi, les suspensions cellulaires ne paraissent pas adaptées à l'étude du métabolisme de la gomme. La différenciation morphologique et/ou biochimique n'y est pas suffisante pour l'expression des mécanismes de synthèse et d'excrétion.

Ces difficultés nous ont conduits à envisager l'étude de ce métabolisme sur des cultures tissulaires d'*A. senegal in vitro*, en portant une attention particulière aux protéines glycosylées. Nous avons

comparé nos résultats à ceux obtenus sur une gomme du commerce par les mêmes techniques analytiques. Par la suite, nous avons cultivé une de ces souches en conditions stressantes par addition de polyéthylène glycol 8000 au milieu de culture.

Matériels et méthodes

Cultures de tissus in vitro

Des cals d'*Acacia senegal* ont été initiés *in vitro* à partir de pieds mères d'une parcelle de la station ISRA-ORSTOM de Bel-air (Dakar). Les cals sont entretenus sur des milieux MS (Murashige et Skoog, 1962), additionnés des vitamines de Nitsch et *al.* (1968) et de saccharose à 30 g. l⁻¹. Ces milieux sont solidifiés par de l'agar 9 g. l⁻¹, le pH est ajusté à 5,6 avant autoclavage et diffèrent par leur composition hormonale (ANA/BAP, 2,4-D/Kin, BAP).

Les repiquages sont effectués toutes les 4 semaines.

Cultures en conditions stressantes

Nous avons ajouté au milieu initial, contenant de l'ANA 5,4 µm et la BAP 4,4 µm, différentes concentrations en PEG 8000, respectivement 0, 15 et 30 % (p/v). Nous avons également modifié les conditions de culture en raison de la difficulté à obtenir une solidification de la gélose en présence de PEG. Les cals sont disposés sur du papier filtre dans des bocaux contenant de la vermiculite additionnée du milieu de culture liquide.

Extraction des protéines totales

Les extraits sont réalisés à froid par broyage au mortier des échantillons lyophilisés dans un tampon Tris-HCl 250 mM, pH8 contenant EDTA (1 mM) et MgCl₂ (1 mM). L'extrait est séparé des débris cellulaires par centrifugation 15000x g à 4 °C pendant 20 min.

La précipitation de la partie protéique est obtenue par addition de l'extrait dans de l'acétone pur conservé à -23 °C (1/9 v/v) pendant 12 h puis par une centrifugation à froid à 15000x g pendant 20 min. Le culot est repris dans du tampon d'extraction, puis dilué au 1/2 par un tampon dénaturant : Tris-HCl 0,5 M pH6,8, glycérol 10 %, solution mère SDS 10 % (p/v) 20 %, 2 β -mercaptoéthanol 5 %, bleu de Bromophénol 0,05 %. Les extraits sont conservés à -23 °C.

Dosage des protéines totales

Le dosage des protéines est effectué par utilisation du kit Bio-Rad Protein Assay (Bio-Rad, Richmond, C.A.). La courbe d'étalonnage est réalisée avec de l'albumine bovine.

Electrophorèses

Les électrophorèses sont réalisées sur un système de minicuves BIORAD Mini-PROTEAN II selon la méthode de Laemmli (1970) sur des gels d'acrylamide 12 % avec un gel de concentration à 4 %. Les dépôts sont de 10 μ g pour les gels colorés au nitrate d'argent, de 15 μ g ou 20 μ g pour les gels colorés au réactif de Schiff. Un puits est réservé pour des standards de poids moléculaires connus. Pour les gels destinés à la coloration au réactif de Schiff, nous utilisons des standards pré-colorés.

Les gels sont soumis à un courant de 200 volts constants pendant 40 min.

Coloration des protéines

La mise en évidence des protéines totales se fait par coloration au nitrate d'argent (kit de coloration Silver Stain Plus - Biorad). Les protéines glycosylées sont révélées par une coloration au réactif de Schiff précédée d'une oxydation à l'acide périodique selon la méthode de Zacharius *et al.* (1969).

Résultats

Lorsque l'on analyse les extraits bruts par électrophorèse, les protéines totales, révélées par coloration au nitrate d'argent, montrent des profils variables d'un milieu à l'autre (fig. 3 a). On peut noter la présence systématique de bandes à 21,5kDa et 29kDa pour tous les milieux.

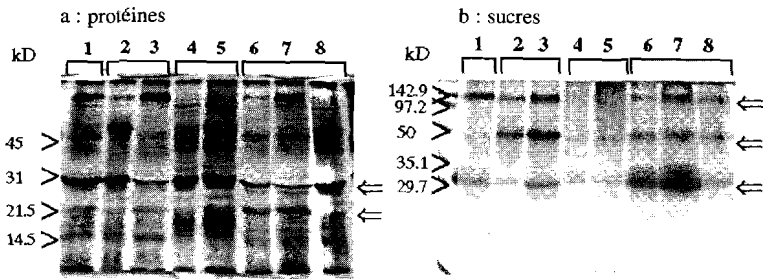


Figure 3

Glycoprotéines extraites de cals d'*A. senegal* cultivés sur milieu gélosé MS.

A gauche : gel SDS-PAGE 12 % coloré au nitrate d'argent. Chaque piste est chargée avec 10 µg de protéines totales.

A droite : coloration au réactif de Schiff, 15 µg de protéines par piste.

1 : pas de phytohormones - 2 : 2,4D 2,3 µM plus Kin 4,6 µM -

3 : 2,4-D 4,5 µM plus Kin 2,3 µM - 4 : ANA 2,7 µM plus

BAP 2,2 µM - 5 : ANA 5,4 µM plus BAP 4,4 µM - 6 : BAP 4,4 µM -

7 : BAP 8,9 µM - 8 : BAP 44,4 µM.

L'analyse de ces gels après coloration au réactif de Schiff, qui met en évidence les protéines glycosylées, permet de distinguer globalement 3 catégories de profils en fonction du milieu de culture (fig. 3 b) :

- Les milieux sans hormones ou contenant seulement de la BAP (puits 1-6-7-8) avec 2 bandes de forte intensité : ≥ 100 kDa et 29kDa, et 1 bande de plus faible intensité à 48kDa.
- Les milieux ANA / BAP sur lesquels la coloration est plus faible (puits 4-5) avec une bande à 29kDa et une à 48kDa. Cependant, sur ces milieux, lorsque l'on dépose 20 µg de protéines, on obtient un profil du même type que les précédents (non montré). Il est à noter par ailleurs qu'au cours du temps, sur ces milieux, les profils sont

extrêmement stables. Le milieu correspondant au puits 5 a été choisi pour les études de stress, car il permet en outre d'obtenir une excellente croissance des cals.

- Les milieux 2,4-D / kinétine (bandes 2-3) avec une très forte coloration à 100kDa et 48kDa, beaucoup plus faible à 29kDa.

Les profils protéiques des cals cultivés sur vermiculite sans addition de PEG sont assez stables dans le temps (non montré). En coloration au réactif de Schiff, les bandes de 29kDa et 48kDa sont visibles jusqu'à la fin de la culture. Des bandes apparaissent dans les faibles PM de l'ordre de 20kDa. Par ailleurs, dans les hauts PM, on voit apparaître une bande à la limite du gel de concentration qui augmente d'intensité tout au long de la culture, ainsi qu'une autre avant le gel de concentration.

Sur le milieu contenant du PEG à 30 %, on observe, en fonction du temps de culture, la disparition progressive de toutes les protéines glycosylées (fig. 4 a).

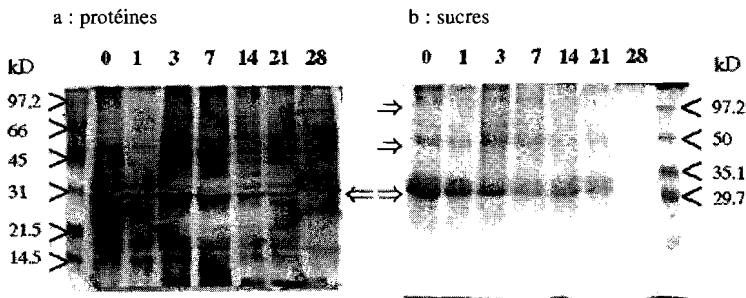


Figure 4

Glycoprotéines extraites de cals d'*Acacia senegal* cultivés sur vermiculite en présence de PEG à 30 %. Les nombres au dessus des pistes donnent les durées de culture en jours.

A gauche : gel SDS-PAGE 12 %, coloré au nitrate d'argent, avec 10 µg de protéines totales par piste.

A droite : coloration au réactif de Schiff, 15 µg de protéines totales par piste.

Sur le gel coloré au nitrate d'argent, le maintien de la bande à 29kDa indique que le polypeptide est toujours présent (fig. 4 a).

En l'absence d'une détermination analytique de ces polypeptides, il est difficile de conclure, mais il semble qu'il y ait une déglycosylation des protéines au cours de la période de stress hydrique.

Nous avons également séparé les différents constituants d'une gomme arabique du commerce (Sigma) par électrophorèse sur gel d'acrylamide en conditions dénaturantes. L'extrait brut migre difficilement, sans doute du fait de la quantité importante des sucres libres. Après précipitation et concentration de la fraction protéique totale à l'acétone, nous constatons que la partie de la gomme qui migre dans le gel comporte plusieurs polypeptides avec une bande à 21kDa, deux bandes vers 29/31kDa, une vers 48kDa et une autre vers 100kDa (fig. 5). On retrouve les mêmes polypeptides dans différentes fractions d'une gomme soudanienne, excepté la bande à 21 (Osman *et al.*, 1993).

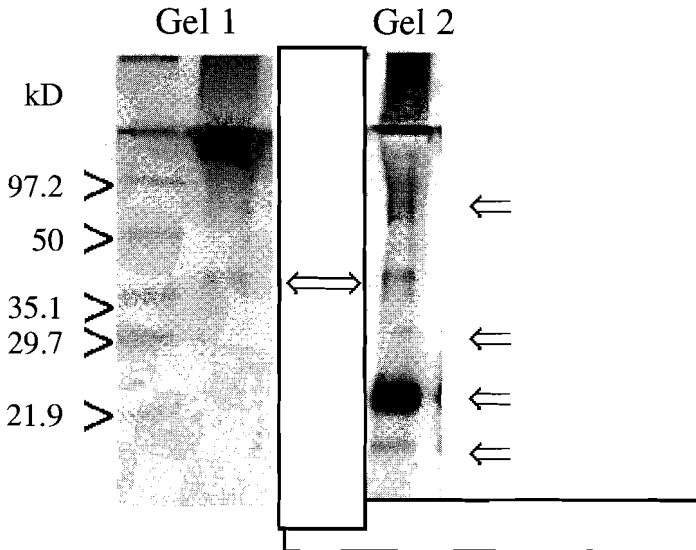


Figure 5
Glycoprotéines d'une gomme arabique du commerce.
A gauche : gel SDS-PAGE 12 %, coloration au réactif de Schiff.
A droite : coloration au nitrate d'argent.
La première piste à gauche correspond à des protéines étalon pré-colorées.

Si le modèle de Qi *et al.* (1991) n'est pas applicable à toutes les molécules de la gomme, il pourrait être valable pour cette fraction de la gomme constituée de petits polypeptides : on aurait alors des polymères d'unités identiques sucres-polypeptides d'environ 7kDa,

et la bande à 21kDa correspondrait à un trimère. L'analyse du même gel, après coloration au réactif de Schiff (fig. 5), montre que l'extrait contient une ou plusieurs protéines glycosylées de fort PM (supérieur ou très supérieur à 200kDa) qui ne pénètrent pas le gel. Une fraction est sans doute de PM supérieur et ne pénètre pas le gel de concentration. On aperçoit une bande légèrement colorée vers 48kDa correspondant à la bande 48kDa révélée par le nitrate d'argent. Le réactif de Schiff est peu sensible (Moller et Poulsen, 1996) : il est possible que la quantité de sucres présents sur les peptides de faibles PM ne soit pas suffisante et/ou que la quantité de ces polypeptides glycosylés soit inférieure au seuil de détection.

Conclusions

Dans l'état actuel de nos travaux, nous pouvons dire que des cals d'*Acacia senegal in vitro* produisent des protéines glycosylées dont l'expression varie en fonction de la composition hormonale du milieu de culture. Une séparation par électrophorèse permet de mettre en évidence trois d'entre elles, de PM voisins de 29kDa, 48kDa et 100kDa. Lors de stress hydriques, ces protéines tendent à se déglycosyler d'autant plus rapidement que le stress est important. Sur le témoin sans PEG, on assiste au contraire, tout au long de la culture, à l'apparition de nouvelles protéines glycosylées de plus haut PM.

D'autre part, sans que l'on puisse déterminer l'équivalence entre les bandes glycosylées de nos cals et des polypeptides de la gomme arabique en l'absence d'une analyse de leur composition, le nitrate d'argent révèle deux bandes à 21kDa et 29kDa, présentes quelles que soient les conditions de culture.

La présence de polypeptides de hauts poids moléculaires a considérablement gêné l'obtention de profils protéiques exploitables. Ainsi, les prochains essais seront conduits après fractionnement des extraits, en particulier pour la gomme brute. Ce travail va évoluer vers la détermination des acides aminés et, si possible, des sucres de ces polypeptides, tant sur la gomme que dans nos extraits. Sur la gomme, il serait intéressant de vérifier si les échantillons de différentes pro-

venances se comportent de façon similaire pour les petits polypeptides en électrophorèse. Si les bandes mises en évidence sur nos gels se révèlent être identiques dans leur composition à celles de même poids moléculaire de la gomme, ceci indiquerait qu'au niveau cellulaire une partie du métabolisme de la gomme est assuré par des cellules sans différenciation particulière. Cependant, il resterait encore à déterminer si ces petites molécules sont les précurseurs des macromolécules majoritaires de la gomme ou si cette biosynthèse correspond à une voie métabolique différente qui se met en place suite au stress appliqué dans la plante entière lors des saignées effectuées sur les troncs.

Abréviations

AGP : protéines à arabinogalactanes ;
 ANA : acide naphthalène acétique ;
 BAP : benzylaminopurine ;
 2,4-D : acide 2,4 dichlorophénoxyacétique ;
 Kin : kinétine ;
 MS : milieu de culture Murashige et Skoog ;
 PAGE : électrophorèse sur gel d'acrylamide ;
 PEG : polyéthylène glycol ;
 PM : poids moléculaire ;
 SDS : dodécyl sulfate de sodium.

Bibliographie

- ANDERSON (D. M. W.),
 WANG WEIPING, 1990 -
 Acacia gum exudates from Somalia
 and Tanzania : the *Acacia senegal*
 complex. *Bioch. Systematics and*
Ecol., 18 (6) : 413-418.
- ANDERSON (D. M. W.), Hirst (S. E.),
 STODDART (J. F.), 1966 -
 Studies on uronic acid materials. Part
- XVII. Some structural features of
Acacia senegal gum (gum arabic).
J. Chem. Soc., (C) : 1959-1966.
- BALDWIN (T. C.), MC CANN (M. C.),
 ROBERTS (K.), 1993 -
 A novel hydroxyproline-deficient
 arabinogalactan protein secreted by
 suspension cultured cells of *Daucus*
carota. *Plant Physiol.*, 13 : 115-123.

- CONNOLLY (S.), FENYO (J. C.), VANDELDELDE (M. C.), 1988 - Effect of a protéinase on the macromolecular distribution of *Acacia senegal* gum. *Carbohydrate polymers*, 8 : 23-32.
- CONNOLLY (S.), FENYO (J. C.), VANDELDELDE (M. C.), 1987 - Heterogeneity and homogeneity of an arabinogalactanprotein : *Acacia senegal* gum. *Food Hydrocoloids*, 1 : 477-480.
- GOSH (S. S.), PURKAYASTHA (S. K.), 1962 - Anatomical studies of wood bark of *Acacia senegal* Willd. trees with special reference to gum exudation. *Indian Forester*, 88 : 92-99.
- HERMANN (E. M.), LAMB (C. J.), 1992 - Arabinogalactan rich glycoproteins are localized on the cell surface and in intravacuolar multivesicular bodies. *Plant Physiol.*, 98 : 264-272.
- LAEMMLI (U.) 1970 - Cleavage of situ structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 227 : 680-685.
- MOLLARD (A.), JOSELEAU (J. P.), 1994 - *Acacia senegal* cells cultured in suspension secrete a hydroxyproline deficient arabinogalactan-protein. *Plant Physiol. Biochem.*, 32 (5) : 703-709.
- MOLLER (H. J.), POULSEN (J. H.), 1996 - "Staining of glycoproteins/ proteoglycans on SDS-gels." In *The Protein Protocols Handbook* (J. M.) Walker éd. Humana Press Inc. Totowa : 99-631.
- MURASHIGE (T.), SKOOG (F.), 1962 - A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant*, 15 : 473-497.
- NITSCH (J. P.), NITSCH (C.), HAMON (S.), 1968 - Réalisation expérimentale de l'androgenèse chez divers *Nicotiana*. *CR Soc. Bio. Paris*, 162 : 369-372.
- OSMAN (M. E.), MENZIES (A. R.), WILLIAMS (P. A.), PHILLIPS (G. O.), BALDWIN (T.), 1993 - The molecular characterization of the polysaccharide gum from *Acacia senegal*. *Carbohydrate Research*, 246 : 303-318.
- QI (W.), FONG (C.), LAMPORT (D. T. A.), 1991 - Gum arabic is a twisty hairy rope. *Plant Physiol.*, 96 : 848-855.
- SHOWALTER (A. M.), 1993 - Structure and fonction of plant cell wall proteins. *Plant Cell*, 5 : 9-23.
- VANDELDELDE (M. C.), FENYO (J. C.), 1985 - Macromolecular distribution of *Acacia senegal* gum (gum arabic) by size exclusion chromatography. *Carbohydrate Polymers*, 5 : 251-273.
- VASSAL (J.), 1985 - Gummiiferous acacia and gum productivity. Some aspects of current research. *Bull. IGSM*, 13:30-37.
- ZACHARIUS (R. M.), ZELL (T. E.), 1969 - Glycoprotein staining following electrophoresis on acrylamide gels. *Anal. Biochem.*, 30 : 148-152.

Diversité génétique et acacias

partie 5



Diversité génétique des acacias

Marie-Hélène Chevallier,

Généticienne

Alain Borgel,

Généticien

Introduction

Depuis de nombreuses années, les périodes successives de sécheresse, combinées à une pression démographique drastique, ont entraîné une forte dégradation de la végétation des zones sahéliennes et soudano-sahéliennes en Afrique. La strate arborée a été particulièrement touchée à cause d'une demande croissante des populations en bois de feu, fourrage et produits dérivés. Parmi les espèces les plus affectées se situent les *Acacia*.

Acacia est un genre cosmopolite riche d'environ 1250 espèces dont la majorité est originaire d'Australie et seulement 134 d'Afrique (Wickens, 1996). Il est subdivisé en trois sous-genres (Brain et Maslin, 1996; Wickens, 1996). Les sous-genres *Acacia* et *Aculeiferum* ont une distribution pan-tropicale, alors que le sous-genre *Phyllodineae* est principalement australien. Si l'importance de certaines de ces espèces dans l'économie rurale ou dans la stabilisation et la fertilité des sols est indéniable (Fagg et Stewart, 1994; Wickens, 1996), la variabilité génétique des populations naturelles est encore peu connue. Or, la connaissance de ce paramètre est un préalable indispensable à la définition de stratégies de conservation, de gestion, et d'utilisation des ressources forestières (BANRC, 1991). La régénération des forêts, qui se fait principalement par des graines issues des arbres *in situ*, dépend du maintien de cette diversité, en particulier pour faire face à des changements climatiques imprévisibles ou pour établir un programme d'amé-

lioration génétique. Deux types d'approches permettent d'estimer la variabilité génétique des arbres : les essais en champ de comparaison de provenances et de descendance, et les marqueurs génétiques. Nous nous limiterons à ceux-ci et, plus particulièrement, aux isoenzymes. En effet, ces marqueurs sont encore à l'heure actuelle, les plus utilisés dans les études concernant les *Acacia* car ils possèdent des caractéristiques de neutralité, d'indépendance vis-à-vis du milieu et de contrôle génétique simple. Cette contribution est constituée de trois parties : (1) diversité génétique des arbres forestiers et des principaux facteurs bio-écologiques qui interviennent dans son estimation et son organisation ; (2) synthèse bibliographique de la diversité génétique dans le genre *Acacia* ; (3) résultats expérimentaux obtenus récemment sur quelques espèces africaines.

■ Méthodes

Cinq paramètres génétiques sont fréquemment utilisés pour quantifier la variabilité (Hamrick *et al.*, 1992). Quatre traduisent la variabilité au niveau intra-population ou intra-espèce. Le premier est le nombre moyen d'allèles (A) ou variants alléliques identifiés dans la population. Le second paramètre est le taux de polymorphisme (P), qui est le nombre de locus polymorphes par rapport au nombre de locus étudiés. La diversité génétique de Nei (H) exprime la probabilité pour que deux gènes tirés au hasard dans une population soient différents. Elle est définie par $H = 1 - \sum p_i^2$, où p_i est la fréquence de l'allèle i au locus considéré, H est équivalent à l'hétérozygotie théorique sous l'hypothèse de Hardy-Weinberg. Enfin, le nombre d'allèles efficaces (A_e) correspond au nombre d'allèles en tenant compte de leurs différences de fréquence : $A_e = 1/(1-H)$.

Au niveau inter-populations, les paramètres de différenciation entre les populations sont estimés à partir des statistiques de Nei (Nei, 1973). Le coefficient de différenciation génétique entre populations (G_{ST}) défini au niveau d'un locus par $G_{ST} = 1 - H_S/H_T$, où H_S est la moyenne sur toutes les populations des diversités génétiques intra-populations et H_T est la diversité génétique totale sur l'ensemble des

populations considérées comme une population unique. Dans le cas où plusieurs locus sont pris en compte, H_S et H_T sont les moyennes sur l'ensemble des locus des diversités intrapopulation et totale.

■ Diversité génétique des arbres forestiers

Diverses revues bibliographiques sur la diversité génétique des arbres forestiers ont été publiées par Hamrick et Godt (1989), Hamrick *et al.* (1992) et Loveless (1992). Les auteurs ont identifié sept facteurs biologiques, écologiques ou historiques capables d'intervenir dans la quantification de la variabilité génétique. Ces facteurs sont : (1) l'appartenance taxonomique (gymnospermes, angiospermes); (2) la région géographique (boréale, tempérée, tempérée-tropicale ou tropicale); (3) l'aire de répartition de l'espèce (endémique, étroite, régionale ou étendue); (4) le système de reproduction (autofécondation, allofécondation seule avec pollinisation anémophile ou zoophile, régime mixte avec pollinisation anémophile ou zoophile); (5) la dissémination des graines (par des animaux avec ou sans ingestion, par le vent, par explosion, par gravité et par animaux sans ingestion); (6) le mode de reproduction (sexué, sexué et asexué); (7) le statut successional (espèces pionnière, de milieu ou de fin de succession).

Diversité intraspécifique

Les plantes supérieures sont en moyenne polymorphes à 51,3 % de leurs locus isoenzymatiques avec une variabilité intra-espèce (H_S) de 0,150 et un nombre moyen d'allèles par locus (A_S) de 1,97 (tabl. 1). Chez les plantes pérennes à longue durée de vie, les espèces ligneuses présentent un niveau de diversité (H_S) de 43 % supérieur à celui des herbacées. Parmi les ligneuses à longue durée de vie, les espèces endémiques sont nettement moins variables que les espèces à large aire de répartition; les espèces ligneuses tropicales ne mon-

Type de plantes	Caractéristiques	Paramètres				
		N_e	P_s	A_s	A_{es}	H_s
Diversité intraspécifique						
Toutes les espèces de plantes		655	51,3	1,97	1,2	0,150
Pérennes à longue vie	Herbacées/ Ligneuses	30/191	39,3/65,0	1,64/2,22	1,15/1,24	0,124/0,177
Ligneuses à longue vie						
Aire de répartition	Endémique/ Etendue	20/11	42,5/67,8	1,82/2,11	1,09/1,39	0,078/0,257
Localisation géographique	Boréale/ Tropicale	26/38	82,5/57,9	2,58/1,87	1,28/1,28	0,206/0,191
Système de reproduction	Régime mixte/ Allogamie	11/128	29,9/69,1	1,51/2,31	1,12/1,23	0,075/0,173
Diversité intrapopulation						
Toutes les espèces de plantes		669	34,6	1,52	1,15	0,113
Pérennes à longue vie	Herbacées/ Ligneuses	24/196	21,5/49,3	1,32/1,76	1,09/1,20	0,082/0,148
Ligneuses à longue vie						
Aire de répartition	Endémique/ Etendue	26/9	26,3/74,3	1,48/2,56	1,08/1,33	0,056/0,228
Localisation géographique	Boréale/ Tropicale	30/53	68,4/39,8	2,07/1,51	1,28/1,16	0,204/0,125
Système de reproduction	Régime mixte/ Allogamie	11/120	17,2/53,0	1,21/1,84	1,06/1,21	0,035/0,154
Différenciation interpopulations						
Toutes les espèces de plantes		584	0,302	0,224		0,228
Pérennes à longue vie	Herbacées/ Ligneuses	25/195	0,307/0,283	0,228/0,253		0,278/0,084
Ligneuses à longue vie						
Statut taxonomique	Gymno-/ Angio-spermes	121/173	0,281/0,287	0,255/0,249		0,073/0,102
Aire de répartition	Endémique/ Etendue	18/9	0,232/0,316	0,150/0,306		0,141/0,033
Localisation géographique	Boréale/ Tropicale	40/26	0,280/0,275	0,268/0,235		0,038/0,119

N_e : Nombre d'entrées; P_s et P_p : Pourcentage moyen de loci polymorphes; A_s et A_p : Nombre d'allèles par locus; A_{es} et A_{ep} : Nombre d'allèles efficaces par locus; H_s et H_p : Diversité génétique; H_T : Diversité génétique totale; H_S : Diversité génétique intrapopulation; G_{ST} : Différenciation. Les couples de nombres séparés par / correspondent respectivement aux deux caractéristiques indiquées dans la seconde colonne.

■ Tableau 1

Diversités génétiques intra-espèce et intra-population et différenciation chez les arbres forestiers (Hamrick *et al.*, 1992)

trent pas de différence de diversité par rapport aux espèces boréales, malgré un pourcentage de locus polymorphes plus fort.

Les facteurs biologiques et écologiques expliquent environ un tiers de la diversité génétique des espèces avec, comme facteur principal, l'aire de répartition et le système de reproduction (tabl. 2). Le bilan d'Hamrick *et al.* (1992) montre que les espèces les plus variables appartiennent aux gymnospermes, à large aire de répartition, de distribution boréale, allofécondées, avec une pollinisation anémophile ou zoophile et dont les graines sont disséminées par les animaux.

Facteurs	Diversité intraspécifique				Diversité intrapopulation				Différenciation interpopulations		
	P _s	A _s	A _{es}	H _s	P _p	A _p	A _{ep}	H _p	H _T	H _S	G _{ST}
Statut taxonomique	■	■	NS	NS	■	■	NS	NS	NS	NS	■
Aire de répartition	■	■	■	■	■	■	■	■	NS	■	■
Localisation géographique	■	■	NS	NS	■	■	■	■	NS	NS	■
Système de reproduction	■	■	■	■	■	■	■	■	NS	NS	NS
Mode de dissémination des graines	NS	NS	■	■	■	NS	NS	■	■	■	NS
Mode de reproduction	NS	NS	■	■	■	■	■	■	■	■	NS
Statut successional	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	■	■	NS
Contribution à la diversité génétique	34 %				39 %				16 %		

P_s et P_p: Pourcentage moyen de loci polymorphes; A_s et A_p: Nombre d'allèles par locus; A_{es} et A_{ep}: Nombre d'allèles efficaces par locus; H_s et H_p: Diversité génétique; H_T: Diversité génétique totale; H_S: Diversité génétique intrapopulation; G_{ST}: Différenciation. L'ombrage indique le degré de signification. Du plus clair au plus foncé: non significatif, p < 0,05; p < 0,01; p < 0,001.

Tableau 2

Facteurs biologiques et écologiques et leurs effets sur le niveau de diversité génétique chez les arbres (Hamrick *et al.*, 1992).

Diversité intrapopulation

Chez les plantes, à l'intérieur des populations, 34,6 % des locus sont polymorphes et la diversité génétique (H_p) atteint 0,113. Les plantes ligneuses pérennes à longue durée de vie ont un niveau de diversité intrapopulation supérieur de 81 % à celui des herbacées, les espèces tropicales sont 39 % moins variables que les espèces boréales et 16 % moins variables que l'ensemble des arbres (tabl. 1). Les facteurs écologiques et biologiques, à l'exception du statut successional, expriment 39 % de la variation, le facteur explicatif le plus important étant

l'aire de répartition (tabl. 2). Dans une moindre mesure interviennent la localisation géographique, la dispersion des graines, le système de reproduction et le mode de reproduction. En revanche, le niveau de domestication ne semble pas jouer sur le niveau de diversité (Loveless, 1992).

Différenciation interpopulations

Chez les plantes supérieures, la plus grande partie de la variabilité génétique se situe à l'intérieur des populations (tabl. 1). Cela est particulièrement vrai chez les ligneuses dont le coefficient de différenciation G_{ST} n'est que de 8,4 %. Les sept facteurs listés plus haut n'expliquent que 16 % de la différenciation entre populations (tabl. 2). L'aire de répartition est encore une fois le meilleur prédicteur de G_{ST} . Les espèces ligneuses endémiques présentent une différenciation plus de quatre fois supérieure à celle des espèces à aire de répartition plus large (tabl. 1). La différenciation des populations est également influencée par l'appartenance taxonomique et la localisation géographique. Les populations des angiospermes sont significativement plus différenciées que celles des gymnospermes. De même, la différenciation G_{ST} des espèces tropicales est trois fois plus élevée que celle des espèces boréales, pour un même niveau de diversité totale (tabl. 1).

En conclusion, les arbres présentent une diversité génétique plus importante que les autres types de plantes, aussi bien au niveau intraspécifique qu'intrapopulation, avec une différenciation faible entre populations. Les caractéristiques biologiques et écologiques des arbres n'expliquent qu'en partie la diversité.

Diversité génétique dans le genre *Acacia*

Malgré le nombre important d'espèces dans le genre *Acacia*, il n'existe que très peu de travaux sur la variabilité génétique des populations naturelles. Une trentaine d'études ont été publiées cette der-

nière décennie. Elles ont pour thèmes l'estimation de la variabilité génétique des populations naturelles, la détermination du système de reproduction et l'étude des relations taxonomiques entre espèces ou sous-espèces (tabl. 3). *A. albida*, *A. auriculiformis*, *A. karoo*, *A. mangium*, *A. nilotica*, *A. senegal* et *A. tortilis* sont les principales espèces étudiées. Les autres espèces (*A. dealbata*, *A. decurrens*, *A. mearnsii*, *A. parramattensis* et *A. trachyphloa*) n'ont été analysées qu'à raison d'une population par espèce pour servir de témoin de variabilité.

Espèces	Thèmes de recherche	Références
<i>A. albida</i>	Diversité-Système de reproduction-Taxonomie	Joly, 1991; Joly <i>et al.</i> , 1992; Chevallier, 1993; Zeh-Nlo, 1994; Ibrahim, 1996; Joly, 1996; Zeh-Nlo et Joly, 1996.
<i>A. anomala</i>	Diversité	Coates, 1988. Moran, 1992.
<i>A. crassicaarpa</i>	Diversité-Système de reproduction	Moran <i>et al.</i> , 1989b.
<i>A. auriculiformis</i> <i>A. mangium</i>	Diversité-Système de reproduction	Moran <i>et al.</i> , 1989a; Moran <i>et al.</i> , 1989b; Moran, 1992; Moran <i>et al.</i> , 1992; Khasa <i>et al.</i> , 1993; Wickneswari et Norwati, 1993; Khasa <i>et al.</i> , 1994; Wickneswari et Norwati, 1995; Changtragoon et Woo, 1996; Wickneswari <i>et al.</i> , 1996.
<i>A. dealbata</i> , <i>A. decurrens</i> , <i>mearnsii</i> , <i>A. parramattensis</i> , <i>A. trachyphloa</i>	Diversité	Moran <i>et al.</i> , 1989b
complexe "A. holosericea, <i>neurocarpa</i> , <i>colei</i> "	Taxonomie	Moran <i>et al.</i> , 1990; Moran <i>et al.</i> , 1992; Maslin et Thomson, 1992
<i>A. karoo</i>	Diversité-Système de reproduction	Brain, 1986; Oballa, 1993; Barnes <i>et al.</i> , 1996; Oballa, 1996.
<i>A. melanoxyton</i>	Diversité-Système de reproduction	Muona <i>et al.</i> , 1991. Moran, 1992; Playford <i>et al.</i> , 1993.
complexe "A. nilotica"	Diversité-Taxonomie-Système de reproduction	Mandal <i>et al.</i> , 1994; Mandal et Ennos, 1995; N'Dir, 1996.
complexe "A. senegal"	Diversité-Taxonomie	Diallo, 1992; Leblanc, 1992; Leblanc et Brizard, 1993; Chevallier <i>et al.</i> , 1994; N'Dikibaye, 1996.
complexe "A. tortilis"	Diversité-Taxonomie-Système de reproduction	Oling'otie, 1991; Cardoso <i>et al.</i> , 1993; Cardoso, 1995.

Tableau 3

Synthèse des principaux travaux réalisés sur les isoenzymes dans le genre *Acacia*.

Variabilité génétique des populations naturelles

Les différentes espèces d'*Acacia* sont en moyenne polymorphes à 65 % (P variant de 13 % à 100 %) de leurs locus, avec une diversité génétique de l'ordre de 19 % ($H_e = 2\%$ à 46 %) et une différenciation des populations de 17 % ($G_{ST} = 5\%$ à 38 %) (fig. 1). Les espèces africaines sont en moyenne nettement plus variables que les espèces australiennes, avec un taux de polymorphisme de 79 % contre 47 % et une diversité génétique plus de deux fois supérieure (31 % contre 12 %). En revanche, la différenciation est plus forte entre populations des espèces australiennes (20 % contre 13 %). Dans la plupart des cas, cela correspond à une différenciation entre régions géographiques bien séparées, la variabilité génétique inter-populations à l'intérieur d'une même région restant très faible. Ainsi Wickneswari et Norwati (1993) ont montré, chez *A. auriculiformis*, une forte structuration en trois zones géographiques ($G_{ST} = 27\%$) correspondant aux trois principales aires de distribution de l'espèce, mais seulement 6,3 % de la variation se trouvent entre les populations à l'intérieur de chaque zone.

Les estimations des paramètres génétiques peuvent varier selon les auteurs, ce qui rend délicate la comparaison des variabilités entre espèces. C'est le cas d'*A. auriculiformis* et d'*A. mangium* qui ont fait l'objet de différentes études (Moran *et al.*, 1989a; Moran *et al.*, 1989b; Khasa *et al.*, 1994; Wickneswari et Norwati, 1995). Ces variations sont dues à des problèmes méthodologiques liés au nombre et au choix des systèmes enzymatiques, à l'interprétation génétique des zymogrammes, à la définition du taux de polymorphisme et à l'échantillonnage des populations. Il existe, en effet, une très grande hétérogénéité dans le nombre et les types d'enzymes pris en compte dans les différentes analyses. Certaines catégories d'enzymes sont connues pour être plus variables que d'autres. Dans toutes les études, les hydrolases (estérases, aminopeptidases, phosphatases) se sont révélées plus polymorphes que les transférases, déshydrogénases ou isomérase. Le nombre de systèmes analysés est alors d'autant plus important. Hamrick *et al.* (1992) ont montré une forte corrélation entre le nombre de locus et la diversité génétique intra-population. Il est souvent recom-

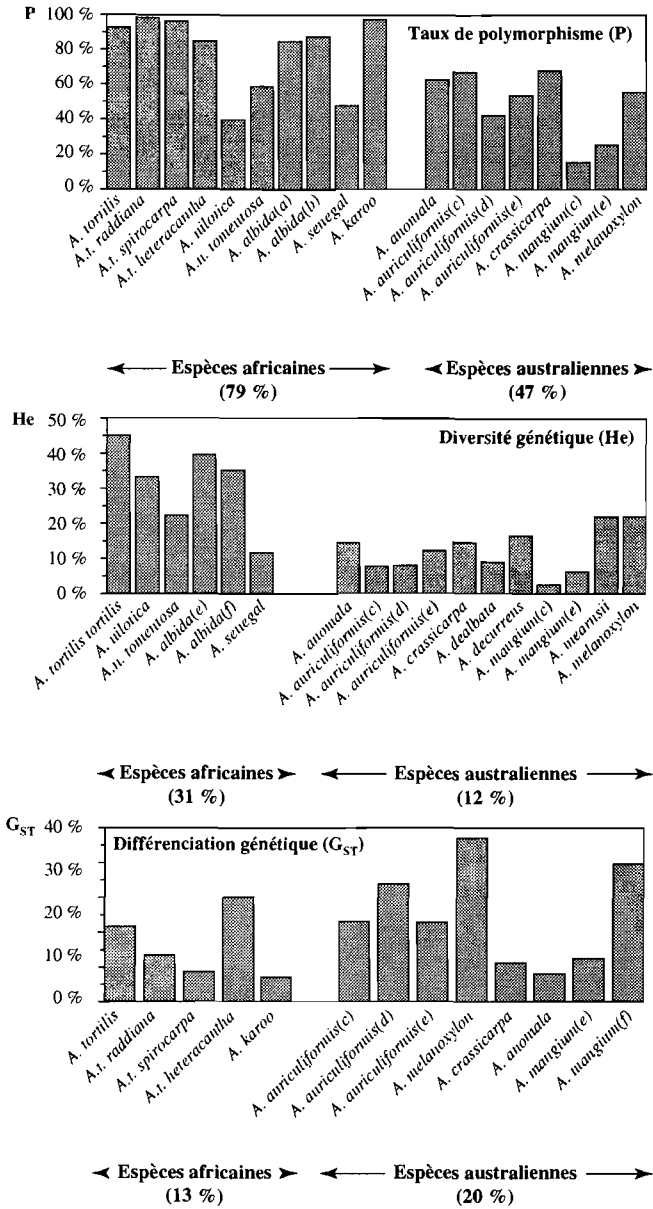


Figure 1
 Paramètres de diversité génétique (P), (He) et de différenciation (G_{ST}) dans le genre *Acacia* (a) Joly et al., 1992 - (b) Ibrahim, 1996 - (c) Moran et al., 1989a - (d) Wickneswari et Norwati 1993 - (e) Khasa et al., 1993 - (f) Moran et al., 1989b.

mandé d'utiliser au moins 50 locus (Nei, 1978), ce qui est la plupart du temps impossible à cause des difficultés techniques. De plus, l'interprétation génétique des zymogrammes peut varier selon les équipes de chercheurs pour une même espèce. La validité du contrôle génétique des isozymes ne peut s'établir que par l'intermédiaire de croisements contrôlés, ce qui est rarement possible chez les espèces d'arbres qui ne font pas l'objet d'un programme d'amélioration. Cela est particulièrement vrai chez les espèces tropicales de forêts naturelles ou agroforestières comme les *Acacia*. Par ailleurs, tous les auteurs ne sont pas d'accord pour inclure ou exclure les locus monomorphes dans les analyses. Cette précision n'est pas toujours indiquée et peut influencer sur l'estimation de la variabilité. Enfin, la définition d'un locus polymorphe peut faire défaut. Certains auteurs considèrent un locus polymorphe dès lors que plus d'un allèle est observé quelle que soit sa fréquence. D'autres font intervenir la fréquence des allèles, qui doit être supérieure à 1 % ou 5 %. Le nombre et le choix des populations interviennent également dans la quantification et la structuration de la variabilité. Ainsi, une grande hétérogénéité dans les valeurs de différenciation a été rapportée. G_{ST} varie de 18 % à 27 % pour *A. auriculiformis* et de 9 % à 31 % pour *A. mangium* (Moran *et al.*, 1989b; Khasa *et al.*, 1993; Wickneswari et Norwati, 1993). Dans ces cas, le nombre de populations intervient ainsi que le nombre de locus pris en compte.

Système de reproduction

Le taux d'allofécondation est un facteur influant sur l'estimation de la variabilité génétique intraspécifique et intrapopulation (tabl. 2). Une dizaine de travaux ont été publiés à ce sujet (tabl. 4) et mettent en évidence un fort taux d'allofécondation (t_m) compris entre 0,79 et 0,96 chez les *Acacia* australiens. La prédominance de l'allogamie est confirmée par Kenrick et Knox (1989) qui ont trouvé des systèmes d'autoincompatibilité chez toutes les espèces diploïdes australiennes étudiées jusqu'ici. Souvent, les taux d'allofécondation multilocus par famille (t_{mi}) sont significativement différents, indiquant soit une réelle variation en fonction des arbres soit une hétérogénéité dans le pool pollinique reçu par les différents arbres.

Les *Acacia* africains montrent un système de reproduction plus variable. *A. karoo*, *A. albida* et *A. nilotica* spp *kraussiana* sont préférentiellement allogames avec des variations importantes selon l'arbre (Mandal *et al.*, 1994) ou au cours du temps (Zeh-Nlo, 1994 ; Zeh-Nlo et Joly, 1996). En revanche, chez *A. tortilis* et *A. nilotica* spp *leiocarpa*, environ 60 % des graines proviennent d'autofécondation.

Le genre *Acacia* présente donc une stratégie de reproduction variable qui fait intervenir vraisemblablement des degrés divers d'autoincompatibilité et/ou une dispersion du pollen hétérogène selon les arbres. La mise en évidence d'un taux non négligeable d'autogamie chez certaines espèces a des conséquences importantes sur l'estimation des paramètres génétiques des familles issues de pollinisation libre utilisées dans les programmes d'amélioration mais aussi sur la méthodologie de récolte à définir dans les programmes de conservation des ressources génétiques.

Espèce	Estimation			Références
	Multilocus (t_m)	Monolocus (t_s)	Familles (t_{mi})	
Espèces australiennes				
<i>A. auriculiformis</i>	0,92-0,93 (0,93)	0,39-1,40		Moran <i>et al.</i> , 1989a
<i>A. auriculiformis</i>	0,86-1,06 (0,96)	0,85-1,02	0,86-1,06	Khasa <i>et al.</i> , 1993
<i>A. auriculiformis</i>	0,67-0,95 (0,79)			Wickneswari et Norwati, 1995
<i>A. crassicarpa</i>	0,93-0,99 (0,96)	0,78-1,19		Moran <i>et al.</i> , 1989a
<i>A. melanoxydon</i>	0,86-1,00(0,91)			Muona <i>et al.</i> , 1991
Espèces africaines				
<i>A. tortilis</i>	0,18-0,50 (0,35)	0,00-1,99	0,00-0,99	Oling'otie, 1991
<i>A. nilotica kraussiana</i>	0,80-1,99 (0,98)	0,56-1,99	0,08-1,99	Mandal et Ennos, 1995
<i>A. nilotica leiocarpa</i>	0,16-1,04 (0,38)	0,18-1,02	0,16-1,04	Mandal <i>et al.</i> , 1994
<i>A. albida</i>	0,54-0,99	0,42-0,91	0,57-0,99	Zeh-Nlo, 1994. ; Zeh-Nlo et Joly, 1996
<i>A. karoo</i>	(0,88)	0,83-1,00		Oballa, 1993 ; Barnes <i>et al.</i> , 1996

Les couples de nombres séparés par - indiquent les valeurs extrêmes, la valeur entre parenthèses indique la moyenne.

■ Tableau 4

Estimation des taux d'allofécondation dans les populations d'*Acacia*

Taxonomie

Les résultats isoenzymatiques obtenus sur les différentes races d'*A. holosericea* ont abouti à une révision taxonomique complète de l'espèce, confirmée par des études ultérieures de caractères morphologiques, d'essais de comportements sur le terrain ou de comptage chromosomique (tabl. 3; Moran *et al.*, 1990; Moran *et al.*, 1992; Maslin et Thomson, 1992). La race diploïde correspond à *A. neurocarpa*, la race tétraploïde reste *A. holosericea* et la race hexaploïde devient une nouvelle espèce *A. colei*. L'hétérozygotie fixée rencontrée chez *A. holosericea* et *A. colei* souligne l'origine polyploïde de ces espèces.

Diversité génétique des acacias africains

Deux exemples sur les complexes "*A. senegal*" et "*A. nilotica*" donnés ci-dessous concernent des résultats expérimentaux obtenus au Sénégal. Le troisième exemple est un bilan des travaux réalisés sur *A. albida* au Burkina Faso, Cameroun et Sénégal en collaboration avec l'Oxford Forest Institute et le Cirad-Forêt. L'étude d'*A. tortilis* spp *raddiana* est détaillée dans un autre article de ce volume (Cardoso *et al.*).

Acacia senegal et son complexe

Une première étude a porté sur une douzaine de populations réparties sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce au Sénégal (Diallo, 1992; Chevallier *et al.*, 1994). Les provenances montrent un taux de polymorphisme de 47 %, un nombre moyen d'allèles de 1,54 et une hétérozygotie de 0,17. La seule différenciation mise en évidence est due à la présence d'allèles rares spécifiques des populations du Sud du Sénégal oriental. En revanche, il ne semble pas possible de structurer les populations septentrionales, caractérisées par une forte

variabilité intrapopulation. Une étude récente (N'Dikibaye, 1996) a permis d'élargir cet échantillonnage à quelques populations du Mali, de Mauritanie ainsi qu'à une ou deux populations du Soudan, Kenya et Pakistan. Les populations d'Afrique de l'ouest ne montrent pas de variabilité plus importante que celle rencontrée au Sénégal. En revanche, il existe une très nette séparation des populations d'Afrique de l'ouest et d'Afrique de l'est. Mais à nouveau, la différenciation n'est le fait que d'un très petit nombre d'allèles, qui peuvent être le reflet d'évènements d'introgession interspécifique. Les régions d'Afrique australe sont, en effet, riches de nombreuses espèces sympatriques. C'est pourquoi quatre espèces supplémentaires ont été analysées : *A. dudgeoni*, *A. laeta*, *A. mellifera* et *A. gourmaensis*. Les isoenzymes ont permis de confirmer les relations taxonomiques entre espèces décrites par Ross (1979). Les résultats peuvent être résumés ainsi :

- Les différentes espèces sont identifiables sur la base des zymogrammes ;
- *A. senegal* et *A. dudgeoni* se caractérisent par des zymogrammes très proches avec de nombreux allèles en commun. Cependant, *A. dudgeoni* présente également les allèles spécifiques des provenances d'*A. senegal* du Sénégal oriental qui ne se retrouvent chez aucune autre espèce. Il semble donc que les arbres dépourvus de feuilles lors de la prospection aient été mal identifiés, les autres caractères morphologiques étant peu discriminants ;
- Les zymogrammes d'*A. laeta* sont le résultat de la juxtaposition des isoenzymes d'*A. senegal* et d'*A. mellifera*. *A. laeta* possède donc une hétérozygotie fixée. Ceci est en accord avec l'hypothèse de Ross (1979), selon laquelle *A. laeta* est issu d'un croisement interspécifique entre *A. mellifera* et *A. senegal* ;
- Il est impossible, sur la base des isoenzymes, de confondre *A. gourmaensis* et *A. mellifera*, espèces réputées très voisines d'après leurs caractéristiques botaniques.

Complexe "A. nilotica"

Sept sous-espèces du complexe "*A. nilotica*", *subalata*, *cupressiformis*, *jacquemontii*, *tomentosa*, *adstringens*, *indica* et *nilotica* ont été

analysées par électrophorèse d'isoenzymes. Certaines des espèces ayant été trouvées polyploïdes (Hamant *et al.*, 1975), une étude de la quantité d'ADN par cytométrie en flux et du niveau de ploïdie par comptage chromosomique a été effectuée (Borgel et Chevallier, 1996). Deux groupes de niveau de ploïdie ont été observés (tabl. 5). La sous-espèce *jacquemontii* présente les deux niveaux. Cette hétérogénéité peut être la manifestation d'une erreur d'identification d'un des échantillons lors de leur récolte sur le terrain. Les sous-espèces ne diffèrent en effet que par très peu de caractères morphologiques (présence-absence de poils sur les gousses) (Brenan, 1983).

Espèce	Provenance	2C (pg)
Diploïdes 2C = 0,88 à 1,02 pg		
<i>A. nilotica</i> spp <i>subalata</i>	Inde	0,96
<i>A. nilotica</i> spp <i>cupressiformis</i>	Inde	0,88
<i>A. nilotica</i> spp <i>cupressiformis</i>	Inde	0,89
<i>A. nilotica</i> spp <i>jacquemontii</i>	Inde	0,94
<i>A. nilotica</i> spp <i>tomentosa</i>	Sénégal	1,02
<i>A. nilotica</i> spp <i>tomentosa</i>	Sénégal	0,95
Tétraploïdes 2C = 1,83 à 2,11 pg		
<i>A. nilotica</i> spp <i>jacquemontii</i>	Inde	1,91
<i>A. nilotica</i> spp <i>adstringens</i>	Sénégal	1,83
<i>A. nilotica</i> spp <i>adstringens</i>	Sénégal	2,01
<i>A. nilotica</i> spp <i>adstringens</i>	Sénégal	2,11

■ Tableau 5
Quantité d'ADN et niveau de ploïdie dans le complexe "*nilotica*"

Les principaux résultats concernant les analyses isoenzymatiques sont résumés ci-après (N'Dir, 1996) :

- Il existe, chez la plupart des taxons déterminés comme diploïdes, un très grand nombre de gènes dupliqués et une hétérozygotie fixée, qui pourraient être indicateurs d'une ancienne polyploïdie ;
- Les zymogrammes d'*A. jacquemontii* ressemblent à ceux des autres sous-espèces du complexe. *A. jacquemontii* serait bien une sous-espèce du groupe *nilotica* plutôt qu'une espèce différente, comme indiqué par Brenan (1983) ;

- La variabilité intra-taxon est relativement faible, le pourcentage de locus polymorphes par taxon n'excède pas 60 % et le nombre moyen d'allèles par locus est inférieur à 2 ;
- Les distances génétiques structurent les espèces en deux groupes : *adstringens* d'une part et toutes les autres sous-espèces d'autre part. Ensuite, ce sont les populations du Sénégal d'*A. nilotica* spp *tomentosa* qui se distinguent ; puis les populations soudanaises d'*A. nilotica* spp *tomentosa* et *A. nilotica* spp *nilotica*, qui forment un groupe homogène présentant des allèles qui leur sont propres.

Acacia albida (Faidherbia albida)

L'étude d'une trentaine de populations d'Afrique de l'ouest et de vingt-trois d'Afrique de l'est montre, comme chez *A. senegal*, une nette séparation est/ouest dans l'aire de distribution de l'espèce (Joly *et al.*, 1992; Joly, 1996). Le taux de polymorphisme et la diversité génétique sont en effet considérablement plus faibles dans les populations orientales (fig. 2). Une forte structuration des populations en deux groupes principaux apparaît sur le dendrogramme (fig. 3). Les populations d'Ethiopie se distinguent très fortement de celles d'Afrique de l'est et se regroupent avec les populations de l'ouest représentées par le Ghana.

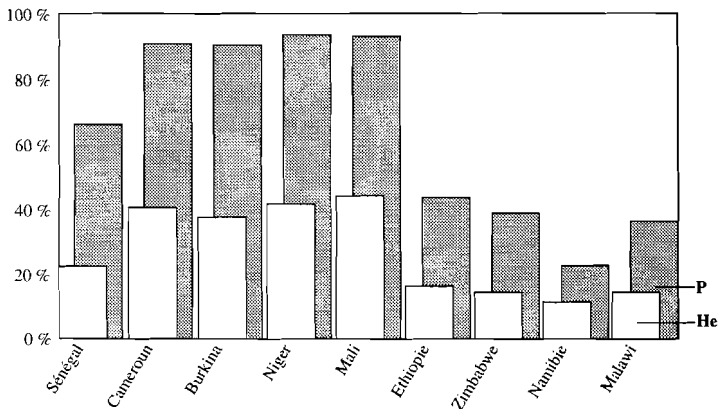


Figure 2
Taux de polymorphisme (P) et diversité génétique (He)
chez *Acacia albida*

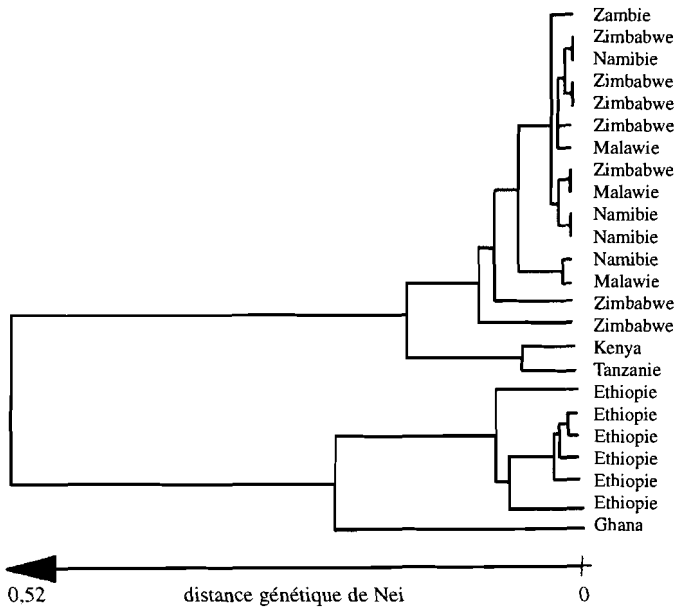


Figure 3
Dendrogramme des populations d'*Acacia albida* obtenu à partir des distances génétiques de Nei

Discussion

A l'instar des résultats obtenus sur l'ensemble des arbres forestiers, l'aire de répartition de l'espèce a une incidence prépondérante sur l'étendue de la variabilité génétique des *Acacia* et sa structuration. Ce paramètre définit trois catégories.

La première rassemble les espèces à large distribution géographique telles qu'*A. Albida* ou *A. senegal*. Elles tendent à montrer peu de variabilité entre les populations à l'intérieur des régions mais une grande différenciation entre les régions correspondant aux extrémités de l'aire de distribution des espèces.

La seconde catégorie comprend les espèces à large distribution géographique mais subdivisées en différentes sous-espèces (ou races) telles qu'*A. nilotica*. Elles révèlent une faible variabilité intra et

inter-populations à l'intérieur de chaque sous-espèce mais une grande différenciation entre les sous-espèces.

Enfin, les espèces à distribution géographique plus restreinte mais subdivisée en populations disjointes comme *A. mangium* montrent une grande différenciation interpopulations et une variation intrapopulation modérée.

Le système de reproduction, qui joue également un rôle déterminant sur la diversité génétique, est particulièrement hétérogène dans le genre *Acacia*. De nombreuses espèces d'*Acacia* diploïdes (*A. auriculiformis*, *A. melanoxylon*) sont presque exclusivement allogames, entraînant une forte variabilité intrapopulation. Au contraire, *A. tortilis*, *A. nilotica* spp *leiocarpa* et *A. nilotica* spp *kraussiana* présentent une autofécondation non négligeable (environ 60 %) contrecarrée par l'autotétraploïdie des espèces qui maintient la diversité génétique. *A. albida* a un comportement reproductif plus flexible avec une prédominance de l'allofécondation mais des variations importantes selon les années. Le système de reproduction des espèces allopolyploïdes (*A. holosericea*) ou "faux diploïdes" (*A. nilotica* spp *tomentosa*, *A. nilotica* spp *cupressiformis*) n'a pas encore été étudié de façon précise.

Le genre *Acacia* est aussi hétérogène au niveau isoenzymatique. Trois types de zymogrammes correspondant à des niveaux de ploïdie et des quantités d'ADN différents ont été obtenus. Ce sont respectivement : (1) les zymogrammes de type diploïde et des quantités d'ADN diploïdes caractéristiques des espèces diploïdes comme *A. albida* et *A. senegal*; (2) les zymogrammes avec de nombreuses bandes, des différences d'intensité de bandes typiques d'un système tétrasomique, et des quantités d'ADN tétraploïdes, caractéristiques des espèces tétraploïdes telles qu'*A. tortilis* spp *raddiana*; (3) les zymogrammes avec une hétérozygotie fixée pour de nombreuses enzymes mettant en évidence un grand nombre de gènes dupliqués et une quantité d'ADN diploïde caractéristiques d'*A. nilotica* spp *tomentosa* ou *A. cupressiformis*.

La classification déduite des résultats isoenzymatiques correspond au niveau d'évolution proposé par Guinet et Vassal (1978) sur la base de critères morphologiques et cytologiques. Le sous-genre *Aculeiferum*, groupe comprenant de nombreux caractères archaïques, contient presque exclusivement des espèces diploïdes. Le

sous-genre *Heterophyllum*, groupe intermédiaire au niveau évolutif, comprend de très nombreuses espèces diploïdes et quelques espèces allopolyploïdes. Le sous-genre *Acacia*, le plus évolué, est hétérogène avec des espèces “faux diploïdes” ou anciens allopolyploïdes et des espèces autopolyploïdes. La polyploïdie est considérée depuis longtemps dans le genre *Acacia* comme un important facteur de différenciation (Ross, 1981).

Acacia est un genre complexe et encore peu étudié. D'innombrables interrogations concernant les facteurs d'évolution et les causes bio-écologiques qui agissent sur la diversité génétique restent en suspens. Toutefois, il a été clairement montré qu'une bonne connaissance des relations taxonomiques entre les différentes espèces ou sous-espèces aide à mieux estimer et comprendre la diversité génétique. Il est donc nécessaire de considérer les espèces par groupes et non de manière isolée et de les étudier sur toute leur aire de répartition.

Bibliographie

- BARNC, 1991 -
Managing global genetic resources. Forest trees. Committee on managing global genetic resources : Agricultural imperatives. National Academy Press, 228 p.
- BARNES (R. D.),
FILER (D. L.), MILTON (S. J.), 1996 -
Acacia karroo monograph and annotated bibliography. OFI, University of Oxford, 77 p.
- BORGEL (A.),
CHEVALLIER (M. H.), 1996 -
“Genome size and ploidy level of some African *Acacia* species.”
Proceeding of Eucarpia meeting on tropical plants, Montpellier, France 11-15 mars : 260-261.
- BRAIN (P.), 1986 -
Leaf peroxidase types in *Acacia karoo*. Geographical distribution and influence of the environment. *South African J. Bot.*, 52 : 48-52.
- BRAIN (P.), MASLIN (B. R.), 1996 -
A serological investigation of the classification of *Acacia* subgenus *Phyllodineae* (Leguminosae : Mimosoideae). *Bioch. Syst. Ecol.* 24 : 379-392.
- BRENAN (J. P. M.), 1983 -
Manual on taxonomy of Acacia species. Present taxonomy of four species of Acacia (A. albida, A. senegal, A. nilotica, A. tortilis). FAO, Rome, 47 p.
- CARDOSO (C.), 1995 -
Contribution à l'étude de la diversité génétique des acacias sahéliens : l'A. tortilis ssp. raddiana au Sénégal. Thèse de doctorat, Université Paris XI, 230 p.

- CARDOSO (C.), LEBLANC (J. M.), CHEVALLIER (M. H.), 1993 - L'*Acacia raddiana* : électrophorèse d'enzymes sur gel d'amidon et conséquences de la tétraploïdie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 23.
- CARDOSO (C.), CHEVALLIER (M. H.), BORGEL (A.), BRIZARD (J. P.), LEBLANC (J. M.), 1997 - Diversité génétique de l'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana*. ce volume.
- CHANGTRAGOON (S.), WOO (K. C.), 1996 - "Application of isoenzyme markers in the breeding of *Acacia auriculiformis* hybrids. Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry." Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia. 27 October-1 November 1996 (M.J.) Dieters, (A.C.) Matheson, (D.G.) Nickles, (C.E.) Harwood, (S.M.) Walker édts. : 189-190.
- CHEVALLIER (M. H.) 1993 - Variabilité génétique des parcs à *Acacia albida* (*Faidherbia albida*) au Sénégal. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 24.
- CHEVALLIER (M. H.), BRIZARD (J. P.), DIALLO (I.), LEBLANC (J. M.), 1994 - La diversité génétique dans le complexe *Acacia senegal*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 240 (2) : 5-12.
- COATES (D. J.), 1988 - Genetic Diversity and Population Genetic Structure in the Rare Chattering Grass Wattle, *Acacia anomala* Court. *Aust. J. Bot.*, 36 : 273-286.
- DIALLO (I.), 1992 - Etude de la variabilité génétique de populations d'*Acacia senegal* (L.) Willd. var. *senegal* par électrophorèse isoenzymatique. DEA, Université C. A. Diop, Dakar, 64 p.
- FAGG (C. W.), STEWART (J. L.), 1994 - The Value of *Acacia* and *Prosopis* in Arid and Semi- Arid Environments. *J. Arid. Environ.*, 27 (1) : 3-25.
- GUINET (P.), VASSAL (J.), 1978 - Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (*Leguminosae*). *Kew Bull.* 32 : 509-527.
- HAMANT (C.), LESCANNE (N.), VASSAL (J.) 1975 - Sur quelques nombres chromosomiques dans le genre *Acacia*. *Taxon* 24 : 667-670.
- HAMRICK (J. L.), GODT (M.J.), 1989 - "Allozyme diversity in plant species." In. (A. H. D.) Brown, (M. T.) Clegg, (A. L.) Kahler, (B. S.) Weir édts. : Plant population genetics, breeding and genetic resources Sinauer Press, Sunderland, Mass : 43-63.
- HAMRICK (J. L.), GODT (M.J.), SHERMAN-BROYLES (S. L.), 1992 - Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6 : 95-124.
- IBRAHIM (A. M.), 1996 - Genetic variation in *Faidherbia albida* : Implications for conservation of genetic resources and tree improvement. *Tropical Forestry Reports*, 11, 86 p.
- JOLY (H. I.), 1991 - *Acacia albida* ou *Faidherbia albida* taxonomie : potentialités de l'électrophorèse isoenzymatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 230 : 33-38.
- JOLY (H. I.), 1996 - Evaluation des ressources génétiques et étude de la biologie de la reproduction de *Faidherbia albida* (*Acacia albida*) en vue d'une meilleure efficacité dans les systèmes agroforestiers. Contrat de recherche STD2 N°TS2* 0272 - F (EDB). Rapport final d'activités, 21 p.

- JOLY (H. I.), ZEH-NLO (M.), DANTHU (P.), AYGALENT (C.), 1992 - Population genetics of an African acacia, *Acacia albida*. I. Genetic diversity of populations from West Africa. *Aust. J. Bot.*, 40 : 59-73.
- KENRICK (J.), KNOX (R. B.), 1989 - Quantitative analysis of self-incompatibility in trees of seven species of *Acacia*. *J. Heredity*, 80 : 240-245.
- KHASA (P. D.), CHELIAK (W. M.), BOUSQUET (J.), 1993 - Mating system of *Racosperma auriculiforme* in a seed production area in Zaire. *Can. J. Bot.*, 71 : 779-785.
- KHASA (P. D.), CHELIAK (W. M.), BOUSQUET (J.), 1994 - Genetic variation in 26 populations of *Racosperma auriculiforme* and *Racosperma mangium* using allozymes. *Can. J. For. Res.*, 24 : 1123-1132.
- LEBLANC (J. M.), 1992 - *Application des symbioses plantes fixateurs d'azote mycorhizes et étude de la diversité génétique des acacias sahéliens*. Contrat de recherche STD2 N°TS2* 0269 - F (EDB). Rapport d'activités.
- LEBLANC (J. M.), BRIZARD (J. P.), 1993 - Variabilité génétique de l'*Acacia senegal*. Etude de deux phénotypes "gris clair et gris foncé". *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 23.
- LOVELESS (M. D.), 1992 - Isozyme variation in tropical trees : patterns of genetic organization. *New Forests*, 6 : 67-94.
- MANDAL (A. K.), ENNOS (R. A.), 1995 - Mating system analysis in a natural population of *Acacia nilotica* subspecies *kraussiana*. *For. Ecol. Manage.*, 79 : 235-240.
- MANDAL (A. K.), ENNOS (R. A.), FAGG (C. W.), 1994 - Mating system analysis in a natural population of *Acacia nilotica* subspecies *leiocarpa*. *Theor. Appl. Genet.*, 89 : 931-935.
- MASLIN (B. R.), THOMSON (L. A. J.), 1992 - Re-appraisal of the taxonomy of *Acacia holosericea*, including the description of a new species, *A. coleii*, and the reinstatement of *A. neurocarpa*. *Aust. Syst. Bot.*, 5 : 729-743.
- MORAN (G. F.), 1992 - Patterns of Genetic Diversity in Australian Tree Species. *New Forests*, 6: 49-66.
- MORAN (G. F.), BELL (J. C.), PROBER (S.), 1990 - The utility of isozymes in the systematics of some Australian tree groups. *Aust. Syst. Bot.*, 3: 47-57.
- MORAN (G. F.), MUONA (O.), BELL (J. C.), 1989A - *Acacia mangium* : a tropical forest tree of the coastal lowlands with low genetic diversity. *Evolution*, 43 : 231-235.
- MORAN (G. F.), MUONA (O.), BELL (J. C.), 1989B - Breeding systems and genetic diversity in *Acacia auriculiformis* and *A. crassicarpa*. *Biotropica*, 21 : 250-256.
- MORAN (G.), THOMSON (L.), GRANT (J.), BELL (C.), 1992 - "Distribution of genetic variation within two dry-zone *Acacia* species and implications for their genetic improvement." In (A.P.N.) House, (C.E.) Hardwood édcs. : Australian dry-zone acacias for human food. Proceedings of a workshop held at Glen Helen, Northern Territory, August 1991 CSIRO Australian Tree Centre, Canberra : 74-81.
- MUONA (O.), MORAN (G. F.), BELL (J. C.), 1991 - Hierarchical patterns of

- correlated mating in *Acacia melanoxylo*. *Genetics*, 127 : 619-626.
- N'DIKIBAYE (D.), 1996 - *Contribution à l'étude de la diversité génétique de l'Acacia senegal (L.) Willd.* DEA, Université de Montpellier II, 21 p.
- N'DIR (K.), 1996 - *Etude de la diversité génétique de populations d'Acacia nilotica (L.) Willd. au Sénégal par électrophorèse isoenzymatique.* DEA, Université C. A. Diop, Dakar, 87 p.
- NEI (M.), 1973 - Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 70 : 3321-3323.
- NEI (M.), 1978 - Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89 : 583-590.
- OBALLA (P. O.), 1993 - *Genetic variation within Acacia karoo.* Thèse de Doctorat, University of Oxford, 224 p.
- OBALLA (P. O.), 1996 - *Polyembryony in Acacia karoo Hayne : insights from isozyme analysis.* *Afr. J. Ecol.*, 34 : 94-97.
- OLNG'OTIE (P. A. S.), 1991 - *Acacia tortilis (Forsk.) Hayne : A study of genetic diversity and breeding systems.* Thèse de Doctorat, University of Oxford, 117 p.
- PLAYFORD (J.), BELL (J. C.), MORAN (G. F.), 1993 - A major disjunction in genetic diversity over the geographic range of *Acacia melanoxylo* r. br. *Aust. J. Bot.*, 41 (3) : 355-368.
- Ross (J. H.), 1979 - A conspectus of the African *Acacia* species. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.*, 44 : 1-155.
- Ross (J. H.), 1981 - Analysis of the African *Acacia* species : their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia*, 13 : 389-413.
- WICKENS (G. E.), 1996 - *Rôle des acacias dans l'économie rurale des régions sèches d'Afrique et du Proche-Orient.* *Cahier FAO Conservation* : 27, Rome, 152 p.
- WICKNESWARI (R.), NORWATI (M.), 1993 - Genetic Diversity of Natural Populations of *Acacia auriculiformis*. *Aust. J. Bot.*, 41 : 65-77.
- WICKNESWARI (R.), NORWATI (M.), 1995 - « Spatial heterogeneity of outcrossing rates in *Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. in Australia and Papua New Guinea. » In (P.) Baradat, (W. T.) Adams, (G.) Muller-Starck éd. : *Population genetics and genetic conservation of forest trees.* SPB Academic Publishing. Amsterdam. The Netherlands : 329-337.
- WICKNESWARI (R.), NORWATI (M.), LEE (C. T.), YEANG (H. Y.), LOKMAL (N.), RASIP (A. G. A.), 1996 - "Practical uses of molecular markers in tropical tree improvement." In (M.J.) Dieters, (A.C.) Matheson, (D.G.) Nickles, (C.E.) Harwood, (S.M.) Walker éd. : *Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry.* Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia. 27 October-1 November 1996 : 506-511.
- ZEH-NLO (M.), 1994 - *Gestion des ressources génétiques de Faidherbia albida : Etude de paramètres de contrôle des flux de gènes intra-population.* Thèse de doctorat, ENGREF de Nancy, 167 p.

ZEH-NLO (M.), JOLY (H. I.), 1996 -
"Gestion des ressources
génétiques de *Faidherbia albida* :
Evaluation des flux de gènes

intrapopulation." In (R.) Peltier éd. :
Les cahiers scientifiques
"Les parcs à *Faidherbia*", Cirad,
12 : 297-308.

Diversité génétique de l'*Acacia tortilis* au Sénégal

Catherine CARDOSO,
Généticienne

Marie-Hélène CHEVALLIER,
Généticienne

Alain BORGEL,
Généticien

Jean Paul BRIZARD,
Généticien

Jean Marc LEBLANC,
Généticien

Introduction

Dans le Sahel, le genre *Acacia* est représenté par une vingtaine d'espèces, dont les aires de répartition se recoupent, recouvrant toute la diversité écologique de cette région. Dans le sous-genre *Acacia*, l'espèce *A. tortilis* regroupe quatre sous-espèces dont seule *A. tortilis* ssp *raddiana* est représentée au Sénégal. C'est aussi la seule à couvrir les régions sahéliennes et sahariennes d'est en ouest du continent. Cet arbre, d'une dizaine de mètres de haut, présente une couronne en parasol très appréciée dans les régions désertiques. Son utilisation est essentiellement fourragère et domestique (charbon et bois de construction), mais il est également à la base de plusieurs produits de la pharmacopée traditionnelle (Von Maydell, 1990). Cet arbre à usage multiple est indispensable au maintien du pastoralisme dans le Sahel. Relativement résistant à la désertification de cette région, il est l'un des rares fourrages sur lesquels les populations de nomades Peuls peuvent compter.

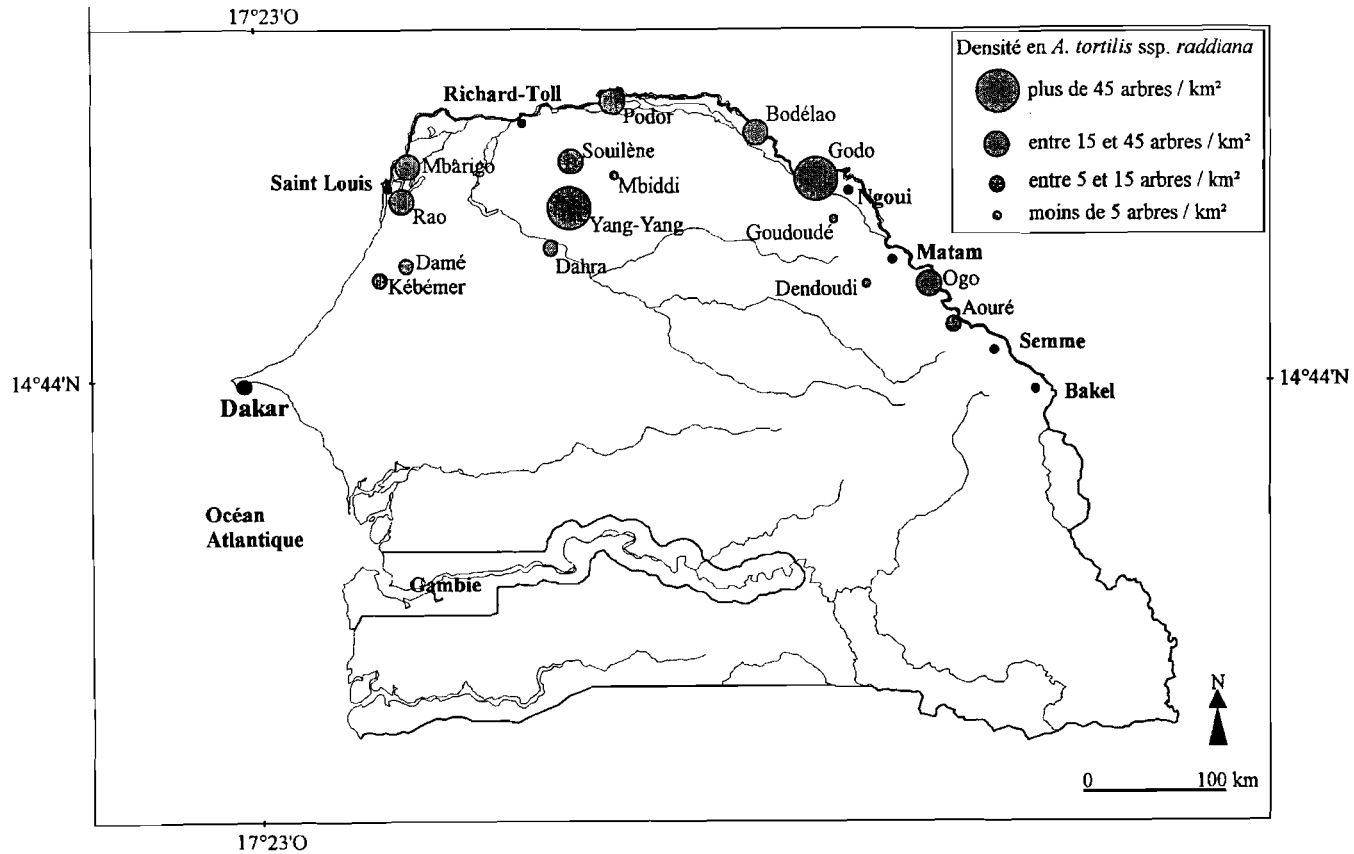


Figure 1
Les populations étudiées d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* au Sénégal.

Quelques organismes se sont employés à conserver les ressources génétiques de cette espèce sous forme de graines (ILCA (Ethiopie), Cirad-forêt (France), ISRA-DRPF (Sénégal), CNSF (Burkina Faso). Nous présentons ici une étude de la diversité génétique d'*A. tortilis* spp. *raddiana* au Sénégal basée sur l'analyse du polymorphisme enzymatique. L'intérêt est une meilleure connaissance de l'étendue et de l'organisation de sa diversité nécessaires à une gestion adaptée des ressources génétiques et une utilisation raisonnée dans des stratégies de reboisement (BARNC, 1991).

Matériel et méthodes

L'étude a porté sur 107 arbres (arbres-mères) répartis sur 15 sites dans la région du Ferlo (fig. 1). Excepté pour le site de Dahra dont les descendances (individus demi-frères) ont été fournies par l'ISRA-DRPF, les échantillons de graines ont été récoltés en 1991 et/ou en 1992. Vingt graines demi-frères ont été utilisées pour chaque arbre-mère. Les stocks de graines par arbre-mère étant de 1500 à 10000 et le nombre moyen de graines par gousse de 5 à 12, le risque de choisir deux graines issues de la même gousse est considéré comme nul.

Les deux cotylédons (90 à 120 mg) de graines germées de 4 jours (25 °C, humidité relative 100 %, 16 h de jour) sont broyés dans 400 µl de tampon Tris (70 mM) à pH 7,4, contenant de la L-cystéine (40 mM), du Dithiothréitol (4 mM), du Polyvinyl-polypyrrolidone (20 mg) et du Triton (0,8 %). Après centrifugation à 45000 x g pendant 20 min, le surnageant est lyophilisé et conservé à -80 °C.

La migration est effectuée dans un gel d'amidon selon le protocole de Lebrun et Chevallier (1990). Sept enzymes sont révélées (endo-peptidase (End), glutamate-oxaloacétate transaminase (Got), isocitrate déshydrogénase (Icd), leucine-aminopeptidase (Lap), phosphoglucose déshydrogénase (Pgd), phosphoglucomutase (Pgm), phosphoglucose isomérase (Pgi). Deux systèmes n'ont pu

être interprétés du fait de leur complexité : Got et Pgi. Ils comporteraient plusieurs locus dimériques avec des niveaux de migration communs.

Le logiciel MLTEL (Ritland, 1990) s'est révélé inefficace pour analyser les résultats car de nombreuses contraintes n'étaient pas respectées (échantillonnage, homogénéité du nuage pollinique). Un programme (Cardoso, 1995) a donc été utilisé et a permis le calcul des différents paramètres, le nombre moyen d'allèles (A), les fréquences alléliques $F(i)$, l'hétérozygotie observée H_T et l'hétérozygotie théorique H_T .

Le nombre moyen d'allèles (A) par locus pour un site a été calculé comme la moyenne du nombre d'allèles observés dans les descendance. Les écarts-type (σ) donnent l'étendue de la variabilité de ce paramètre dans le site.

La fréquence allélique $F(i)$ dans la population correspond à la moyenne des fréquences alléliques au niveau individuel.

$F(i) = \sum_i f(i)$ où $f(i)$ est la fréquence de l'allèle i dans la descendance.

$f(i) = \frac{\sum_i A_i}{n}$ avec A_i l'allèle i au locus A et n le nombre de descendants étudiés.

L'hétérozygotie observée, chez les tétraploïdes, ne peut pas être assimilée à la fréquence des hétérozygotes comme chez les diploïdes. Elle est appelée hétérozygotie gamétique et son calcul dérive de la formule de Malecôt. Cette dernière donne la probabilité d'identité gamétique chez un tétraploïde en fonction des fréquences génotypiques,

$$H_T = f(A_i A_j A_k A_l) + 5/6 f(A_i A_i A_j A_k) + 2/3 f(A_i A_i A_j A_j) + 1/2 f(A_i A_i A_i A_j)$$

où $f(A_i A_j A_k A_l)$, $f(A_i A_i A_j A_k)$, $f(A_i A_i A_j A_j)$, $f(A_i A_i A_i A_j)$, sont respectivement les fréquences obtenues pour les génotypes $ijkl$ (hétérozygote tétragénique), $iijk$ (hétérozygote trigénique), $iiij$ (hétérozygote digénique duplex), $iiii$ (hétérozygote digénique simplex) au locus A . L'hétérozygotie pour un site est la moyenne des H_T pour les différents locus étudiés et l'hétérozygotie au Sénégal est la moyenne des H_T pour les différents sites.

La diversité génétique de Nei (1978) H_T , calculée à partir des fréquences alléliques et non plus des fréquences génotypiques, correspond à la diversité gamétique théorique.

Résultats

Interprétation des zymogrammes

L'obtention de zymogrammes lisibles et interprétables s'est avérée ardue. Deux caractéristiques liées à l'espèce ont introduit des difficultés d'ordre technique et analytique. D'une part, le génotype maternel ne peut être déterminé, les échantillons de feuilles n'ayant pas donné de résultats fiables. Ainsi pour chaque arbre étudié, seuls sont disponibles les génotypes de ses descendants, individus demi-frères. D'autre part, *A. tortilis* est polyploïde (Oballa et Oling'otie, 1993; Ross, 1979). Le nombre très élevé de bandes observées sur les zymogrammes et une étude cytofluorimétrique confirment ces résultats (Cardoso, 1995). Par conséquent, l'interprétation des systèmes enzymatiques repose sur les hypothèses suivantes : l'espèce est autotétraploïde pour les échantillons considérés ; pour chaque système, l'interprétation retenue sera celle qui apparaît la plus simple possible dans la mesure où elle vérifie l'ensemble des profils obtenus. La structure (nombre de locus et d'allèles) des zymogrammes obtenus est schématisé sur la figure 2 pour tous les systèmes enzymatiques.

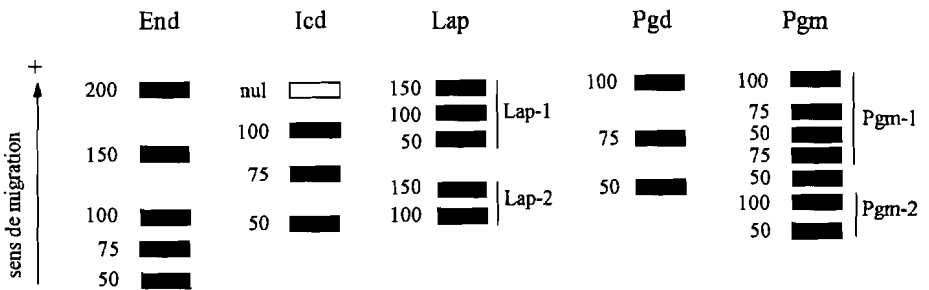


Figure 2
 Nombre d'allèles et de locus pris en compte pour cinq systèmes enzymatiques.

Endopeptidase (End)

Cinq niveaux de migration ont été observés. Les profils se caractérisent généralement par une seule bande, parfois deux et exceptionnellement trois. L'interprétation la plus simple conduit à un monomère, présentant 1 locus et 5 allèles. L'allèle 100 est présent chez tous les individus à de très rares exceptions près. Chez les tétraploïdes on admet fréquemment une relation directe entre le nombre d'exemplaires d'un allèle donné et l'intensité de la bande correspondante (Weeden et Wendel, 1989). Les différences d'intensité de bandes étant trop faibles pour les End, la détermination du génotype est incertaine dans les cas d'hétérozygotie. Aussi la détermination des hétérozygotes digéniques simplex et digéniques duplex présente parfois des ambiguïtés.

Isocitrate déshydrogénase (Icd)

Les zymogrammes font apparaître sept niveaux de migration qui semblent sous le contrôle d'un seul locus. Plus d'une vingtaine de profils différents ont pu être définis en tenant compte de la position et de l'intensité relative des bandes. Les différents profils correspondent à une enzyme dimérique ayant 4 allèles, dont un nul. Notons que l'allèle 100 présente une activité enzymatique légèrement supérieure à celle des autres allèles. Cette particularité est contraire à l'hypothèse de linéarité entre nombre d'allèles dans le génotype et l'intensité des bandes, et constitue une des limites de notre détermination de ce système.

Leucine amino peptidase (Lap)

Les profils présentent de nombreux niveaux de migration. Seuls les cinq niveaux de migration les plus lents sont nets. Ces niveaux peuvent être interprétés comme deux locus pour une enzyme monomérique : un locus lent (Lap-2) et un locus rapide (Lap-1). Les deux locus comportent 3 allèles chacun. L'un des allèles est nul pour le locus lent. En effet, on observe fréquemment une absence totale de bande à ce locus qui correspond à un génotype homozygote pour l'allèle nul. Ce dernier est considéré récessif comme dans les publications

où des allèles nuls ont été rapportés (Wilson, 1981). Lap-2 ne sera pas utilisé pour le calcul des paramètres de génétique des populations. Dans le cas d'un monomère l'allèle nul rend impossible la détermination du génotype à la simple lecture des zymogrammes.

Phosphoglucose déshydrogénase (Pgd)

Le nombre de bandes pour cette enzyme est élevé. Mais seuls les quatre niveaux de migration les plus lents sont nettement séparés. Ils semblent indépendants des niveaux de migration supérieurs. Les intensités relatives de bandes indiquent qu'il s'agirait d'une enzyme dimérique avec un locus et 3 allèles. Peu de profils ont été obtenus. Le génotype le plus fréquent est digénique (allèles 100 et 75) simple pour l'allèle 75, avec un profil de trois bandes dont l'intensité décroît de la bande rapide à la bande lente. L'allèle 50 est très rare et n'apparaît qu'à l'état hétérozygote digénique (allèles 100 et 50) simple pour l'allèle 50. Dans ce cas l'hétérodimère entre les deux allèles migre au même niveau que l'allèle 75. Le génotype homozygote pour l'allèle 50 et une combinaison avec l'allèle 75, sans l'allèle 100, n'ont jamais été observés.

Phosphoglucomutase (Pgm)

Deux groupes de bandes séparés sont visibles. Les bandes les plus lentes ne sont pas toujours distinctes. Le groupe de bandes plus rapides est contrôlé par deux locus Pgm-1 et Pgm-2. Pgm-2 se comporte comme un monomère à deux allèles dont les niveaux de migration sont difficiles à séparer. Ce locus n'a pas été pris en compte pour l'étude de la diversité. Pgm-1, toujours lisible, correspond à une enzyme monomérique à 3 allèles. L'allèle 100 est représenté par 2 bandes dont la plus lente est de très faible intensité et quelquefois absente. Les allèles 75 et 50 présentent deux bandes d'égale intensité. Les génotypes hétérozygotes comportent 3 bandes avec la bande rapide de l'homozygote pour l'allèle 100 toujours plus faible que les deux autres bandes. L'existence de bandes doubles pour un allèle a déjà été noté par Ouazzani *et al.* (1993). Il est apparu impossible de distinguer les génotypes digéniques simple pour l'un ou l'autre allèle et digéniques duplex. Les génotypes hétérozygotes ont systématiquement été notés comme digéniques duplex.

Analyse de la diversité génétique

Au total, 6 locus et 20 allèles ont été observés dont un allèle nul pour Icd. Les paramètres de diversité génétique (A , σ et H_T) sont indiqués dans le tableau 1.

Le nombre moyen d'allèles par locus révélés dans une population dépend du nombre d'individus étudiés. Cependant, l'utilisation de descendances fournit des renseignements sur les allèles présents dans les génotypes des arbres voisins. Le biais lié au faible nombre d'individus dans certains sites est ainsi atténué. End présente jusqu'à 5 allèles dans la population de Podor et Icd 4 allèles dans toutes les populations à l'exception de Godo. Les autres locus (Pgm-1, Pgd, Lap-1) n'ont que 3 allèles. Aucun peuplement n'est homozygote à un locus (pas d'allèles fixés), mais certaines descendances sont apparues homozygotes à certains locus (End en particulier). Le nombre moyen d'allèles par locus varie de 1,20 pour End sur le site de Dendoudi à 3,75 pour Icd sur le site de Podor. Ce dernier site possède le plus grand nombre d'allèles avec une moyenne sur l'ensemble des locus de 2,70 pour la récolte 1991. Ces fortes valeurs sont dues au grand nombre d'allèles révélés aux locus Icd et End. Ne disposant pas du génotype des arbres-mères, nous avons estimé la fréquence allélique $F(X)$ de l'allèle i au locus X à partir de la moyenne des fréquences alléliques dans les descendances. Par conséquent, cette estimation est entachée d'une erreur liée à la contribution inégale de la mère et des différents pères (50 % de contribution maternelle aux génotypes de la descendance). Compte tenu du petit nombre d'arbres étudiés par site (1 à 15, selon les sites), $F(X)$ ne peut être considéré comme la fréquence allélique dans la population et ne sera utilisée que pour des comparaisons entre les peuplements dans les analyses multivariées.

Au niveau des peuplements, Podor est le plus fortement hétérozygote avec des valeurs élevées (0,44) pour la première récolte de 1992. Les peuplements de Ogo et Mbarigo lors de la première récolte présentent également des valeurs supérieures à 0,40 (respectivement 0,41, et 0,43). C'est le peuplement de Dendoudi qui apparaît le moins hétérozygote avec un H_T de 0,30 (faibles valeurs du taux d'hétérozygotie pour les Pgd et les End). L'hétérozygotie élevée du

Populations	Année de récolte	Nombre d'arbres étudiés	A		H _T
			μ	σ	
Aouré	1992	5	2,36	0,82	0,37
Bodélao	1992	8	2,44	0,71	0,39
Dame	1992	1	2,20	0,41	0,32
Dahra	1989	3	2,40	0,55	0,33
Dendoudi	1992	5	2,18	0,66	0,30
Godo	1992	12	2,40	0,66	0,38
Goudoude	1992	1	2,25	0,5	0,37
Kébémer	1991	5	2,20	0,62	0,40
Kébémer	1992	5	2,20	0,53	0,38
Mbarigo	1991	5	2,28	0,59	0,44
Mbarigo	1992	10	2,41	0,64	0,37
Mbiddi	1992	5	2,42	0,72	0,36
Ogo	1992	10	2,43	0,82	0,41
Podor	1991	5	2,70	0,74	0,43
Podor	1992-1	13	2,61	0,58	0,44
Podor	1992-2	12	2,63	0,49	0,41
Rao	1991	3	2,11	0,51	0,33
Rao	1992	10	2,56	0,65	0,38
Souilène	1991	12	2,50	0,73	0,37
Souilène	1992	14	2,29	0,51	0,36
Yang Yang	1992	5	2,52	0,64	0,34
Moyenne générale			2,39		0,38

1992-1 et 1992-2 signifient que deux récoltes ont eu lieu la même année.

μ et σ indiquent respectivement la moyenne et l'écart type.

Pour chaque arbre 20 descendants ont été analysés.

Tableau 1
 Paramètres de diversité génétique : A (nombre moyen d'allèles)
 et H_T (hétérozygotie observée totale).

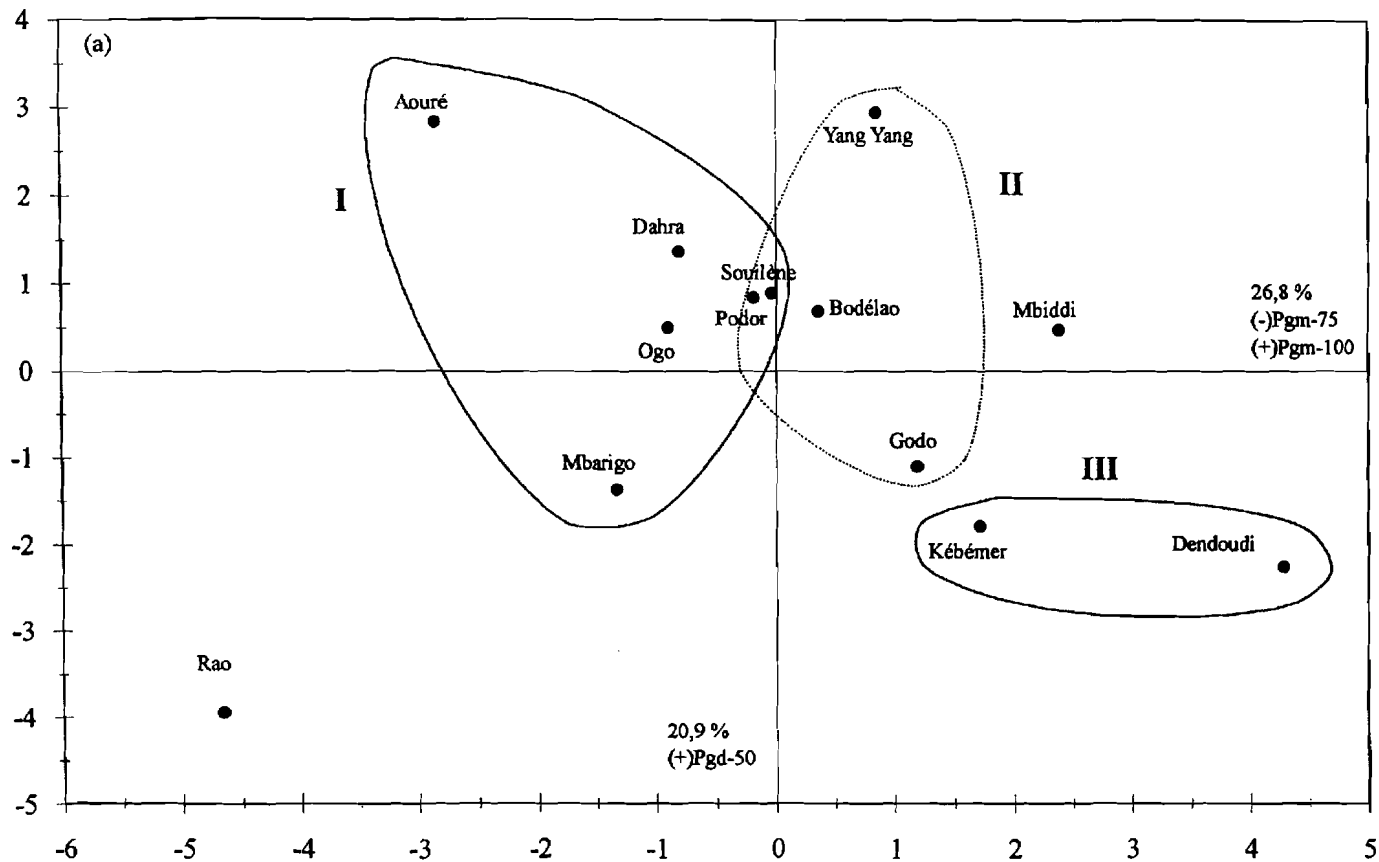


Figure 3
Plan 1-2 des Analyses en composantes principales pour les fréquences alléliques moyennes.

site de Podor est principalement liée au locus End. Malgré quelques écarts, les niveaux d'hétérozygotie des peuplements sont peu différents.

Structuration de la diversité des sites à partir de la composition allélique

La recherche de structuration de la diversité est basée sur trois variables : les fréquences alléliques, les nombres d'allèles par locus et les taux d'hétérozygotie des peuplements pour les différents locus. Les figures 3, 4, 5 représentent les Analyses en Composantes Principales (ACP) dans les plans 1-2 pour ces trois variables. Pour ces analyses, les peuplements n'ayant qu'un seul représentant (Dame et Goudoude) ont été éliminés. Seule la récolte comptabilisant le plus grand nombre d'individus analysés a été conservée pour les sites où plusieurs récoltes ont été effectuées. Les groupements de peuplements qui y figurent tiennent compte des résultats obtenus avec les plans définis par les trois premiers axes.

Les ACP font apparaître un groupe relativement stable (I), constitué à la base par les sites de Aouré, Ogo, Mbarigo et Souilène, auxquels se rajoutent, selon les analyses, les sites de Dahra et Mbiddi. Les peuplements de Dendoudi et Kébémér forment soit un groupe III (pour les fréquences alléliques), soit deux peuplements isolés ayant néanmoins des caractéristiques proches. Le site de Rao reste isolé ou intégré au groupe I pour le nombre d'allèles. Les peuplements les plus surprenants sont ceux de Podor, Bodélao, Yang-yang (groupe II) d'une part et ceux de Ogo et Mbiddi d'autre part. Les trois premiers, bien qu'ils soient souvent associés, se différencient par le nombre d'allèles pour les locus End et Lap-1 et par le taux d'hétérozygotie pour le locus Icd. Ce sont les fréquences alléliques qui les rapprochent le plus. Le peuplement de Godo diffère des peuplements des groupes I et III et se joint plutôt au groupe II. Le site de Mbiddi présente des ressemblances avec les sites du groupe I. Cependant, en ce qui concerne le nombre d'allèles, Mbiddi est proche de Bodélao.

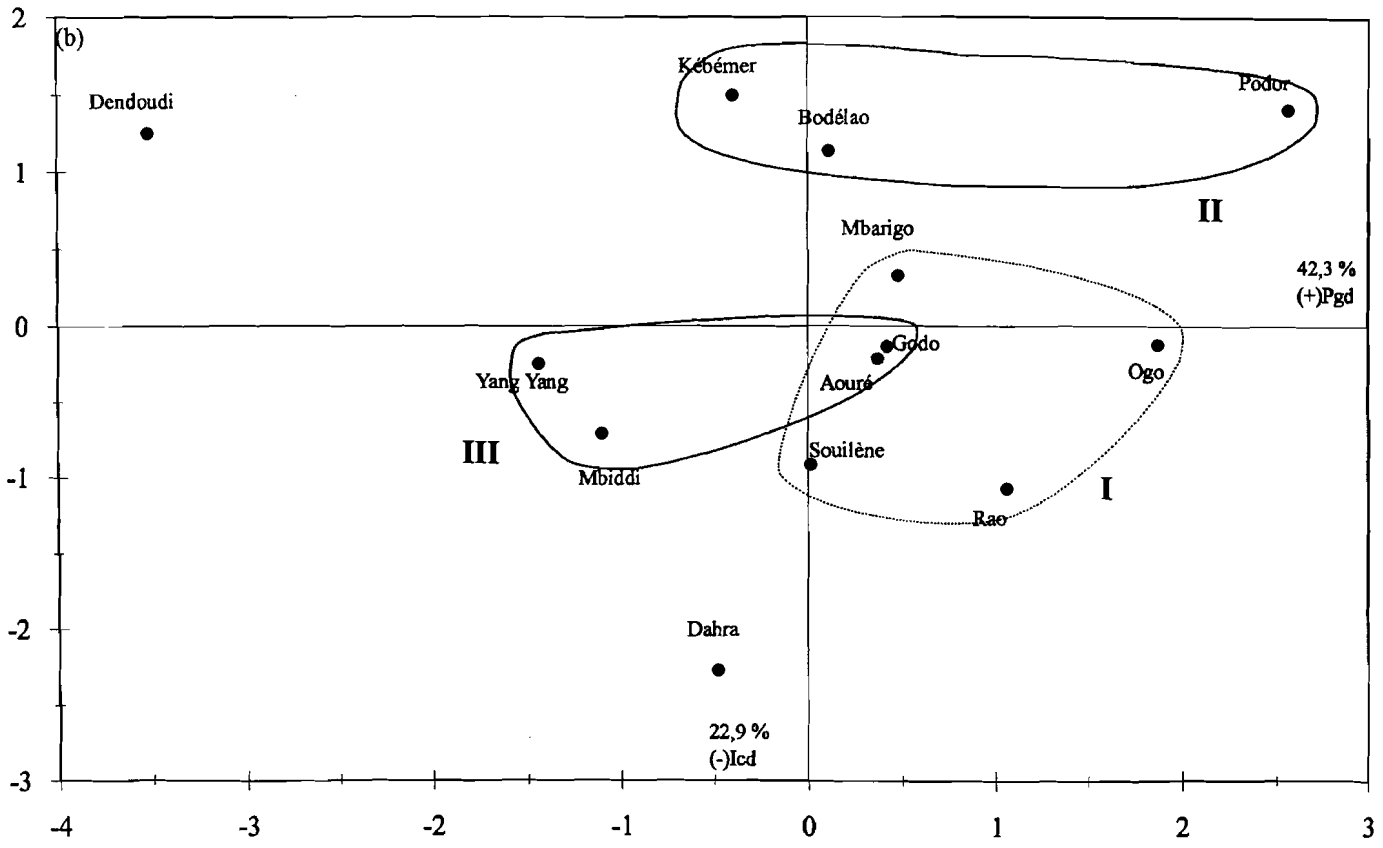


Figure 4
Plan 1-2 des Analyses en composantes principales pour l'hétérozygotie observée.

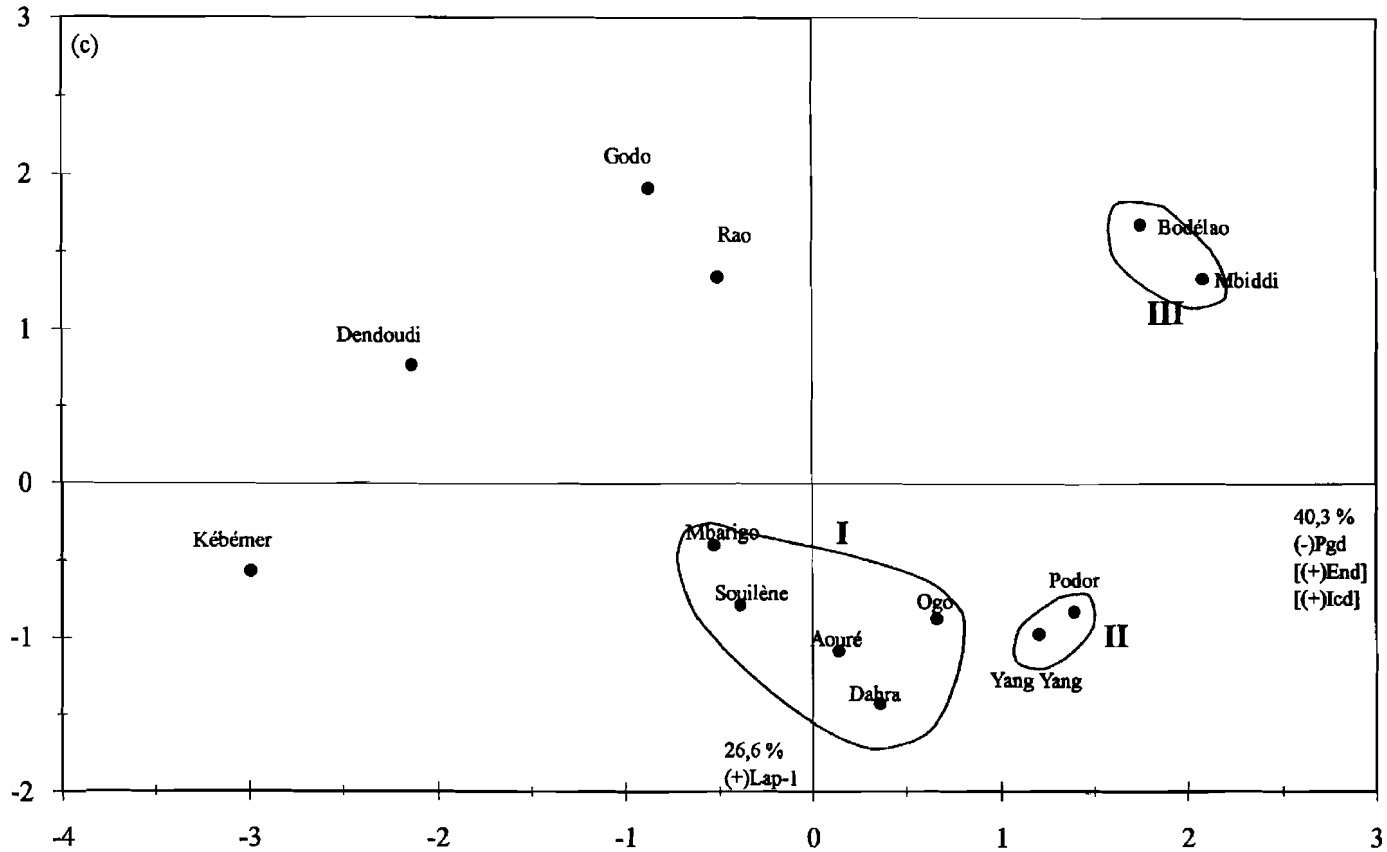


Figure 5
Plan 1-2 des Analyses en composantes principales pour le nombre moyen d'allèles.

Discussion

Niveau élevé de la diversité enzymatique

L'hétérozygotie moyenne observée des peuplements du Sénégal atteint 0,38. Peu de travaux font état de ce paramètre, bien qu'il reflète assez bien l'hétérozygotie réelle d'un peuplement d'individus tétraploïdes. Pour comparer nos résultats à ceux obtenus pour d'autres espèces, nous avons calculé l'indice de diversité de Nei (1978), qui s'élève à 0,42 (Cardoso, 1995). La diversité apparaît donc supérieure à la moyenne pour les arbres tropicaux (0,21) et à la moyenne pour les conifères (0,20) (Bever et Felber, 1992). Ces études regroupent essentiellement des espèces diploïdes. Or, plusieurs travaux sur des espèces présentant plusieurs niveaux de ploïdie indiquent clairement que les populations diploïdes ont une diversité significativement inférieure à celle des populations tétraploïdes (Soltis et Soltis, 1993). Cette diversité élevée est attribuée à l'hérédité tétrasomique. Il faut noter pourtant que *Picea abies*, espèce diploïde, présente une diversité de 0,37 selon Gottlieb (1981), valeur proche de celle observée pour *A. tortilis* ssp. *raddiana*.

Si l'on compare la diversité de trois espèces sahéliennes de la tribu des *Acacieae* ayant des aires de répartition similaires au Sénégal, *A. senegal*, *A. albida* (syn. : *Faidherbia albida*), *A. tortilis*, il apparaît que l'*A. tortilis* présente la plus forte diversité (Olng'otie, 1991). Cependant, Joly *et al.* (1992) ont obtenu une valeur, pour *F. Albida*, de 0,45 supérieure à celle de Olng'otie. En fait, la technique d'électrophorèse sur gel de polyacrylamide utilisée par Joly *et al.* fait souvent apparaître une diversité génétique supérieure à celle observée avec l'électrophorèse sur gel d'amidon (Chevallier *et al.*, 1994). La diversité obtenue ici est légèrement inférieure à celle de Olng'otie (1991), mais ce dernier travaillait sur l'ensemble des sous-espèces et sur un espace géographique bien plus étendu.

La polyploïdie semble apporter une diversité génétique observée significativement supérieure à celle du niveau diploïde. Plusieurs travaux dans ce sens ont été répertoriés par Soltis et Soltis (1993). L'acquisition d'un niveau de diversité plus élevé par la polyploïdi-

sation pourrait être un des moyens utilisés par les espèces pour se maintenir dans des conditions climatiques qui évoluent. L'auto-polyploïdie, qui a longtemps été considérée comme un événement défavorable pour l'évolution des espèces (Levin, 1983), apparaît de nos jours comme un élément positif majeur, comme en témoigne la découverte en nombre croissant d'espèces autopolyploïdes (Goldblatt, 1980; Lewis, 1980). Le doublement chromosomique entraîne, en plus d'une hétérozygotie plus élevée par rapport aux formes diploïdes, un plus grand nombre d'allèles pour une protéine donnée (Tal, 1980) et, par voie de conséquence, un plus grand nombre de formes protéiques lorsque la protéine est polymérique (Soltis et Soltis, 1993). Traduites en termes de potentiel d'adaptation, ces particularités des polyploïdes pourraient leur apporter des capacités à s'adapter bien supérieures à celles des diploïdes (Ehrendorfer, 1980; Soltis et Rieseberg, 1986), qui se manifestent par une distribution géographique plus étendue chez les polyploïdes (Reese, 1958). Ce cas est bien illustré dans le genre *Acacia* où l'aire de répartition du sous-genre *Acacia*, qui contient principalement des espèces polyploïdes, est nettement plus large que celle du sous-genre *Aculeiferum*, caractérisé par une majorité d'espèces diploïdes (Ross, 1981). Toutefois, une meilleure tolérance des polyploïdes à des conditions écologiques et climatiques difficiles est contredite par Stebbins (1985). Cet auteur attribue la forte proportion de polyploïdes dans un groupe de plantes à la fréquence de contacts secondaires entre populations diploïdes isolées. De ces contacts ont été créées des combinaisons géniques bien adaptées maintenues par polyploïdie en favorisant l'hérédité tétrasomique et les appariements entre chromosomes homologues. Selon Bradshaw et McNeilly (1991), la distribution d'une espèce dans des conditions climatiques variées traduit une différenciation intra-espèce liée à une évolution à moyen terme du climat (moins de 10000 ans) et non à une adaptation physiologique de l'espèce.

Au cours de cette étude, plusieurs locus présentant des allèles nuls ayant des fréquences parfois non négligeables (Lap-2) sont apparus. Les tétraploïdes sont connus pour leur forte proportion d'allèles nuls et de locus totalement homozygotes pour ces allèles. Bien que le fardeau génétique reste le même pour les tétraploïdes par rapport aux diploïdes, les premiers peuvent conserver des allèles à des fréquences deux fois plus faibles pour des populations

de taille efficace identique. L'accumulation d'allèles nuls chez les espèces tétraploïdes est décrite comme un processus d'évolution qui tend à réduire le nombre d'allèles à un locus jusqu'à élimination du locus en terme d'activité lorsque la protéine considérée présente plusieurs locus (Wilson, 1981; Weeden et Wendel, 1989; Soltis et Soltis, 1993). Ce processus appelé « diploïdisation » est mis rapidement en œuvre par l'intermédiaire des allèles nuls, après la polyploïdisation. Les mutations affectant l'activité enzymatique, à savoir les allèles nuls, pourraient être plus fréquentes que les mutations entraînant un niveau de migration différent.

Bradshaw et McNeilly (1991) indiquent que la réponse des espèces à des modifications climatiques ou de sol correspond bien souvent à des migrations vers des conditions de développement plus propices plutôt qu'à une évolution de l'espèce pour son maintien malgré les modifications du milieu. Dans le cas d'*A. tortilis*, son absence actuelle dans de nombreuses régions de Sahara pourrait être liée à une réaction de ce type, le changement des conditions climatiques ayant probablement dépassé ses capacités d'adaptation. Son absence dans certaines régions du Sahel serait plutôt attribuée à un facteur humain. En effet, les conditions climatiques n'y sont pas extrêmes et l'espèce est présente dans d'autres régions aux conditions écologiques similaires, où les pressions humaines et animales sont moins importantes.

Ainsi, dans des conditions climatiques données où les pressions sélectives deviennent nulles, l'espèce se trouve en équilibre. Un changement climatique brutal peut conduire à l'extinction d'une espèce localement ou à l'apparition de nouvelles espèces. Quelques-unes des nouvelles espèces peuvent provenir de migration d'habitats comparables (Eldredge, 1997).

Structuration de la diversité

Plusieurs paramètres sont à envisager pour expliquer la différenciation mise en évidence entre les groupes, bien qu'elle soit relativement faible : (1) la dérive, qui tend à différencier les populations et qui joue de façon plus ou moins importante selon la taille efficace du peuplement, (2) l'intensité des flux migratoires entre les

populations, qui sont fonction de leur plus ou moins grand isolement et de la proximité des points d'eau.

La taille efficace et la diversité semblent plus importantes en allant vers l'ouest suivant la bordure du fleuve Sénégal ou de l'ancien fleuve Ferlo (Yang-yang). Une diversité élevée est observée sur les sites proches des points d'eau. Ces sites ont un apport fourrager herbacé supérieur à celui des zones plus éloignées. De ce fait, les pressions animalières et humaines y sont moins élevées (moins de demande en fourrages arborés). Ainsi, la mortalité liée à l'épuisement de la capacité de reprise après élagage est moins importante. Il reste néanmoins la mortalité liée à la coupe des individus (fabrication du charbon de bois). D'autre part, la pollinisation étant entomophile, il est possible que les populations d'insectes impliquées dans la pollinisation de cette espèce (Tybirk, 1993) présentent des densités et une diversité d'espèce variables selon les sites étudiés. Bien qu'aucune étude n'ait été réalisée dans ce domaine, les sites proches de l'eau pourraient être des foyers plus importants d'insectes favorables à la pollinisation que les sites de l'intérieur.

Les migrations du bétail responsables de la dispersion des graines se font obligatoirement dans le sens intérieur des terres vers les fleuves. L'inverse est impossible car les migrations dans l'autre sens n'ont pas lieu en période de fructification. Le volume du bétail en mouvement peut également influencer la capacité d'apport de diversité par migration. Si la quantité d'ovins et caprins est stable sur toute la bordure du fleuve Sénégal, les bovins sont moins nombreux à l'est car la strate herbacée y est nettement plus faible et la température plus élevée.

Conclusion

Comme chez de nombreuses espèces pérennes à aire de répartition étendue, *A. tortilis* ssp *raddiana* présente une forte variabilité génétique et une faible différenciation entre les peuplements du Sénégal. Le maintien d'une telle diversité génétique est en partie expliquée par la polyploidie de l'espèce. Toutefois, le rôle évolutif de la polyploidie

comme moyen de lutte contre l'extinction de l'espèce face à des modifications climatiques ou écologiques n'est pas clairement établi.

Du fait de sa diversité élevée et du potentiel d'adaptation de l'espèce, globalement, *A. tortilis* ssp. *raddiana* est un arbre intéressant pour des travaux de reboisement. Il nécessite, cependant encore, de nombreuses études afin d'être utilisable efficacement en reforestation. En particulier, des études du système de reproduction, très variable dans le genre *Acacia* et au sein des sous-espèces, permettraient de mieux définir la stratégie de collecte des ressources génétiques.

Au Sénégal, deux sites regroupent l'ensemble des allèles observés sur 107 arbres étudiés et devraient être protégés sans tarder. Ce sont les quelques arbres restant près du forage de la ville de Dendoudi et la bordure du fleuve Sénégal, en particulier autour de Podor.

■ Abréviations

BARNC : Board on Agriculture National Research Council
 ILCA : International Livestock Centre for Africa
 ISRA-DRPF : Institut Sénégalais de Recherches Agricoles -
 Direction des Recherches sur les productions Forestières
 Cirad-Forêt : Centre de Coopération Internationale de Recherches
 Agronomiques pour le Développement, Département Forêts
 CNSF : Centre National de Semences Forestières
 ORSTOM : Institut Français de Recherche Scientifique pour le
 Développement en Coopération.

Bibliographie

BARNC, 1991 -
Managing global genetic resources.
Forest trees. Committee on
managing global resources :
Agricultural imperatives. National
 Academy Press, 228 p.

BEVER (D. J.), FELBER (F.), 1992 -
 "The theoretical population genetics
 of autopolyploid." *In* (D.) Futuyma,
 (J.) Antonovics éd. : Oxford
 surveys in evolutionay biology,
 8 : 185-217.

BRADSHAW (A. D.),
MCNEILLY (T.), 1991 -
Evolutionary response to global
climatic change. *Annals of Botany*,
67 (supplement 1) : 5-14.

CARDOSO (C.), 1995 -
*Contribution à l'étude de la diversité
génétique des acacias sahéliens :
l'Acacia tortilis ssp. raddiana
au Sénégal*. Thèse de doctorat,
Université Paris XI, Orsay, 230 p.

CHEVALLIER (M. H.), BRIZARD (J. P.),
DIALLO (I.), LEBLANC (J. M.), 1994 -
La diversité génétique dans
le complexe *Acacia senegal*. *Bois
et Forêts des Tropiques*, 240 : 5-12.

EHRENDORFFER (F.), 1980 -
"Polyploidy and distribution"
In (W. H.) Lewis éd. : Polyploidy :
biological relevance. Plenum Press,
New York: 45-60.

ELREDGE (N.), 1997 -
"Extinction and the evolutionary
process." *In* (T.) Abe, (S. A.) Levin
(M.) Higashi éd. Springer Verlag,
New York, Biodiversity : an ecological
perspective : 59-73.

GOLDBLATT (P.), 1980 -
"Polyploidy in angiosperms :
monocotyledons." *In* (W. H.) Lewis éd.
Polyploidy : biological relevance.
Plenum Press, New York: 219-240.

GOTTLIEB (L. D.), 1981 -
Electrophoretic evidence and plant
populations. *Prog. Phytochem.*,
7 : 1-46.

JOLY (H. I.), ZEH-NLO (M.),
DANTHU (P.), AYGALANT (C.), 1992 -
Population genetics of an african
acacia, *Acacia albida*.
I. Genetic diversity of populations
from West Africa. *Aust. J. Bot.*,
40 : 59-73.

LEBRUN (P.),
CHEVALLIER (M. H.), 1990 -
*Starch and polyacrylamide
gel electrophoresis of Hevea*

brasiliensis : a laboratory manual.
IRCA-CIRAD Publisher, France 55 p.

LEVIN (D. A.), 1983 -
Polyploidy and novelty in flowering
plants. *Amer. Nat.*, 122 : 1-25.

LEWIS (W. H.), 1980 -
"Polyploidy in angiosperms :
dicotyledons." *In* (W. H.) Lewis éd. :
Polyploidy : biological relevance.
Plenum Press, New York: 241-267.

NEI (M.), 1978 -
Estimation of average heterozygosity
and genetic distances from a small
number of individuals.
Genetics, 89 : 583-590.

OBALLA (P. O.),
OLNG'OTIE (P. A. S.), 1993 -
Chromosome numbers in two
african *Acacia* species. *Kew Bull.*,
49 : 107-113.

OLNG'OTIE (P. A. S.), 1991 -
*Acacia tortilis (Forsk.) Hayne :
a study of genetic diversity and
breeding systems*. Unpublished D.
Phil. Thesis. University of oxford,
U.K, 116 p.

OUAZZANI (N.), LUMARET (R.),
VILLEMUR (P.), DI GIUSTO (F.), 1993 -
Leaf allozyme variation in cultivated
and Wild olive trees (*Olea europea* L.).
J. Hered., 84 : 34-42.

REESE (G.), 1958 -
Polyploidie und verbreitung. *Z. Bot.*,
46 : 339-354.

RITLAND (K.), 1990 -
A series of FORTRAN computer
programs for estimating plant mating
systems. *J. Heredity*, 81 : 235-237.

ROSS (J. H.), 1979 -
A conspectus of the african acacias
species. *Mem. Bot. Surv. S. Afr.*,
44 : 1-155.

ROSS (J. H.), 1981 -
An analysis of the African *Acacia*
species : their distribution, possible

origins and relationships. *Bothalia*, 13 : 389-413.

SOLTIS (D. E.),
RIESEBERG (L. H.), 1986 -
Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae) :
genetic insights from enzyme
electrophoresis. *Amer. J. Bot.*,
73 : 310-318.

SOLTIS (D. E.), SOLTIS (P. S.), 1993 -
Molecular data and the dynamic
nature of polyploidy. *Critical
Reviews in Plant Sciences*,
12 : 243-273.

STEBBINS (G. L.), 1980 -
"Polyploidy in plants :
unsolved problems and prospects."
In (W. H.) Lewis éd. *Polyploidy :
biological relevance*. Plenum Press,
New York : 495-520.

TAL (M.), 1980 -
"Physiology of polyploids." *In* (W. H.)
Lewis éd. *Polyploidy : biological*

relevance. Plenum Press, New York :
61-76.

TYBIRK (K.) 1993 -
Pollinisation, breeding system
and seed abortion in some african
acacias. *Bot. J. Linn. Soc.*,
112 : 107-137.

VON MAYDELL (H. J.), 1990 -
*Arbres et arbustes du Sahel, leurs
caractéristiques et leurs utilisations*.
Josef Margraf Scientific book Verlag.
531 p.

WEEDEN (N. F.), WENDEL (J. F.), 1989 -
"Genetics of plant isozymes"
In (D. E.) Soltis, (P. S.) Soltis édés.
Isozymes in plant biology,
Dioscorides Press, 46-72.

WILSON (H. D.), 1981 -
Genetic variation among South
american populations of tetraploid
Chenopodium sect. *Chenopodium*
subsect. *Cellulata*. *Syst. Bot.*,
6 : 380-398.

Identifications chimique et physico-chimique des exsudats d'acacias

Constances et variabilité ;
chimiotaxonomie

Jean Claude FENYO,
Physicochimiste

Sylvie SERVANT-DUVALLET,
Physicochimiste

Marie-Claude VANDEVELDE,
Physicochimiste

Introduction : classification des acacias

Le genre *Acacia* appartient à la famille des *Leguminosae* et à la sous-famille des *Mimosoideae*. Plus de 1200 espèces composent ce genre divisé en six séries par Bentham (1875) : *Phyllodineae*, *Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Gummiferae*, *Filicinae* et *Vulgares*, et en quinze sous-séries selon l'origine géographique, la morphologie de l'appareil végétatif et le type d'inflorescence.

Vassal (1972) a réalisé une nouvelle classification dans laquelle il a réarrangé les séries en trois sous-genres : *Heterophyllum*, *Acacia* et *Aculeiferum*. *Heterophyllum* regroupe les séries *Phyllodineae*, *Pulchellae* et *Botrycephaleae* et concerne des acacias australiens. Le sous-genre *Acacia* s'identifie à la série *Gummiferae*. Le groupe *Aculeiferum* comprend quant à lui les séries *Filicinae* et *Vulgares*. Cette

nouvelle nomenclature se base sur l'absence ou la présence d'épines et la morphologie de l'appareil végétatif.

■ Physiologie et gommose d'*Acacia senegal*

A. senegal appartient à la série *Vulgares* de Bentham et au sous-genre *Aculeiferum* selon Vassal. Des espèces telles que *A. catechu*, *A. laeta*, *A. modesta* et *A. nigrescens* sont également identifiées comme appartenant à cette série. *A. senegal* (ou *A. vereke*) est un arbuste dont la hauteur ne dépasse pas 6-8 mètres. Il est principalement présent en Afrique et s'étend à travers le Sahel, d'ouest en est, des côtes mauritaniennes et sénégalaises, jusqu'à la Somalie et la Mer Rouge. Sa durée de vie est relativement brève, de l'ordre de 20 à 25 ans. Il pousse préférentiellement sur des sols sablonneux et secs des terrassements et des dunes. Il ne constitue pas réellement de forêts, mais se mélange à d'autres espèces en plus ou moins grand nombre. Il connaît trois stades au cours d'une année (Sène, 1988) : feuillaison, floraison, et fructification. La feuillaison a une durée de sept mois, elle commence au début de l'hivernage (juillet) et se termine en pleine saison sèche. La floraison a lieu en septembre et octobre. La période de la fructification s'étend d'octobre à février.

La gomme peut s'écouler de blessures naturelles (gomme sauvage : gomme "wady" au Soudan) mais la plus grosse production provient d'arbres incisés volontairement. La saignée ou "tapping" est effectuée sur des arbres âgés de 5 à 15 ans pendant la saison sèche (novembre à mars), alors que l'arbre est dans sa phase de défoliation. Le gemmage consiste à enlever des lambeaux d'écorce de 40 à 50 cm de long et de 4 à 5 cm de large sur les branches à l'aide d'un outil appelé "ferrar".

Cette saignée doit rester superficielle pour ne pas atteindre le cambium. En effet, le cambium constitue l'assise génératrice du phloème, sa lésion se traduit par une absence de gommose et peut aboutir à la

mort de l'arbre. La scarification doit avoir lieu en période chaude et sèche sur un arbre qui a perdu les 2/3 de son feuillage et dont la couleur a changé.

L'exsudation de gomme débute quelques jours après la blessure, mais la cueillette ne se fait que dans les 4 à 6 semaines suivantes. Usuellement, on effectue 3 à 6 récoltes par saison sèche. Des chiffres tirés de Mouret (1987) permettent d'évaluer la productivité gommère annuelle d'un *A. senegal*. Ainsi, on observe un plus fort rendement sur des arbres âgés de 7 à 12 ans. On récolte en moyenne de 100 à 300 g de gomme par arbre. Dans le cas de producteurs exceptionnels, on peut même récolter jusqu'à un kilogramme. Des arbres producteurs classiques produisent de 30 à 40 kg par an de gomme par hectare pour des peuplements faiblement boisés. La production peut atteindre jusqu'à 100 kg par hectare et par an pour des peuplements plus denses.

Bien que l'on ait corrélé, dès 1884, l'exsudation de gomme à la présence d'une blessure, on n'explique toujours pas le phénomène de gommose de façon certaine au plan fondamental. Ullmann (1983) et Mouret (1987) ont relié la gommose à une invasion parasitaire ou/et à des conditions de croissance défavorables. Gaye (1988) associe la blessure et un état de stress pour expliquer l'apparition de gomme. D'après ce chercheur, l'exsudation serait une réaction physiologique due à un stress caractérisé par une température élevée, par un manque d'eau dans le sol et par la chute des feuilles, par conséquent par l'absence de photosynthèse. Les éléments nécessaires à la multiplication cellulaire responsable de la cicatrisation ne pouvant être élaborés, il y aurait alors exsudation de gomme pour refermer la blessure.

Jusqu'à présent, la gommose a été le plus souvent expliquée à partir d'observations macroscopiques n'apportant pas d'éléments sur le processus de biosynthèse. D'après des observations microscopiques, Vassal (1972) a montré la présence de gomme dans le cytoplasme sans qu'il y ait pour autant modification de la paroi de la cellule. Il en a déduit que la gomme n'a pas comme origine les polysaccharides pariétaux. Cela a été confirmé par Joseleau (1983) et Joseleau et Ullmann (1985). Ces derniers ont mis en évidence une forte activité amylasique suggérant une participation des réserves en amidon de l'arbre à la biosynthèse de la gomme. Ces travaux ont

également montré la présence d'une activité uridyl-diphosphate galactose transférase, enzyme responsable du transport des UDP-Gal à partir des nucléotides et de leur transfert sur les polymères en voie de formation. Enfin, Joseleau et Ullmann (1985) considèrent que la formation de la gomme est la conséquence d'un mécanisme génétique programmé correspondant à un fonctionnement physiologique normal, dont ils ont proposé une théorie synthétique. Ce qui est en accord avec Malcolm (1936) qui pensait que les gommiers ne pouvaient pas tous être considérés comme malades. Le stress, qu'il soit traumatique (conditions de croissance défavorable), parasitaire ou même mécanique, ne serait alors responsable que de l'épanchement de la gomme et non de sa biosynthèse.

Mouret (1987) complète et confirme les travaux de Joseleau et Ullmann sur les modalités histologiques de la gommose. En effet, ses recherches ont permis de localiser de façon précise le siège de la gommose au niveau du liber et d'en préciser le processus, c'est-à-dire la modification des tissus consécutive dans tous les cas à une blessure. Cette transformation tissulaire touche les tissus adjacents à la plaie, ce qui met en évidence le caractère cicatrisant de la gomme. Mouret n'exclut cependant pas la possibilité qu'un stress physiologique tel qu'un déficit hydrique puisse induire également l'apparition de gomme. Elle a souligné la transformation gommeuse des cellules riches en réserves amylacées, ce qui va dans le même sens que les travaux de Joseleau et Ullmann (1985).

Même si l'on connaît un peu mieux le mécanisme d'apparition de la gomme, et si la contribution des réserves amylacées à l'élaboration de la gomme semble incontestable, il n'en est pas moins vrai que les étapes chimiques de la gommose ne sont pas élucidées.

■ Composition des gommages d'acacias

Anderson et Karamalla (1966) ont démontré qu'il est possible d'identifier un exsudat par des méthodes chimiques et physico-chi-

miques. Ils ont ainsi caractérisé de nombreux exsudats d'acacias. Cette identification nécessitant de trop nombreuses expériences, Anderson (1976) a proposé comme critères systématiques le pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm, la viscosité intrinsèque dans NaCl 1M et, si cela s'avère nécessaire, la teneur en azote, la masse équivalente en acide, voire d'autres paramètres.

Nous avons réalisé une compilation des données pour 134 exsudats d'acacias cités dans la littérature et qui figure dans l'annexe de cet ouvrage. Il apparaît nettement que ces paramètres analytiques permettent de distinguer une espèce d'acacia des autres. Si l'on s'en tient à ce que préconise Anderson, des différences importantes sont à noter notamment pour le pouvoir rotatoire spécifique qui peut être positif ou négatif suivant l'espèce. Il est compris entre -77 degrés pour *A. parramattensis* et + 108 degrés pour *A. nilotica*. On observe également une grande dispersion des valeurs de viscosité intrinsèque qui se situent entre 4 et 69 ml.g⁻¹. Ces valeurs extrêmes concernent d'une part *A. georginae* et d'autre part *A. torulosa* B. En ce qui concerne la teneur en azote, son pourcentage se situe entre 0,02 % pour *A. nilotica* et 9,40 % pour *A. hebeclada*, mais il faut remarquer qu'il est généralement inférieur à 1,5 % pour la majorité des espèces. De même, la masse équivalente varie de 475 à 4300, attribuées respectivement à *A. leptostachya* et à *A. filicifolia*.

Pour une même espèce, on peut observer une constance pour certains paramètres, notamment le pouvoir rotatoire spécifique, la masse équivalente et la composition en sucre. Ces paramètres sont des propriétés intrinsèques à l'espèce, mais ceci n'est pas absolu. Par contre, d'autres paramètres varient selon les échantillons, comme la viscosité. Ces valeurs pourront donc permettre de classer, non pas sur le plan botanique mais sur le plan chimique, différentes espèces d'acacias (Anderson, 1976). Notons que les comparaisons entre des paramètres pris un à un ne sont pas significatives.

A l'exception d'*A. senegal*, les exsudats décrits pour d'autres espèces dans le tableau en annexe proviennent d'échantillons récoltés spécialement pour leur analyse sans que la production de gomme ne soit significative ; on n'a pas relevé dans la littérature de données pour les séries *Pulchellae* et *Filicinae*, sans que cela ne signifie forcément que ces arbres ne soient pas potentiellement gommifères.

Variabilité de la gomme d'*Acacia senegal*

Le tableau 1 récapitule les différentes caractéristiques moyennes de la seule espèce qui présente de l'intérêt pour la production commerciale de gomme, par ses propriétés et sa disponibilité : *A. senegal*. En raison de ces variations, et afin de caractériser plus précisément la "gomme arabique" (terminologie commerciale), la Division de la politique pour l'alimentation et la nutrition de l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture a envisagé de nouvelles spécifications en ajoutant le terme "proche" (closely) à une définition antérieure (JECFA-FAO, 1990) et en établissant des fourchettes qui n'existaient pas auparavant pour le pouvoir rotatoire et la teneur en azote, respectivement -34 à -26 degrés et 0,27 % à 0,39 % : « les produits "acceptables" proviennent d'*A. senegal* L. Willdenow

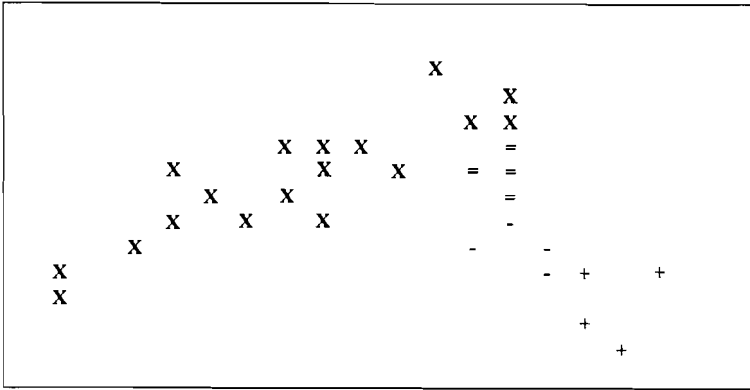
Paramètres	Unité	Caractéristiques moyennes
Cendres	%	3,9
Azote	%	0,29
Méthoxyde	%	0,25
Pouvoir rotatoire spécifique (589 nm, NaCl 1M)	degrés	- 30
Viscosité intrinsèque (NaCl 1M)	ml.g ⁻¹	15 à 30
Masse équivalente		1250
Acide 4-O méthylglucuronique	%	1,5
Acide glucuronique	%	14,5
Galactose	%	44
Arabinose	%	27
Rhamnose	%	13

Tableau 1
Caractérisations moyennes de l'exsudat d'*Acacia senegal*.

ou d'espèces proches d'*Acacia* de la famille des Légumineuses avec un pouvoir rotatoire spécifique compris entre -26 et -34 degrés et une teneur en azote de 0,27 % à 0,34 % ».

Pour examiner ces nouvelles spécifications, ont été proposées de nouvelles études chémométriques par des méthodes d'analyse statistique (Varmuza et Lohninger, 1990). Ces techniques consistent à représenter mathématiquement dans un espace multidimensionnel n paramètres expérimentaux et à projeter sur un plan les agrégats ainsi obtenus. Par exemple, neuf paramètres physiques et chimiques (masse équivalente, pourcentage d'azote, composition en sucres (galactose, arabinose, rhamnose et acides glucuronique et 4-O-méthylglucuronique), pouvoir rotatoire et viscosité intrinsèque) concernant les séries *Vulgares* et *Gummiferae* du genre *Acacia* et les gommages d'*Albizia* et de *Combretum* ont été soumis à une analyse statistique afin de permettre la distinction entre toutes ces gommages. Les gommages d'*Albizia* et de *Combretum* se distinguent fortement d'une part entre elles et d'autre part des autres gommages d'*Acacia*. En ce qui concerne les séries *Vulgares* et *Gummiferae*, la distinction est moins nette. En effet, il existe une intersection au niveau des frontières notamment pour *A. senegal* et *A. seyal*, ce qui confirme que ces deux gommages peuvent être considérées comme relativement proches (Jurasek *et al.*, 1993a) (fig. 1).

Une autre étude chémométrique est essentiellement basée sur la composition en acides aminés et la teneur en azote de la gomme arabique commerciale d'échantillons d'*A. senegal* authentifiés, d'*Acacias* australiens de la série *Phyllodineae* Benth, d'*A. seyal* et de gomme de *Leucaena*. Cette dernière, qui appartient au groupe des arabinogalactanes-protéines, est intégrée à cette étude parce qu'elle présente une ressemblance chimique remarquable avec la gomme arabique (pouvoir rotatoire et proportions galactose/arabinose/rhamnose similaires) mais n'appartient pas au genre *Acacia*. Les auteurs parviennent à distinguer la gomme arabique des autres gommages d'*Acacia* non originaires d'Afrique et de la gomme de *Leucaena*. Ils confirment la forte ressemblance entre *A. seyal* et *A. senegal* et concluent que le pourcentage d'azote seul n'est pas déterminant pour la distinction des acacias entre eux, mais qu'il est nécessaire de prendre en compte les proportions des amino-acides individuels.



■ Figure 1

Exemple de représentation chémométrique
(d'après Jurasek *et al.*, 1993a).

X : Gummiferae ; = Vulgares ; - Albizia ; + Combretum.

Les symboles représentés sont la projection sur un plan de l'analyse par la méthode des composantes principales (Varmuza et Lohninger, 1990) de neuf paramètres physico-chimiques des gommés exsudées par ces espèces.

L'objectif de ces études chémométriques (Jurasek *et al.*, 1993a, b ; 1995 ; Biswas et Phillips, 1993) est d'établir une méthode qui prenne en compte la variabilité connue du produit afin d'éviter l'adultération par des arabinogalactanes-protéines ou autres espèces qui ne sont pas autorisées pour des utilisations alimentaires. Ces traitements mathématiques présentent un intérêt académique, mais ils sont lourds et ne paraissent pas très utiles pour discriminer des échantillons dans la mesure où, souvent, la mesure du pouvoir rotatoire suffit (par exemple pour *A. senegal* et *A. seyal*) et que des analyses chimiques et physico-chimiques complexes restent nécessaires dans le cas de mélanges.

On s'est récemment interrogé sur les différences éventuelles entre des échantillons provenant de sous-espèces d'*A. senegal*, en particulier d'Afrique de l'Est, pour lesquelles des authentications d'origine botanique n'existent pas (Kenya, Ouganda, Tanganyka, Soudan, Somalie, Nigeria) : var. *senegal* Brenan, var. *kerensis* Schweinf, var. *lieorachis* Brenan et var. *leiorachis*. Il a été observé une très légère variabilité de quelques paramètres (pouvoir rotatoire, viscosité, azote) sans que cela apparaisse significa-

tif (Chikamai et Banks, 1993 ; Mhinzi et Mrosso, 1995). De même, par exemple, la coloration plus ou moins rouge de gommés est attribuable aux variations de leur contenu en fer, sans que les autres propriétés, y compris technologiques, ne soient perturbées (Vandeveldé, 1986).

Nous avons nous-mêmes mesuré systématiquement les viscosités, pouvoirs rotatoires et taux d'azote sur une centaine d'échantillons authentifiés, en provenance de la station expérimentale de M'Biddi, récoltés pendant les deux saisons sèches de 1989-1990 et 1990-1991. Nous y avons observé une grande variabilité de ces paramètres, qui amènent à s'interroger quant aux spécifications de la JECFA/FAO : en effet, seuls 53 % des pouvoirs rotatoires et 55 % des taux d'azote sont inclus dans les spécifications, 34 % des échantillons étudiés vérifient à la fois les deux limites, 42 % remplissent une seule des deux spécifications et 24 % sont hors des normes (fig. 2) (Vassal, 1992 ; Duvallé *et al.*, 1993 ; Servant-Duvallé, 1994).

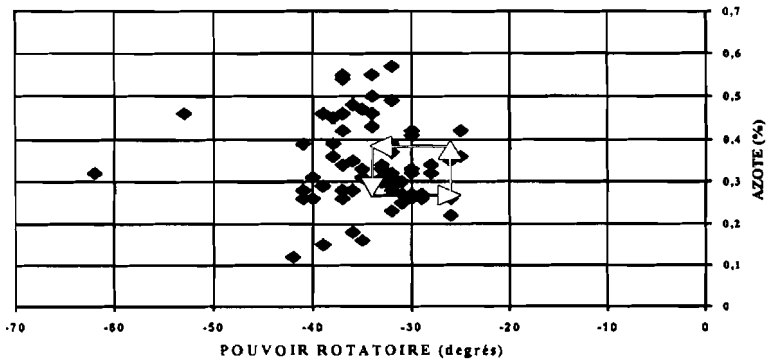


Figure 2
 Pourcentage d'azote en fonction du pouvoir rotatoire pour 71 échantillons de gomme authentifiés (Vassal, 1992 ; Duvallé *et al.*, 1993 ; Servant-Duvallé, 1994). Le rectangle indique les limites spécifiées par les normes JECFA-FAO (1990).

Afin de déceler une éventuelle corrélation entre les paramètres physico-chimiques et le milieu, nous avons confronté les résultats concernant les valeurs moyennes de la viscosité, du pouvoir rotatoire et du pourcentage d'azote avec les données moyennes relatives à la température et à l'hygrométrie aux dates de récoltes correspondantes (période novembre 1989/mars 1990). Aucune relation significative n'a été mise en évidence (Vassal, 1992).

Conclusions et perspectives

La compréhension de la variabilité et des différents processus passe par la connaissance du processus de gommose. La possibilité d'hétéropolymolécularité de la gomme a été soulevée en premier par Anderson et Karamalla (1966), Anderson et Stoddart (1966) et Anderson *et al.* (1966; 1967). On a montré, depuis, que les exsudats d'*A. senegal* sont composés d'au moins quatre entités : un arabinogalactane, un complexe arabinogalactane-protéine et une ou deux glycoprotéines (Osman *et al.*, 1993). Nous avons proposé un modèle de structure en épi ("wattle-blossom model"), déjà connu pour le complexe AGP de l'albumen de blé, qui rend bien compte des variations des paramètres (fig. 3) (Connolly, 1988; Connolly *et al.*, 1988) et qui semble maintenant bien admis, tant pour expliquer les variations observées que les propriétés de la gomme (Chikamai *et al.*, 1996).

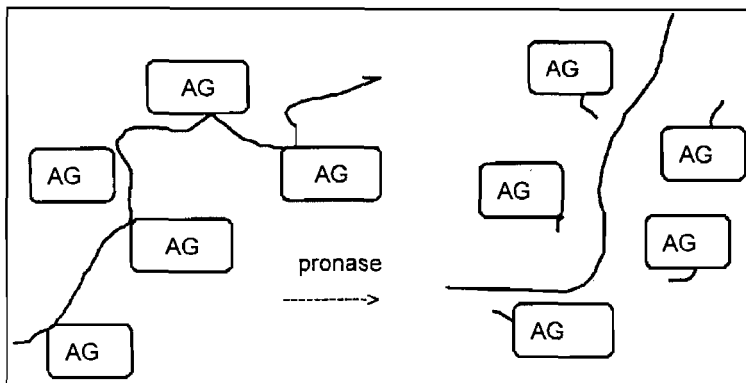
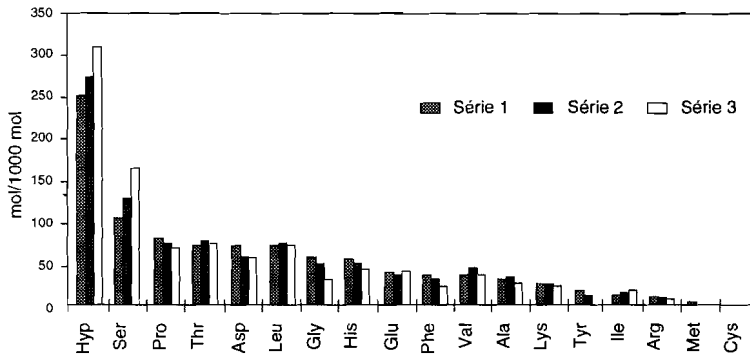


Figure 3
Structure de l'arabinogalactane-protéine de l'exsudat d'*A. senegal* (Connolly *et al.*, 1988). A gauche, la glycoprotéine ($M = 1000$ kDa) avec les chaînes d'arabinogalactane (AG) fixées sur la chaîne peptidique. A droite, résultat de l'action de la pronase. Le polysaccharide libéré a une masse moléculaire de 200 kDa.

Les exsudats d'acacias comportent tous cette protéine, en quantités variables, mais avec une composition en amino-acides, principalement l'hydroxyproline et la sérine, sensiblement constante (Anderson *et al.*, 1985; Connolly *et al.*, 1988; Randall *et al.*, 1989) (fig. 4).



■ Figure 4

Spectre des acides aminés de gommages d'*A. senegal*
 (série 1 : Randall *et al.*, 1989 ; série 2 : Anderson *et al.*, 1985 ;
 série 3 : Connolly *et al.*, 1988).

La localisation tissulaire et l'élucidation du rôle de cette protéine dans la biosynthèse des polysaccharides chez différentes espèces permettraient de mieux appréhender les corrélations entre la diversité génétique et les propriétés chimiques et physico-chimiques des gommages.

Bibliographie

ANDERSON (D. M. W.),
 KARAMALLA (K. A.), 1966 -
 Studies on uronic acid materials -
 Part XII: The composition of *Acacia*
 gum exudates. *J. Chem. Soc. (C)* :
 762-764.

ANDERSON (D. M. W.),
 STODDART (J. F.), 1966 -
 Studies on uronic acid materials -
 Part XV: The use of molecular sieve
 chromatography in studies on
Acacia senegal gum (gum arabic).
Carbohydr. Res. 2 : 104-114.

ANDERSON (D. M. W.),
 HIRST (E.), STODDART (J. F.), 1966 -
 Studies on uronic acid materials -
 Part XVII : Some structural features

of *Acacia senegal* gum (gum arabic).
J. Chem. Soc., (C) : 1959-1966.

ANDERSON (D. M. W.), HIRST (E.),
 RAHMAN (S.), STAINBY (G.), 1967 -
 Studies on uronic acid materials -
 Part XVIII : Light scattering studies
 on some molecular weight fractions
 from *Acacia senegal* gum.
Carbohydr. Res., 3 : 308-317.

ANDERSON (D. M. W.), 1976 -
 "Méthodes analytiques pour
 l'identification d'exsudats de
 gomme provenant de différentes
 espèces d'Acacias." In Actes
 du IVe Symposium international
 sur les gommages et colloïdes
 végétaux naturels hydrosolubles

- IRANEX S.A. éd., Marseille,
5-8 novembre 1976 : 115-130.
- ANDERSON (D. M. W.), HOWLETT (J. F.),
McNAB (C. G. A.), 1985 -
The amino-acid composition
of gum arabic (*Acacia senegal* (L.)
Willd.). *Food Additives and
Contaminants* 2 (3) : 159-164.
- BENTHAM (G.), 1875 -
Revision of the suborder *Mimoseae*.
Trans. Linn. Soc. London,
30 : 335-668.
- BISWAS (B.), PHILLIPS (G. O.), 1993 -
Classification of natural gums.
V. Identification of commercial gum
arabic from Africa by Euclidian
modelling. *Food Hydrocolloids*,
7 (6) : 507-520.
- CHIKAMAI (B. N.), BANKS (W. B.),
1993 - Gum arabic from *Acacia
senegal* (L) Willd in Kenya.
Food Hydrocolloids, 7 (6) : 521-534.
- CHIKAMAI (B. N.),
BANKS (W. B.), ANDERSON (D. M. W.),
WEIPING (W.), 1996 -
Processing of gum arabic
and some new opportunities.
Food Hydrocolloids 10 (3) : 309-316.
- CONNOLLY (S.), 1988 -
*Etude biochimique
et physicochimique de gommés
végétales exsudées par Acacia
senegal et Combretum nigricans*.
Thèse de Doctorat,
Université de Rouen, 170 p.
- CONNOLLY (S.), FENYO (J. C.),
VANDELDE (M. C.), 1988 -
Effect of a proteinase on the
macromolecular distribution of
Acacia senegal gum. *Carbohydr.
Polym.*, 8 (1) : 23-32.
- CONNOLLY (S.), FENYO (J. C.),
VANDELDE (M. C.), 1988 -
Effet de la pronase sur
la composition en acides aminés de
la gomme arabique. *C.R. Soc. Biol.*,
81 : 683-687.
- DUVALLET (S.), FENYO (J. C.),
VANDELDE (M. C.), 1993 -
The characterization of gum arabic
from an experimental field of Ferlo
(North Senegal). *Food Hydrocolloids*,
7 (4) : 319-326.
- GAYE (C. S.), 1988 -
« Comportement de *Acacia senegal*
en plantation et dans la nature
au Sahel sénégalais. Perspectives
d'avenir des reboisements
gommiers. » In Sygga III, actes
du troisième symposium sous-régional
sur le gommier et la gomme arabique,
Saint-Louis, Sénégal,
25-28 octobre 1988 : 139-169.
- JECFA-FAO, 1990 -
The definition and characterization of
Gum Arabic. *Food and Nutrition
paper*, 49 : 23-25.
- JOSELEAU (J. P.), 1983 -
« Sur les hypothèses de l'origine
biochimique de la gomme. »
In Acquisitions récentes dans
le domaine des hydrocolloïdes
végétaux naturels, Ile de Bendor,
6-8 mai 1983, Presses Universitaires
d'Aix-Marseille, 19-29.
- JOSELEAU (J. P.),
ULLMANN (G.), 1985 -
A relationship between starch
metabolism and the synthesis
of gum arabic. *Bull. IGSM*,
13 : 46-54.
- JURASEK (P.), KOSIK (M.),
PHILLIPS (G. O.), 1993a -
A chemometric study of the *Acacia*
(gum arabic) and related natural
gums. *Food Hydrocolloids*,
7 (1) : 73-85.
- JURASEK (P.), KOSIK (M.),
PHILLIPS (G. O.), 1993b -
The classification of natural gums.
Part II - Characterization of the gum
arabic of commerce based on a
chemometric study of amino-acid
composition. *Food Hydrocolloids*,
7 (1) : 157-174.

JURASEK (P.), VARGA (S.),
PHILLIPS (G. O.), 1995 -
Classification of natural gums.
VII. Relationships between
the series Vulgares (*Acacia
senegal*) and Gummiferae
(*Acacia seyal*). *Food Hydrocolloids*,
9 (1) : 17-34.

MALCOLM (D. W.), 1936 -
Report on Gum and Gum Arabic,
Dar-es-Salaam, Gov. Printer.

MHINZI (G. S.),
MROSSO (H. D. J.), 1995 -
Studies on Tanzanian
Acacia gums. Part 3. Some
properties of gum exudates
from the series Vulgares and
Gummiferae. *Food Chemistry*,
54 : 261-264.

MOURET (M.), 1987 -
*Les Acacias gommiers, essais
expérimentaux, recherches
histologiques sur la gomme*.
Thèse de 3^e Cycle, Université Paul
Sabatier, Toulouse, 183 p

OSMAN (M. E.), MENZIES (A. R.),
WILLIAMS (P. A.), PHILLIPS (G. O.),
BALDWIN (T. C.), 1993 -
The molecular characterisation
of the polysaccharide gum from
Acacia senegal. *Carbohydr. Res.*,
246 : 303-318.

RANDALL (R. C.), PHILLIPS (G. O.),
WILLIAMS (P. A.), 1989 -
Fractionation and characterisation
of gum from *Acacia senegal*.
Food Hydrocolloids, 3 (1) : 66-75.

SENE (A.), 1988 -
*Recherches sur la productivité
gommère d'Acacia senegal dans
le Nord-Ferlo (Sénégal)*. Thèse de
3^e Cycle, Université Paul Sabatier,
Toulouse, 243 p.

SERVANT-DUVALLET (S.), 1994 -
*Variabilité des propriétés physico-
chimiques d'exsudats d'Acacia
senegal (gomme arabique) d'une
plantation expérimentale au Ferlo
(Sénégal). Modification des chaînes*.
Thèse de Doctorat, Université
de Rouen, 188 p.

ULLMANN (G.), 1983 -
*Etude de la structure et
de la biosynthèse d'un exsudat
naturel de plante d'importance
industrielle : la gomme arabique*.
Thèse de docteur-ingénieur,
Université Scientifique et Médicale
de Grenoble, 223 p.

VANDEVELDE (M. C.), 1986 -
*Contribution à l'étude
physicochimique d'un polyélectrolyte
naturel : la gomme arabique,
exsudat d'Acacia senegal*. Thèse
de Doctorat, Université de Rouen,
198 p.

VARMUZA (K.),
LOHNINGER (H.), 1990 -
"Principal component analyses of
chemical data." *In* PC's for
the Chemist, (D.) Hadzi, (J.) Zupan
éds. Elsevier, Amsterdam : 43.

VASSAL (J.), 1972 -
Apport des recherches ontogéniques
et séminologiques à l'étude
morphologique, taxonomique
et phylogénique du genre *Acacia*.
Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse,
108 : 125-247.

VASSAL (J.), 1992 -
*Modélisation du comportement
de populations artificielles d'Acacias
gommiers (Acacia senegal) dans
le Ferlo sénégalais*. Compte-rendu
de fin d'étude, décision d'aide
n° 88L-0465, Ministère de la
recherche et de la technologie.

Annexe

Caractéristiques physico-chimiques d'exsudats d'acacias

Nom	Réf*	Origine	[α]	[η]	% N	M eq	Ac Gluc %	Ac 4-O-Me Gluc %	Gal %	Ara %	Rh %
série de Bentham <i>Phyllodinae</i>											
<i>A. aestivalis</i>	45	Australie	-18	6,5	0,20	1310	0,5	13	66	20	1
<i>A. calamifolia</i>	14	Australie	+ 4	5,8	2	2430	2	5	84	8	1
<i>A. chrysellae</i>	17	Australie	+ 1	4,7	0,11	2720	4	2,5	72	16	5
<i>A. cyanophylla</i>	20	Afr. du Sud	-20			740	24		46	8	21
<i>A. cyclops</i>	26	Australie	-21	7	0,08	890	16,5	3,5	68	5	7
<i>A. difformis</i>	14	Australie	- 5	6,2	1,5	3420	1,5	3,5	75	19	1
<i>A. difformis</i>	16	Australie	- 9			3400	5		73	20	2
<i>A. falcata</i>	14	Ecosse	+9	5,1	1,8	2290	5	3	85	7	tr
<i>A. georginae</i>	26	Australie	- 8	4	0,44	610	14,5	14,5	61	6	4
<i>A. implexa</i>	26	Australie	-31	11	0,09	680	23,5	2,5	51	2	23
<i>A. jennerae</i>	17	Australie	- 8	6,5	0,11	2450	3,5	2,5	69	22	2
<i>A. longifolia I</i>	10	Afr. du Sud	-28				21		57	4	18
<i>A. longifolia II</i>	10	Afr. du Sud	-31				22	tr	50	5	23
<i>A. mabellae</i>	14	Australie	+ 4	5,8	1,7	2870	3,5	2,5	76	17	1
<i>A. microbotrya A</i>	17	Australie	+ 4	5,4	0,09	2980	2	4	74	17	2
<i>A. microbotrya B</i>	17	Australie	+ 4	6,7	0,06	2730	2,5	4	74	17	2
<i>A. microbotrya C</i>	17	Australie	- 5	6,6	0,16	2110	5	3,5	72	19	tr
<i>A. microbotrya D</i>	17	Australie	- 3	5,9	0,16	2190	4,5	3,5	69	21	3

[α] : pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm dans H₂O ou NaCl 1M (25° C); [η] : viscosité intrinsèque dans NaCl 1M (25° C); % N : pourcentage massique d'azote; M eq : masse d'échantillon pour un équivalent acide; % Ac Gluc, Ac 4-O-Me Gluc, Gal, Ara, Rh : pourcentages massiques respectifs d'acides glucuronique et 4-O-méthyl glucuronique, galactose, arabinose et rhamnose.

* Voir références bibliographiques en page 348.

Nom	Réf*	Origine	[α]	[η]	% N	M eq	Ac Gluc %	Ac 4-O-Me Gluc %	Gal %	Ara %	Rh %
<i>A. microbotrya E</i>	17	Australie	- 7	6,6	0,14	2310	5	2,5	71	21	tr
<i>A. murrayana (D)</i>	26	Australie	-24	14	4,2	520	17	17	58	8	tr
<i>A. murrayana (NE)</i>	26	Australie	- 9	17	2,7	540	20	13	59	6	2
<i>A. new P.31</i>	26	Australie	-32	6	0,23	560	30,5	2,5	46	5	16
<i>A. podalyriaefolia</i>	7	Afr. du Sud	+ 5				5		79	15	1
<i>A. pycnantha</i>	16	Afr. du Sud	- 7			3700	5		67	26	2
<i>A. resinomarginea</i>	30	Australie	+ 5	4,5	0,83	630	7,5	7,5	65	7	tr
<i>A. retinodes</i>	14	Uruguay	+ 1	9,5	2,1	1770	7,5	2,5	76	12	2
<i>A. rostelifera</i>	26	Australie	+90	10	0,18	690	21	5	58	12	4
<i>A. rubida</i>	14	Australie	-25	9,7	2	3010	4,5	1,5	63	30	1
<i>A. saliciformis</i>	26	Australie	-54	39	1,2	1400	6,5	6,5	55	26	6
<i>A. saligna</i>	11	Afr. du Sud	-24				25		45	7	23
<i>A. xanthina</i>	26	Australie	+20	11	0,67	910	12,5	6,5	52	29	tr
série de Benthams <i>Botryocephalae</i>											
<i>A. baileyana</i>	7	Afr. du Sud	+ 7				4		80	12	4
<i>A. dealbata</i>	20	Tanganyika	-25	21,5	0,61	1840	9,5		41	41	6
<i>A. dealbata l</i>	21	Afr. du Sud	+ 3	7,6	0,28	2310	2,1	5,5	62	21	9
<i>A. dealbata subalpi</i>	9	Australie	- 1	5	0,4	2670	4	3	71	18	4
<i>A. deanei</i>	2	Australie	-66	12,5	1,25	1350	8,5	4,5	38	43	6
<i>A. deanei paucijuga</i>	9	Australie	-66	13	1,3	1350	9	4,5	38	43	6
<i>A. deanei paucijuga</i>	9	Australie	-70	20	0,8	1175	13	2,5	30	43	12
<i>A. decurrens</i>	1	Afr. du Sud	-46			3300					
<i>A. elata</i>	7	Afr. du Sud	+ 6				3		77	17	3

[α] : pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm dans H₂O ou NaCl 1M (25° C); [η] : viscosité intrinsèque dans NaCl 1M (25° C); % N : pourcentage massique d'azote; M eq : masse d'échantillon pour un équivalent acide; % Ac Gluc, Ac 4-O-Me Gluc, Gal, Ara, Rh : pourcentages massiques respectifs d'acides glucuronique et 4-O-méthyl glucuronique, galactose, arabinose et rhamnose.

* Voir références bibliographiques en page 348.

Nom	Réf*	Origine	[α]	[η]	% N	M eq	Ac Gluc %	Ac 4-O-Me Gluc %	Gal %	Ara %	Rh %
<i>A. erubescens</i>	23	Afr. du Sud	-31	8	1,08	874	11,7	8,4	39	17	12
<i>A. filicifolia</i>	7	Australie	+7			4300	4		81	14	1
<i>A. filicifolia I</i>	2	Australie	+4	4,2	0,27	4260	1,4	2,8	80	15	1
<i>A. filicifolia II</i>	2	Australie	-10	6,3	0,29	4070	1,7	2,6	76	18	2
<i>A. filicifolia III</i>	2	Australie	- 2	6,4	0,21	3610	1,8	3,1	77	16	2
<i>A. irrorata</i>	30	Australie	-49	14	1,57	1070	14	14	44	30	9
<i>A. leucoclada</i>	2	Australie	- 4	4,4	0,04	2890	1,8	4,0	80	12	2
<i>A. mearnsii</i>	7	n.d.	-49				9		38	45	7
<i>A. mearnsii</i>	1	Afr. du Sud	-55			1800					
<i>A. mearnsii</i>	3	Jamaïque	-61				12,1				
<i>A. mollissima</i>	13	Afr. du Sud	-49			1900	9		38	45	7
<i>A. parramattansii I</i>	2	Australie	-49	15,1	1,17	1255	9,0	5	38	42	6
<i>A. parramattansii II</i>	2	Australie	-77	23	1,55	1175	8,4	7,4	39	41	4
<i>A. parvipinnula</i>	2	Australie	-54	12	1,01	1200	9,7	5	40	40	5
<i>A. silvestris</i>	2	Australie	- 8	6,1	0,21	1255	6,0	8	71	12	3
<i>A. terminalis</i>	2	Afr. du Sud	+ 5	6,4	0,55	3850	2,0	2,6	82	12	1
<i>A. trachyphloia</i>	2	Australie	-56	16,6	1,03	1415	6,3	6,1	56	27	5
série de Bentham <i>Phyllodinae</i> sous-série <i>Juliflorae</i>											
<i>A. auriculiformis</i>	22	Nlle Guinée	+19	22	1,14	590	19,5	10,2	58	9	3
<i>A. difficilis</i>	30	Australie	-40	18	7,5	930	17	2	50	30	1
<i>A. difficilis A</i>	18	Australie	-40	18	7,5	930	2	17	50	30	tr
<i>A. difficilis B</i>	18	Australie	-10	30	8,5	530	8	25	49	21	tr
<i>A. dimidiata</i>	18	Australie	- 1	26	0,26	2150	6,5	15	49	39	4
<i>A. eriopoda</i>	18	Australie	+5	19	6,7	1180	9	8	18	67	tr
<i>A. holosericea</i>	22	Nlle Guinée	+ 3	19	0,28	1010	14,5	2,8	56	20	6

[α] : pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm dans H₂O ou NaCl 1M (25° C); [η] : viscosité intrinsèque dans NaCl 1M (25° C); % N : pourcentage massique d'azote; M eq : masse d'échantillon pour un équivalent acide; % Ac Gluc, Ac 4-O-Me Gluc, Gal, Ara, Rh : pourcentages massiques respectifs d'acides glucuronique et 4-O-méthyl glucuronique, galactose, arabinose et rhamnose.

* Voir références bibliographiques en page 348.

Nom	Réf*	Origine	[α]	[η]	% N	M eq	Ac Gluc %	Ac 4-O-Me Gluc %	Gal %	Ara %	Rh %
<i>A. leptostachya</i>	22	Australie	+58	16,7	0,66	475	23,6	13,4	54	7	2
<i>A. maidenii</i>	18	Australie	-37	20	1,3	650	24	3	51	6	17
<i>A. mangium</i>	22	Malaisie	+36	27,7	0,98	545	23,2	9	56	10	2
<i>A. pubifolia</i>	22	Australie	-58	25,6	1,66	680	18,7	7,2	46	25	3
<i>A. stipuligera</i>	18	Australie	-19	21	6,3	610	0	29	46	25	tr
<i>A. torulosa B</i>	18	Australie	-41	69	7,2	957	10	9	53	28	tr
<i>A. tumida A</i>	18	Australie	-48	11	6,0	660	2	25	44	29	tr
<i>A. tumida B</i>	18	Australie	-9	30	7,1	480	4	33	49	14	tr
série de Bentham <i>Gummiferae</i>											
<i>A. arabica</i>	20	Soudan	+100	12,5	0,07	2370	7,4		36	54	0,4
<i>A. calcigera</i>	19	Australie	+97	15	0,15	1430	7,5	4,5	34	54	tr
<i>A. drepanolobium</i>	20	Tanganyika	+75	16,6	1,12	2060	8,6		26	56	1
<i>A. drepanolobium</i>	25	Tanganyika	+78		1,11	1976	7	2	38	52	1
<i>A. ehrenbergiana A</i>	19	Mali	-7	7	0,09	1060	12	5	56	17	10
<i>A. ehrenbergiana B</i>	19	Mali	-9	8	0,12	810	18,5	3,5	55	13	10
<i>A. ehrenbergiana C</i>	19	Mali	-3	8	0,11	820	19	3	51	16	11
<i>A. erioloba A</i>	4	Afr. du Sud	-43		9,0		0	20,0	37	36	0
<i>A. fischeri</i>	12	Tanzanie	+68	12	0,46	1210	4	11	36	44	5
<i>A. fistula</i>	20	Soudan	+65	19,4	0,06	1530	11,5		37	50	0,4
<i>A. gerrardii</i>	5	Zimbabwe	+80	10,0	1,86	1065	7	9	40	43	1
<i>A. giraffae</i>	1	Afr. du Sud	+28			730					
<i>A. hebeclada</i>	23	Namibie	+28	13	9,40	521	18,8	15,0	44	14	8
<i>A. hebeclada I</i>	8	Afr. du Sud	+70		1,9		16		26	56	1
<i>A. hebeclada II</i>	8	Namibie	+28		9,4		34		44	14	8
<i>A. hockii</i>	19	Ghana	+91	13	0,23	1460	8,5	3,5	50	30	8

[α] : pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm dans H₂O ou NaCl 1M (25° C); [η] : viscosité intrinsèque dans NaCl 1M (25° C); % N : pourcentage massique d'azote; M eq : masse d'échantillon pour un équivalent acide; % Ac Gluc, Ac 4-O-Me Gluc, Gal, Ara, Rh : pourcentages massiques respectifs d'acides glucuronique et 4-O-méthyl glucuronique, galactose, arabinose et rhamnose.

* Voir références bibliographiques en page 348.

Nom	Réf*	Origine	$[\alpha]$	$[\eta]$	% N	M eq	Ac Gluc %	Ac 4-O-Me Gluc %	Gal %	Ara %	Rh %
<i>A. kamerunensis</i>	12	Afr. Tropicale	+29	15	0,13	670	22	4	26	36	12
<i>A. karroo</i>	19	n.d.	+53	17	0,15	1250	11,5	2,5	50	28	7
<i>A. karroo</i>	7	n.d.	+54				14		37	44	5
<i>A. kirkii</i>	30	Namibie	+54	8	0,09	1817	5,6	4,1	36	46	8
<i>A. newbrowunii</i>	23	Namibie	+43	13	0,14	777	19,6	3,0	45	27	7
<i>A. nilotica</i>	20	Soudan	+108	9,5	0,02	1890	3	6	44	46	0,4
<i>A. nubica</i>	15	Soudan	+98	9,8	0,2	3030	6,5	0,5	33	59	1
<i>A. reficiens</i>	23	Namibie	+89	12	0,65	1117	5,7	10,1	41	35	8
<i>A. robusta</i>	6	Afr. du Sud	+36		2,8		9		40	50	1
<i>A. seyal</i>	15	Soudan	+51	12,1	0,14	1470	6,5	5,5	38	46	4
<i>A. sieberana l</i>	21	Soudan	+108	10	0,34	2070	3,9	4,6	30	57	5
<i>A. sieberana v.sie.</i>	19	Soudan	+106	12	0,35	2300	3,5	4,5	28	60	4
<i>A. sieberana v.vil.</i>	19	Ghana	+103	12	0,19	1230	10	4	35	47	4
<i>A. spirocarpa</i>	12	Afrique-Israël	+61	10	1,27	920	16	3	26	47	8
<i>A. stenocarpa</i>	12	Afr. tropicale	+14	9	0,38	1045	12	5	41	32	10
<i>A. tortilis</i>	8	Afr. du Sud	+75		1,9		8		23	66	
<i>A. xanthophloea A</i>	19	Kenya	+35	15	0,14	1050	2,5	14,5	54	23	6
<i>A. xanthophloea B</i>	19	Kenya	+44	24	0,39	1120	4	12	61	16	7
série de Bentham <i>Vulgares</i>											
<i>A. campylacantha</i>	20	Soudan	- 3	16	0,28	2020	8,7		54	27	7
<i>A. catechu</i>	20	n.d.	-32			1025	18		50	17	14
<i>A. fleckii</i>	23	Afr. du Sud	-32	13	0,58	918	16,4	2,8	39	25	14
<i>A. goetzii</i>	5	Zimbabwe	-36	21,0	0,89	755	17	6	46	22	9
<i>A. laeta</i>	24	Soudan	-35		0,66	1300	13,6		41	34	12
<i>A. mellifera deti.</i>	23	Namibie	-45	21	1,30	822	16,5	4,9	44	25	9

$[\alpha]$: pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm dans H₂O ou NaCl 1M (25° C); $[\eta]$: viscosité intrinsèque dans NaCl 1M (25° C); % N : pourcentage massique d'azote; M eq : masse d'échantillon pour un équivalent acide; % Ac Gluc, Ac 4-O-Me Gluc, Gal, Ara, Rh : pourcentages massiques respectifs d'acides glucuronique et 4-O-méthyl glucuronique, galactose, arabinose et rhamnose.

* Voir références bibliographiques en page 348.

Nom	Réf*	Origine	[α]	[η]	% N	M eq	Ac Gluc %	Ac 4-O-Me Gluc %	Gal %	Ara %	Rh %
<i>A. mellifera suda.</i>	23	Soudan	-57	23,5	1,45	843	10,7	10,2	43	27	9
<i>A. senegal</i>	34	Soudan	-24		0,33	1177					
<i>A. senegal</i>	36	Soudan	-26			1430	12		44	35	9
<i>A. senegal</i>	37	n.d.	-27								
<i>A. senegal</i>	33	Soudan	-30		0,34		19,5		36	31	13
<i>A. senegal</i>	38	Soudan-Nigeria	-30	16	0,34	1050	16	1,5	44	25	14
<i>A. senegal</i>	30	n.d.	-31	17	0,33	1040	15,8	1,4	46	24	13
<i>A. senegal</i>	31	Soudan	-31	20	0,33	1290	16,7		34	25	12
<i>A. senegal</i>	31	Soudan	-31	20	0,33	1290	19		39	28	14
<i>A. senegal</i>	7	n.d.	-32				16		44	28	12
<i>A. senegal</i>	39	Commercial	-20	15	0,34	980	18		48	25	9
<i>A. senegal</i>	32	Soudan	-27	20,6	0,35	1047	16,5	1,5	46	30	16
<i>A. senegal</i>	32	Soudan	-30	13,4	0,29						
<i>A. senegal</i>	32	Soudan	-31	19,9	0,33	1085	16	1,5	40	28	16
<i>A. senegal</i>	35	n.d.	-32				28,3		30	34	14
<i>A. senegal "20"</i>	27	Iranex-Soudan	-29	20,6	0,29	1125					
<i>A. senegal "21"</i>	27	Iranex-Soudan	-27	21,0	0,30	1173					
<i>A. senegal "25"</i>	27	Iranex-Soudan	-32	22,8	0,30	1183					
<i>A. senegal kordofan</i>	28	Soudan	-28	23,1	0,34	1110					
<i>A. senegal kordofan</i>	29	Soudan	-32		0,28		20		31	23	10
<i>A. senegal nigerian</i>	28	Nigeria	-30	23,5	0,30	1380					
<i>A. sundra</i>	20	n.d.	-30			980	18		42	28	14

[α] : pouvoir rotatoire spécifique à 589 nm dans H₂O ou NaCl 1M (25° C) ; [η] : viscosité intrinsèque dans NaCl 1M (25° C) ; % N : pourcentage massique d'azote ; M eq : masse d'échantillon pour un équivalent acide ; % Ac Gluc, Ac 4-O-Me Gluc, Gal, Ara, Rh : pourcentages massiques respectifs d'acides glucuronique et 4-O-méthyl glucuronique, galactose, arabinose et rhamnose.

* Voir références bibliographiques en page 348.

Références

- 1 - KAPLAN (M.),
STEPHEN (A. M.), 1967 -
Tetrahedron, 23 : 193-198.
- 2 - ANDERSON (D. M. W.),
BELL (P. C.), McNAB (C. G. A.), 1971 -
Carbohydr. Res., 20 : 269-274.
- 3 - ASPINALL (G. O.),
CARLYLE (J. J.), YOUNG (R.), 1968 -
Carbohydr. Res., 7 : 421-430.
- 4 - GAMMON (D. W.), STEPHEN (A. M.),
CHURMS (S. C.), 1986 -
Carbohydr. Res., 158 : 157-171.
- 5 - ANDERSON (D. M. W.),
MCDUGALL (F. J.), 1987 -
Food Hydrocolloids, 1 (4) : 327-331.
- 6 - CHURMS (S. C.),
STEPHEN (A. M.), 1984 -
Carbohydr. Res., 133 : 105-123.
- 7 - STEPHEN (A. M.), 1987 -
S. Afr. J. Chem., 40 (2) : 89-99.
- 8 - CHURMS (S. C.), STEPHEN (A. M.),
STEYN (C. B.), 1986 -
Phytochem., 25 (12) : 2807-2809.
- 9 - ANDERSON (D. M. W.),
FARQUHAR (J. G. K.),
McNAB (C. G. A.), 1984 -
Phytochem., 23 (3) : 579-580.
- 10 - CHURMS (S. C.),
MERRIFIELD (E. H.),
STEPHEN (A. M.), 1981 -
S. Afr. J. Chem., 34 (1) : 8-11.
- 11 - CHURMS (S. C.),
MERRIFIELD (E. H.), MILLER (C. L.),
STEPHEN (A. M.), 1979 - *S. Afr.
Tydskr. Chem.*, 32 (3) : 103-106.
- 12 - ANDERSON (D. M. W.),
MORRISON (N. A.), 1989 -
Food Hydrocolloids, 3 (1) : 57-63.
- 13 - STEPHEN (A. M.), 1951 -
J. Chem. Soc., 138 : 646-649.
- 14 - ANDERSON (D. M. W.),
BELL (P. C.), McNAB (C. G. A.), 1972 -
Phytochem., 11 : 1751-1754.
- 15 - ANDERSON (D. M. W.), 1978 -
Kew Bulletin, 32 (3) : 529-536.
- 16 - CHURMS (S. C.),
MERRIFIELD (E. H.),
STEPHEN (A. M.), 1977 -
Carbohydr. Res., 55 : 3-10.
- 17 - ANDERSON (D. M. W.),
GILL (M. C. L.), JEFFREY (A. M.),
MCDUGALL (F. J.), 1985 -
Phytochem., 24 (1) : 71-75.
- 18 - ANDERSON (D. M. W.),
FARQUHAR (J. G. K.),
McNAB (C. G. A.), 1983 -
Phytochem., 22 (11) :
2481-2484.
- 19 - ANDERSON (D. M. W.),
BRIDGEMAN (M. M. E.),
DE PINTO (G.), 1984 -
Phytochem., 23 (3) : 575-577.
- 20 - ANDERSON (D. M. W.),
KARAMALLA (K. A.), 1966 -
J. Chem. Soc., (C) : 762-764.
- 21 - ANDERSON (D. M. W.),
BELL (P. C.), CONANT (G. H.),
McNAB (C. G. A.), 1973 -
Carbohydr. Res., 26 : 99-104.
- 22 - ANDERSON (D. M. W.),
GILL (M. C. L.), 1975 -
Phytochem., 14 : 739-741.
- 23 - ANDERSON (D. M. W.),
FARQUHAR (J. G. K.), 1979 -
Phytochem., 18 : 609-610.
- 24 - ANDERSON (D. M. W.),
SMITH (R. N.), 1967 -
Carbohydr. Res., 4 : 55-62.
- 25 - ANDERSON (D. M. W.),
DEA (I. C. M.), 1967 -
Carbohydr. Res., 5 : 461-469.

- 26 - ANDERSON (D. M. W.),
GILL MCL, MCNAB (C. G. A.),
DE PINTO (G.) 1984 -
Phytochem., 23 (9) : 1923-1926.
- 27 - VANDEVELDE (M. C.),
FENYO (J. C.), 1985 -
Carbohydrate Polymers, 5 : 251-273.
- 28 - SNOWDEN (M.J.), PHILLIPS (G. O.),
WILLIAMS (P. A.), 1988 -
« Gums and Stabilisers for the Food
Industry 4 », (G. O.) Phillips,
(D. J.) Wedlock, (P. A.) Williams éd. :
IRL Press, Oxford, GB 489-496.
- 29 - RANDALL (R. C.), PHILLIPS (G. O.),
WILLIAMS (P. A.), 1988 -
Food Hydrocolloids, 2 (2) : 131-140.
- 30 - DICKINSON (E.),
MURRAY (B. S.), STAINSBY (G.),
ANDERSON (D. M. W.), 1988 -
Food Hydrocolloids, 2 (6) : 477-490.
- 31 - ANDERSON (D. M. W.),
STODDART (J. F.), 1966 -
Carbohydr. Res., 2 : 104-114.
- 32 - ANDERSON (D. M. W.),
DEA (I. C. M.), KARAMALLA (K. A.),
SMITH (J. F.), 1968 -
Carbohydr. Res., 6 : 97-103.
- 33 - RANDALL (R. C.), PHILLIPS (G. O.),
WILLIAMS (P. A.), 1989 -
Food Hydrocolloids,
3 (1) : 66-75.
- 34 - THOMAS (A. W.),
MURRAY Jr (H. A.), 1928 -
J. Phys. Chem., 32 : 676-697.
- 35 - BUTLER (C. L.),
CRETCHER (L. H.), 1929 -
J. Am. Chem. Soc.,
51 : 1519-1525.
- 36 - CHURMS (S. C.),
MERRIFIELD (E. H.),
STEPHEN (A. M.), 1983 -
Carbohydr. Res., 123 : 267-279.
- 37 - O'SULLIVAN (C.), 1884 -
J. Chem. Soc., 45 : 41-57.
- 38 - ANDERSON (D. M. W.),
BROWN DOUGLAS (D. M.),
MORRISON (N. A.),
WEIPING (W.), 1990 -
Food Addit. Contam.,
7 (3) : 303-321.
- 39 - ANDERSON (D. M. W.),
McDOUGALL (F. J.), 1987 -
Food Addit. Contam.,
4 (3) : 247-55.

Diversité génétique et fixation biologique de l'azote chez les acacias

Mamadou GUEYE,
Microbiologiste

Ibrahima NDOYE,
Microbiologiste

Introduction

Fondamentalement, tous les arbres jouent les mêmes rôles dans la gestion conservatoire des sols : prévention de la désertification, atténuation de l'érosion et durabilité de la fertilité des sols. La spécificité des arbres fixateurs d'azote réside dans le fait qu'ils sont capables de se développer dans des sols pauvres, dont ils améliorent la fertilité par un transfert d'azote aux cultures (généralement céréales) associées. Cette contribution dépend en grande partie de la quantité d'azote fixé par voie symbiotique. Or, de nombreuses données, accumulées ces dernières années, montrent une grande diversité chez les arbres, particulièrement chez *Acacia*, dans leur aptitude à fixer l'azote (Sanginga *et al.*, 1990; Ndoye *et al.*, 1995; Gueye *et al.*, 1997).

L'objectif de cette communication est de montrer, par des exemples précis, la variabilité intra- et interspécifique, chez *Acacia*, de la fixation biologique de l'azote.

■ Nodulation des acacias

La formation des nodules est la première étape de la fixation biologique de l'azote chez les légumineuses. La plupart des espèces d'*Acacia* forment des nodules avec les rhizobiums du groupe cowpea (Date, 1977). Cependant, Dreyfus et Dommergues (1981) ont décrit une diversité dans l'affinité des acacias à former des nodules avec des rhizobiums à croissance lente ou rapide. Ils distinguent ainsi trois groupes d'espèces d'*Acacia* :

(i) les espèces dont la nodulation est induite par des souches de *Bradyrhizobium* à croissance lente (*Faidherbia albida* (syn. *Acacia albida*), *A. holosericea*, *A. melanoxydon*, *A. mearnsii*);

(ii) les espèces dont la nodulation est induite par des souches de *Rhizobium* à croissance rapide (*A. nilotica*, *A. constricta*, *A. rad-diana*, *A. senegal*);

(iii) les espèces qui peuvent être nodulées indifféremment par l'un ou l'autre type de rhizobium (*A. cyanophylla*, *A. seyal*, *A. tumida*). Très récemment, Gueye (1992) a montré que *F. albida* peut également être nodulé par des souches de *Bradyrhizobium* à croissance rapide.

Par ailleurs, une différence génétique très significative a été observée au Sénégal dans l'aptitude de *A. senegal* et *A. laeta*, deux espèces productrices de gomme, à former des nodules. En effet, inoculée avec la même souche de *Rhizobium*, la seconde espèce produit 50 % de biomasse nodulaire de plus que la première (Badji *et al.*, 1988).

■ Variabilité génétique dans la fixation biologique de l'azote chez les acacias

Des expériences en pots et quelques rares expériences au champ ont mis en évidence des différences génétiques très significatives entre

les espèces et à l'intérieur d'une même espèce d'arbres fixateurs d'azote. Les expériences en pot révèlent le potentiel fixateur d'azote tel qu'il a été défini par Dommergues (1987). Ainsi, chez les acacias, il est possible de distinguer ceux qui ont un potentiel fixateur élevé tel qu'*A. mangium* qui peut fixer 100 à 300 kg N.ha⁻¹.an⁻¹) de ceux qui ont un potentiel faible comme *F. albida*, *A. senegal* ou *A. pellita* qui fixent moins de 20 kg N.ha⁻¹.an⁻¹) (Langkamp *et al.*, 1979).

Cette différence génétique chez les acacias a été décrite par Schulze *et al.* (1991) dans les conditions arides de Namibie. Ces auteurs ont calculé, à partir de l'abondance isotopique naturelle en azote-15, que la proportion d'azote dérivé de la fixation (% Ndfa) représente 2 %, 49 % et 71 % de l'azote total pour respectivement *A. albida*, *A. hereorensis* et *A. melifera*.

La variabilité génétique dans l'aptitude des acacias à fixer l'azote a également été mise en évidence au Sénégal (Ndoye *et al.*, 1995; Gueye *et al.*, 1997). En effet, dans des expériences en pots, et en utilisant la méthode de dilution isotopique de l'azote-15 pour estimer le potentiel fixateur, ces auteurs ont remarqué que *F. albida*, *A. raddiana*, *A. senegal* et *A. seyal* ont des potentiels fixateurs d'azote différents. Les valeurs de % Ndfa d'*A. seyal* (63 %) et d'*A. raddiana* (62 %) sont deux fois plus élevées que celles d'*A. senegal* (34 %) et de *F. albida* (37 %). Les premiers peuvent être considérés comme des acacias à haut potentiel fixateur d'azote alors que les seconds doivent être rangés parmi ceux à faible potentiel.

La variabilité intraspécifique des acacias à fixer l'azote a été mise en évidence dans le cas de *F. albida* (Gueye *et al.*, 1997). En évaluant le potentiel fixateur d'azote de *F. albida*, ces auteurs ont remarqué des différences significatives entre sept provenances : Dem et Gomblora du Burkina Faso, Merina, Dangalma, Ndiogolor, Pire et Kabrousse du Sénégal. Bien que les masses nodulaires soient plus élevées chez les provenances de Merina et Dangalma (respectivement 460 et 420 mg.plante⁻¹), ces provenances ne fixent pas d'azote. La provenance de Kabrousse, avec 290 mg de nodules par plante, a le potentiel fixateur le plus élevé (%Ndfa = 38,2) (tabl. 1). Ces résultats confirment ceux déjà rapportés par Sanginga *et al.* (1990) pour des provenances de *F. albida* originaires de 12 pays d'Afrique (tabl. 2).

Provenances de <i>F. albida</i>	Ndfa (%)	N ₂ fixé (mg pl. ⁻¹)
Merina (S)	0,0	0,000
Dangalma (S)	0,0	0,000
Ndiongolor (S)	26,0	0,026
Pire (S)	25,5	0,024
Kabrousse (S)	38,2	0,440
Gombolora (BF)	13,1	0,100
Dem (BF)	19,2	0,160

■ Tableau 1

Fixation d'azote par sept provenances de *F. albida*. Les plantes sont cultivées dans des pots contenant 20 kg de sol non stérile (Gueye *et al.*, 1997). % Ndfa : proportion de l'azote total provenant de la fixation. (S) : Sénégal; (BF) : Burkina Faso.

Provenances de <i>F. albida</i>	Ndfa (%)	N ₂ fixé (mg pl. ⁻¹)
Afrique du Sud	21	5
Ethiopie	17	3
Burundi	16	3
Mali	14	3
Zimbabwe	6	5
Malawi	13	3
Sénégal	20	3
Burkina Faso	27	7
Zambia	21	7
Kenya	16	4
Niger	37	9
Cameroun	27	5

■ Tableau 2

Fixation d'azote par des provenances de *F. albida* originaires de 12 pays africains. (Sanginga *et al.*, 1990). Ndfa : proportion de l'azote total provenant de la fixation.

Conclusion

La diversité des aptitudes des espèces et des provenances d'acacias à fixer l'azote traduit probablement l'existence d'une réserve de variabilité génétique. Cette réserve est susceptible d'être exploitée pour faciliter la restauration de la fertilité des sols. Les résultats décrits ci-dessus peuvent guider dans le choix des espèces (par exemple *A. seyal*) ou des provenances (par exemple la provenance Kabrousse de *F. albida*) les plus fixatrices.

Bibliographie

- BADJI (S.), DUCOUSSO (M.), GUEYE (M.), et COLONNA (J. P.), 1988 - Fixation biologique de l'azote et possibilité de nodulation croisée chez les deux acacias producteurs de gomme dure : *Acacia senegal* L. Willd et *Acacia laeta* R. Br. C. R. Acad. Sci. Paris, (série III) 307 (11) : 663-668.
- DOMMERGUES (Y. R.), 1987 - "The role of biological nitrogen fixation in agroforestry." In Stepler HA and Nair PKR (Eds) Agroforestry, a decade of development. (H. A.) HA Stepler, (P. K. R.) Nair eds Eds, ICRAF, Nairobi, 245-271.
- GUEYE (M.), 1992 - *Acacia albida* : nodulation by fast- and slow- growing rhizobia. In RJ Vandelbeldt Ed, *Faidherbia albida* in the west african semi-arid tropics, RJ Vandelbeldt Ed., ICRISAT and ICRAF, Niamey, 149-150.
- GUEYE (M.), NDOYE (I.), DIANDA (M.), DANSO (S. K. A.), and DREYFUS (B.), 1997 - Active N₂ fixation in several *Faidherbia albida* provenances. *Arid Soil Res. and Rehab.*, 11 : 63-70.
- LANGKAMP (P. J.), SWINDEN (L. B.), and DALLING (M.J.), 1979 - Nitrogen fixation (acetylene reduction) by *Acacia pellita* on areas restored after mining at groote Eylandt, Northern Territory. *Austr. J. Bot.*, 27 : 353-361.
- NDOYE (I.), GUEYE (M.), DANSO (S. K. A.), and DREYFUS (B.), 1995 - Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* and *Acacia seyal* estimated using the ¹⁵N isotope dilution technique. *Plant Soil*, 172 : 175-180.
- SANGINGA (N.), BOWEN (G. D.), and Danso (S. K. A.), 1990 - Assessment of genetic variability for N₂ fixation between and within provenances of *Leucaena leucocephala* and *Acacia albida* estimated by using ¹⁵N labelling techniques. *Plant and Soil*, 127 : 169-178.
- SCHULZE (E. D.), GEBAUER (G.), ZIEGLER (H.), and LANGE (O. L.), 1991 - Estimates of nitrogen fixation by trees on an aridity gradient in Namibia. *Oecologia*, 88 : 451-459.

Organismes
associés aux acacias

partie 6



Acacia : nodulation et rhizobiums associés

Philippe de LAJUDIE,
Taxonomie microbienne

Nicolas DUPUY,
Microbiologiste

Amadou NDIAYE,
Microbiologiste

Marc NEYRA,
Microbiologiste

Catherine BOIVIN,
Microbiologiste

Moniek GILLIS,
Microbiologiste

Bernard DREYFUS,
Microbiologiste

Introduction

La symbiose légumineuse-rhizobium est le résultat d'une interaction hautement spécifique entre la plante et la bactérie. Après les mécanismes complexes de reconnaissance entre les deux organismes, la bactérie induit chez la plante la formation d'un organe spécialisé, le nodule, à l'intérieur duquel la bactérie se différencie en bactéroïde capable de fixer l'azote atmosphérique. L'établissement et le fonctionnement de la symbiose sont sous le contrôle génétique de chacun des deux partenaires.

Les légumineuses constituent la troisième super-famille par ordre d'importance chez les angiospermes. Parmi les 17 à 19000 espèces de légumineuses décrites, seulement 2800 ont été examinées pour la nodulation racinaire. Cependant, la nodulation d'un nombre de plus en plus grand d'espèces est peu à peu découverte (Moreira *et al.*, 1992; Jeder *et al.*, 1996). Les légumineuses se répartissent en trois familles : les *Caesalpinioideae*, les *Fabaceae* et les *Mimosoideae*. Parmi les *Caesalpinioideae*, la nodulation est rare sauf dans la tribu des *Caesalpinieae* et le genre *Chamaecrista* (*Cassiae*). Toutes les

tribus des *Fabaceae* sont nodulées sauf les *Dipterygeae*. La nodulation est générale chez les *Mimosoideae*, à l'exception de quatre groupes de la tribu des *Mimoseae* et de quelques espèces d'*Acacia*.

Le genre *Acacia* comprend plus de 1200 espèces, dont 140 sont natives d'Afrique (Harrier *et al.*, 1995) : la plupart de celles-ci sont capables de former des nodules fixateurs d'azote, mais 17 espèces sont jusqu'à présent considérées comme incapables de noduler. Il est possible de distinguer ces dernières par analyse de 31 caractères morphologiques et aussi par des techniques moléculaires comme les RAPD*. Il semble en outre que plusieurs de ces *Acacia* possèdent des gènes impliqués dans la nodulation mais qui ne s'expriment pas (Harrier *et al.*, 1995). Dupuy (1993), Lortet *et al.* (1996a, b), Ba (1996) et Boivin *et al.* (ce volume) ont étudié différents aspects de l'établissement de la symbiose chez les acacias sahéliens, en particulier l'organogénèse du nodule et l'identification des signaux symbiotiques.

Cette présentation est une revue bibliographique sur la diversité des rhizobiums associés aux acacias, et développe plus en détail les études menées au Sénégal.

Effet de la nodulation des acacias sur la croissance

Les informations concernant l'effet de la nodulation sur la croissance de l'arbre sont peu nombreuses et peu généralisables. La quantification de l'effet de la nodulation se heurte à un problème méthodologique. De plus, le facteur rhizobium n'est souvent pas maîtrisé, en particulier par faute d'une caractérisation suffisante des souches. Cependant, il est communément reconnu que l'inoculation des acacias avec des souches efficaces a un effet positif sur la croissance des arbres au cours des stades jeunes (plantes en tubes ou en pépinières), et sur le taux de survie des jeunes plants après transplantation. Cet effet est pourtant très controversé après la pre-

* Voir liste des abréviations en fin d'article.

mière année sur le terrain. La variabilité génétique intraspécifique de la plante semble être très importante en ce qui concerne le potentiel fixateur d'azote : les différences constatées entre individus sont d'un facteur 2 à 3 dans le cas de *Faidherbia albida* (Sanginga *et al.*, 1990). NDoye *et al.* (1995) ont pu, par des méthodes isotopiques, quantifier l'azote fixé par les *Acacia* et montrer, qu'excepté *A. seyal*, les acacias comme *A. raddiana*, *A. senegal* ou *Faidherbia albida* (syn. *Acacia albida*) présentent un faible potentiel fixateur d'azote.

Turk et Keyser (1992) ont étudié la spécificité des rhizobiums pour la nodulation et la fixation d'azote chez les arbres, dont plusieurs espèces d'*Acacia*. D'autres essais concernant des *Acacias* d'Australie ont été réalisés par le Cirad-forêt en Côte d'Ivoire, au Bénin et dans les îles Cook (Prin *et al.*, 1993). Sutherland *et al.* (1995) ont par ailleurs rapporté des essais d'inoculation de divers *Acacia* au Kenya. Plusieurs essais d'inoculation en milieu paysan ont été effectués au Sénégal par le MIRCEN.

Les études portant sur la quantification des effets de la nodulation sur la croissance et les essais d'inoculation se sont heurtés le plus souvent au manque de données sur les microsymbiontes. Les souches de rhizobium utilisées sont souvent mal caractérisées, et l'inoculum mal contrôlé dans son devenir, faute de moyens d'identification fiable. Ce sont là certaines des raisons pour lesquelles plusieurs équipes dans le monde se sont intéressées ces dernières années à la caractérisation et à la taxonomie des rhizobiums.

■ Taxonomie et diversité des rhizobiums d'acacia

La taxonomie des *Rhizobiaceae* a connu de profonds remaniements au cours des dix dernières années, du fait de l'abandon du spectre d'hôte comme important critère pris en compte pour la définition des espèces et de l'adoption des critères généralement retenus pour la classification bactérienne (Vandamme *et al.*, 1996). L'étude des

gènes codant pour l'ARN ribosomique 16S a démontré la proximité phylogénétique entre les genres *Rhizobium* et *Agrobacterium* d'une part, et entre *Bradyrhizobium*, *Rhodospseudomonas* et *Nitrobacter* d'autre part (Jarvis *et al.*, 1986; Willems et Collins, 1992; Willems et Collins, 1993; Yanagi et Yamasato, 1993; Sawada *et al.*, 1993; de Lajudie *et al.*, 1994; Van Berkum *et al.*, 1996). Ces relations phylogénétiques ont été confirmées par d'autres techniques de taxonomie complémentaires, permettant de caractériser les bactéries à différents niveaux de la cellule (taxonomie dite "polyphasique"), ce qui a permis d'aboutir à une classification plus précise (Young et Haukka, 1996). Puisque certaines branches d'*Agrobacterium* se trouvent mêlées avec des *Rhizobium*, on obtient une classification nouvelle dans les genres *Agrobacterium* et *Rhizobium* pour laquelle une nomenclature s'impose. Ainsi, on dénombre actuellement quatre genres parmi les bactéries symbiotiques des légumineuses, *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, et une vingtaine d'espèces (tabl. 1); un cinquième genre est reconnu, pour lequel le nom de *Mesorhizobium* a été proposé (Lindström *et al.*, 1995; Jarvis *et al.*, 1997).

Il est maintenant établi qu'une même plante peut être nodulée par des symbiontes taxonomiquement différents (de Lajudie *et al.*, 1994; Nour *et al.*, 1994; Nour *et al.*, 1995; Xu *et al.*, 1995; Van Berkum *et al.*, 1996; Boivin *et al.*, 1997). C'est le cas par exemple de *Leucaena*, *Phaseolus*, *Glycine*, *Sesbania*, *Acacia*, *Cicer*, *Medicago* etc. (tabl. 1).

Les premiers isollements de rhizobiums sur des arbres ont été effectués il y a plus d'un siècle, mais ce sont Allen et Allen (1936; 1939) qui ont rapporté les premiers travaux majeurs. Ils isolent une grande collection de souches, toutes à croissance lente, à partir de 72 espèces d'arbres et arbustes à Hawaï, et les classent dans des groupes d'inoculation croisée sur la base de leur infectivité (capacité à induire la formation de nodules) et de leur effectivité (capacité à fixer l'azote atmosphérique). Ainsi, jusqu'en 1964, on pensait que les arbres n'étaient nodulés que par des rhizobiums à croissance lente (Graham et Parker, 1964); plus tard, Trinick *et al.* (1965; 1968; 1980) montrent cependant que des souches à croissance rapide sont capables de noduler certains arbres appartenant aux genres *Leucaena*, *Mimosa*, *Acacia* et *Sesbania*. Dreyfus et Dommergues (1981) montrent ensuite que les espèces d'*Acacia* se répartissent en trois groupes selon

Genres	Espèces	Plantes hôtes	Références
Rhizobium (Jordan, 1984)	<i>R. leguminosarum</i>		Jordan, 1984
	biovar <i>viciae</i>	<i>Pisum, Vicia, Lathyrus, Lens</i>	Jordan, 1984
	biovar <i>trifolii</i>	<i>Trifolium</i>	Jordan 1984
	biovar <i>phaseoli</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	Jordan 1984
	<i>R. galegae</i>	<i>Galega orientalis</i>	Lindström <i>et al.</i> , 1989
	<i>R. tropici</i>	<i>P. vulgaris</i> L., <i>Leucaena</i>	Martinez-Romero <i>et al.</i> , 1991
	<i>R. elti</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	Segovia <i>et al.</i> , 1992
	<i>R. hainanensis</i>	Plus. esp. de regions arides	Chen <i>et al.</i> , 1994
(Meso) rhizobium (croissance rapide)	[<i>R.</i>] <i>loti</i>	<i>Lotus</i>	Jarvis <i>et al.</i> , 1982
	[<i>R.</i>] <i>huakuii</i>	<i>Astragalus sinicus, Acacia</i>	Chen <i>et al.</i> , 1991
	[<i>R.</i>] <i>ciceri</i>	<i>Cicer arietinum</i>	Nour <i>et al.</i> , 1994
	[<i>R.</i>] <i>tianshanense</i>	13 espèces tropicales.	Chen <i>et al.</i> , 1995
	[<i>R.</i>] <i>mediterraneum</i>	<i>Cicer arietinum</i>	Nour <i>et al.</i> , 1995
	Cluster U (a, b, c)	<i>Acacia, Prosopis</i>	de Lajudie <i>et al.</i> , 1994
	[<i>R.</i>] genosp. 3 & 4	<i>Cicer arietinum</i>	Nour <i>et al.</i> , 1995
Sinorhizobium (de Lajudie <i>et al.</i> , 1994)	<i>S. meliloti</i>	<i>Medicago, Melilotus, Trigonella</i>	Jordan, 1984 ; de Lajudie <i>et al.</i> , 1994
	<i>S. fredii</i>	<i>Glycine max</i>	Chen <i>et al.</i> , 1988 ; de Lajudie <i>et al.</i> , 1994
	<i>S. saheli</i>	<i>Sesbania</i> sp.	de Lajudie <i>et al.</i> , 1994
	<i>S. teranga</i>	<i>Sesbania, Acacia</i>	de Lajudie <i>et al.</i> , 1994
	<i>S. medicae</i>	<i>Medicago</i>	Rome <i>et al.</i> , 1996
	<i>S. sp.</i>	<i>Acacia, Prosopis</i>	Nick <i>et al.</i> , en préparation
Azorhizobium (Dreyfus <i>et al.</i> , 1988)	<i>A. caulinodans</i>	<i>Sesbania rostrata</i>	Dreyfus <i>et al.</i> , 1988
	<i>A. sp.</i>	<i>Sesbania rostrata</i>	Rinaudo <i>et al.</i> , 1991
Bradyrhizobium (Jordan, 1982)	<i>B. japonicum</i>	<i>Glycine max, G. soja</i>	Jordan, 1982
	<i>B. sp.</i>	<i>Vigna, Lupinus, Mimosa</i>	Jordan, 1982
		<i>Acacia</i>	Dupuy <i>et al.</i> , 1984
		<i>Aeschynomene</i>	Alazard, 1985 ; Young, 1991
		<i>B. elkanii</i>	<i>Glycine max</i>
	<i>B. liaoningensis</i>	<i>Glycine max, G. soja</i>	Xu <i>et al.</i> , 1995

■ Tableau 1
Classification des bactéries symbiotiques fixatrices d'azote de la famille des *Rhizobiaceae*.

qu'elles sont nodulées par *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* ou indifféremment par les deux espèces. A l'intérieur de ces 3 groupes, la spécificité de nodulation est variable selon les souches.

Depuis, plusieurs études, dans différentes régions du monde, ont été consacrées à l'inventaire des arbres capables de noduler (en particulier en ce qui concerne le genre *Acacia*) et à la caractérisation de la diversité naturelle des microsymbiotes associés. Au Brésil, Magalhaes *et al.* (1986), de Faria *et al.* (1984; 1987), Moreira *et al.* (1992; 1993) ont inventorié les légumineuses nodulées de la forêt amazonienne, et Moreira *et al.* (1993) ont mis en évidence la grande diversité des rhizobiums associés à ces plantes (une vingtaine de groupes différents). Les isolats de nodules d'*Acacia* sont retrouvés principalement dans le grand groupe des *Bradyrhizobium*.

Zhang *et al.* (1991) ont étudié 60 isolats de nodules d'*A. senegal* et de *Prosopis juliflora* du Soudan et ont montré qu'ils se répartissent en 12 groupes sur la base de l'analyse de 115 caractères phénotypiques. Ces souches sont caractérisées par une température maximum de croissance élevée (38-44 °C) et une grande résistance au sel (3 %). L'analyse de ces souches par des techniques moléculaires a confirmé ces résultats phénotypiques, justifiant la création d'au moins deux nouvelles espèces de *Sinorhizobium* (Zhang *et al.*, 1992; Zahran *et al.*, 1994; Lindström et Zahran, 1993; Haukka *et al.*, 1994; Nick *et al.*, 1995; Nick *et al.*, 1996).

En Chine, l'analyse taxonomique de 63 isolats correspondant à 21 espèces de légumineuses d'une région tropicale, dont certaines espèces d'*Acacia*, montre également une grande diversité avec 3 groupes de *Bradyrhizobium* et 3 groupes de souches à croissance rapide (Gao *et al.*, 1994).

Au Maghreb (Maroc, Tunisie, Lybie), les isolats d'*Acacia* forment plusieurs groupes de rhizobiums proches de *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* et de *Mesorhizobium* (Khbaya *et al.*, 1995).

Des collaborations se sont établies entre les équipes qui travaillent sur la diversité des souches d'*Acacia*, notamment en Afrique, pour essayer de relier taxonomiquement les divers nouveaux groupes de rhizobiums identifiés indépendamment.

Au Sénégal, une grande diversité de souches a été mise en évidence parmi les rhizobiums d'*Acacia* et de nombreux groupes taxono-

miques ont été identifiés. Une approche polyphasique a été utilisée pour caractériser et étudier les relations taxonomiques de nouveaux isolats (à croissance rapide) d'*Acacia* et de *Sesbania* au Sénégal (de Lajudie *et al.*, 1994). Deux méthodes fines (au niveau de l'espèce) ont d'abord été employées simultanément, la technique SDS-PAGE pour analyser les protéines cellulaires totales et le système miniaturisé API 50 (BioMérieux) qui permet de tester l'utilisation de 147 composés organiques comme seule source de carbone. Les deux approches faisaient apparaître le même groupage des souches, et plusieurs caractères discriminants permettaient de distinguer les trois groupes entre eux et aussi des autres espèces de rhizobiums. Le premier groupe (T) rassemble 10 souches d'*Acacia* et 13 souches de *Sesbania*; le second groupe (S) comprend 5 souches de *Sesbania*; le troisième groupe (U) est constitué de 24 souches d'*Acacia*. Les hybridations ADN : ARN et le séquençage de l'ADNr 16S ont été employées pour déterminer les relations phylogénétiques, et les hybridations ADN : ADN ont permis d'établir le statut d'espèces de ces groupes. Les résultats des différentes techniques employées dans cette approche de taxonomie polyphasique étaient parfaitement en accord pour conclure que les deux groupes T et S représentaient 2 nouvelles espèces, phénotypiquement distinctes, pour lesquelles nous avons proposé les noms de *teranga* et *saheli*. Un autre résultat de cette étude polyphasique a été de proposer une première étape dans la révision des genres *Agrobacterium* et *Rhizobium*, déjà préconisée par plusieurs auteurs, qui consiste à renommer cette branche. La règle de priorité prévalant en matière de nomenclature, le nom de *Sinorhizobium* a été retenu, le genre a été révisé, et *Rhizobium meliloti* a été reclassé comme *Sinorhizobium meliloti*.

Par contre, le troisième groupe (U), formé exclusivement d'isolats d'*Acacia*, montrait une hétérogénéité génétique considérable par hybridation ADN : ADN, et aucun niveau d'hybridation significatif avec son plus proche voisin phylogénétique *R. loti*. L'analyse d'une quinzaine de souches par rep-PCR confirme cette hétérogénéité. Par contre, les résultats obtenus sur une vingtaine de souches du groupe U par la technique ARDRA montrent la grande homogénéité phylogénétique de ces souches, confirmée par la séquence de l'ADN 16S trouvée identique chez 4 représentants du groupe.

En conclusion, ces souches pourraient donc être distinguées par phénotypie, SDS-PAGE, hybridations ADN : ADN, rep-PCR, mais

présentent une même séquence d'ARN 16S. En outre, des résultats préliminaires de séquençage 23S suggèrent d'importantes différences à ce niveau (Neyra, en préparation). Ces résultats suggèrent en théorie (Vandamme *et al.*, 1996) de proposer la création de trois nouvelles espèces pour classer les souches du groupe U ; cependant, considérant le fait que les souches du groupe U restent néanmoins très proches par les différentes techniques, possèdent la même séquence d'ARN 16S et présentent parfois des valeurs d'hybridation ADN : ADN à la limite du significatif, nous ne proposerons probablement qu'une seule espèce.

Localisation des rhizobiums dans le sol et nodulation des acacias dans la nature

D'une façon générale, il est difficile d'observer la nodulation des arbres dans la nature. Les nodules sont souvent très petits (quelques millimètres), parfois difficiles à distinguer d'une racine, et il est fréquemment délicat d'apporter la preuve qu'une racine nodulée trouvée dans le sol à proximité d'un arbre appartient de fait à cet arbre. Par ailleurs, les nodules sont parfois absents, comme dans les forêts en équilibre où l'azote n'est généralement pas le premier facteur limitant (de Faria *et al.*, 1984). Une situation analogue pourrait exister dans la région du Ferlo au Sénégal où, dans une zone précise comprise entre 14 et 22 m de profondeur, le sol présente des fortes teneurs en nitrate allant jusqu'à 180 mg.l⁻¹ (Deans *et al.*, 1994). Dans cette zone, aucune population de rhizobiums n'a pu être décelée. En outre, l'humidité du sol semble être un facteur important pour la nodulation et la fixation d'azote chez les *Acacia* (Danso *et al.* 1992 ; Rouspard, ce volume). Dupuy (1993) a pu mettre en évidence des centaines de petits nodules roses sur *Faidherbia albida* au cours de la saison sèche dans un sol humide de rizière en Casamance (Sénégal), alors qu'il n'a jamais pu trouver de nodule sur des racines de *F. albida* en zone sèche quelle que soit la saison.

Par ailleurs, Dione et Neyra (non publié) ont pu déterrer des arbres avec leurs racines, et mettre en évidence de nombreux petits nodules (0,5-2 mm) sur les racines secondaires d'*A. raddiana* et d'*A. senegal* au cours de la saison d'hivernage dans la région du Ferlo (zone sèche). Ces nodules étaient rouges à l'intérieur et présentaient une forte activité réductrice d'acétylène (ARA). Cette difficulté de trouver des nodules d'arbres dans la nature oblige à trouver un biais pour isoler des rhizobiums : la plupart des souches d'arbres sont isolées au laboratoire par piégeage sur une plante-hôte cultivée en tube en présence d'échantillons de sols prélevés dans la nature, généralement sous l'arbre d'intérêt.

A partir d'échantillons de sols prélevés en surface ou à divers niveaux de profondeur (jusqu'à 34 m) dans différentes régions et écotypes du Sénégal, Dupuy *et al.* (1991 ; 1994) ont isolé 84 souches à croissance lente capables de noduler *Faidherbia albida* (syn. *Acacia albida*). L'analyse des protéines totales de ces souches comparées aux souches de référence par électrophorèse (SDS-PAGE) montre que la plupart (90 %) des souches de *Faidherbia albida* se répartissent dans 6 groupes dont 3 contiennent des souches de *Bradyrhizobium* de référence (*B. japonicum*, *B. elkanii*, *Bradyrhizobium* sp.) et 3 ne sont constitués que d'isolats de *Faidherbia albida* du Sénégal.

Le séquençage de l'ADN codant pour l'ARN 16S de représentants de 5 de ces groupes confirme leur appartenance à la branche ARN de *Bradyrhizobium-Rhodopseudomonas*, et montre que 4 des nouveaux groupes constituent une branche séparée aussi distante de *B. japonicum* que des genres *Afipia*, *Blastobacter* et *Rhodopseudomonas* (Dupuy *et al.*, 1994). Il n'existe pas de relation entre groupement électrophorétique et profondeur ; par contre, il existe une relation entre groupement électrophorétique et origine géographique (Dupuy et Dreyfus, 1992).

Neyra *et al.* (1996) ont également mis en évidence des souches à croissance rapide en profondeur (jusqu'à 32 m) capables d'induire la nodulation sur *A. tortilis* et *A. senegal*. NDiaye (1996) n'a trouvé aucune relation entre le groupement électrophorétique de 60 souches d'*A. tortilis* par SDS-PAGE et leur origine géographique.

NDiaye (1996) a par ailleurs étudié la diversité d'une collection de 62 isolats de nodules d'*Acacia tortilis raddiana* de diverses provenances du Nord Sénégal et de Tunisie, incluant quatre souches

d'origine de la Mauritanie et du Burundi. Toutes ces souches sont des rhizobiums à croissance rapide. Leur analyse par la technique SDS-PAGE fait apparaître une grande hétérogénéité de profils. Les résultats montrent que vingt et une des souches étudiées se regroupent avec *S. teranga*, *S. fredii*, *R. tropici*, *M. huakuii* et *M. plurifarrium*, suggérant que ces souches appartiennent à ces espèces. Les quarante et une autres souches sont séparées des espèces décrites et forment plusieurs groupes nouveaux ; il est nécessaire de faire appel à d'autres techniques complémentaires pour préciser leur place taxonomique. Aucune relation n'a pu être établie entre l'origine géographique et écologique et le groupe électrophorétique. Les souches tunisiennes, mauritaniennes et sénégalaises se groupent en mélange dans *S. teranga* et dans deux des nouveaux groupes. Des souches provenant de zones salées (Diama) sont groupées avec des souches d'autres provenances. A l'intérieur du "groupe U" (de Lajudie *et al.*, 1994) sont retrouvées des souches de diverses profondeurs (0-15 cm, 50-100 cm, 31-32 m), suggérant l'identité des populations de rhizobium en surface et en profondeur, de façon analogue à ce qui avait été montré dans le cas de *Bradyrhizobium* par Dupuy *et al.* (1994).

Conclusion

Une grande diversité des rhizobiums a été mise en évidence ces dernières années sur les 5 continents. Les études récentes émanent pour un grand nombre des pays en développement, où il semble que persiste encore une grande diversité, comme en Amérique latine (Martinez-Romero *et al.*, 1991), au Mexique (Segovia *et al.*, 1993), en Chine (Chen *et al.*, 1988 ; 1991), sur le pourtour du bassin méditerranéen (Nour *et al.*, 1994 ; 1995 ; Rome *et al.*, 1996), en Afrique (Soudan, Sénégal, Maroc, Tunisie, Lybie, Afrique du Sud), et dans la région correspondant à l'ancienne URSS. Il reste certainement encore beaucoup à découvrir puisque seule une vingtaine d'espèces de rhizobiums sont jusqu'à présent nommées pour quelque 19000 légumineuses répertoriées. En particulier en ce qui

concerne les acacias, de nombreux nouveaux groupes de rhizobiums ont été identifiés par différentes équipes dans le monde, pour lesquels un travail de caractérisation polyphasique est nécessaire pour aboutir à une révision dans la taxonomie. D'ores et déjà, il est établi que les acacias peuvent être nodulés par trois espèces de *Sinorhizobium*, *S. teranga* bv. *acaciae* (de Lajudie *et al.*, 1994) et deux espèces non encore nommées (Nick *et al.*, en préparation), une espèce de *Mesorhizobium* (de Lajudie *et al.*, 1994), *M. huakuii* (Chen *et al.*, 1991), plusieurs groupes de *Bradyrhizobium* (Dupuy *et al.*, 1994; Ndiaye, 1996) et de nombreux groupes encore insuffisamment caractérisés.

■ Abréviations

SDS-PAGE : Electrophorèse sur Gel de Polyacrylamide en présence de Sodium Dodecyl Sulphate.

API : Appareils et Procédés d'Identification.

ARDRA : Amplified rDNA restriction analysis.

rep-PCR : Polymerase Chain Reaction utilisant les amorces rep.

RAPD : Random Amplified Polymorphic DNA.

Bibliographie

ALLEN (O. N.), ALLEN (E. K.), 1936 - Root nodule bacteria of some leguminous plants : I Cross-inoculation studies with *Vigna sinensis* L. *Soil Sci.*, 42 : 61-77.

ALLEN (O. N.), ALLEN (E. K.), 1939 - Root nodule bacteria of some tropical leguminous plants : II Cross-inoculation tests within the cowpea group. *Soil Sci.*, 47 : 63-76.

BA (S.), 1996 - *L'analyse chromatographique des facteurs nod comme nouvel outil de*

classification symbiotique des rhizobia; application à Sinorhizobium saheli, Rhizobium sp. et Bradyrhizobium sp. isolés d'acacias. Diplôme d'études approfondies. Université Cheikh Anta Diop Dakar Sénégal, 56 p.

BOIVIN (C.), NDOYE (I.), MOLOUBA (F.), de LAJUDIE (P.), DUPUY (N.), DREYFUS (B. L.), 1997 - Stem nodulation in legumes : diversity, mechanisms, and unusual characteristics. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 16: 1-30.

- CHEN (W. X.),
YAN (G. H.), LI (J. L.), 1988 -
Numerical taxonomic study of
fast-growing soybean rhizobia and
a proposal that *Rhizobium fredii* be
assigned to *Sinorhizobium* gen. nov.
Int. J. Syst. Bacteriol., 38 : 392-397.
- CHEN (W. X.), LI (G. S.),
QI (Y. L.), WANG (E. T.),
YUAN (H. L.), LI (J. L.), 1991 -
Rhizobium huakuii sp. nov. isolated
from the root nodules of *Astragalus*
sinicus. *Int. J. Syst. Bacteriol.*,
41 : 275-280.
- DANSO (S. K. A.),
BOWEN (G. D.), SANGINGA (N.), 1992 -
Biological nitrogen fixation in trees
in agrosystems. *Plant Soil*,
141 : 177-196.
- DEANS (J. D.),
LINDLEY (D. K.), MUNRO (R. C.), 1994 -
Deep Beneath the Trees in Senegal.
Annual Report of the Institute of
Terrestrial Ecology. NERC, U.K. :
11-13.
- DE FARIA (S. M.), FRANCO (A. A.),
DE JESUS (R. M.), MENANDRO (M. S.),
BAITELLO (J. B.), MUCCI (E. S. F.),
DÖBEREINER (J.), SPRENT (J. I.), 1984 -
New nodulating legume trees from
South-East Brazil. *New Phytol.*,
98 : 317-328.
- DE FARIA (S. M.), LIMA (H. C.),
FRANCO (A. A.), DE JESUS (R. M.),
MUCCI (E. S. F.), SPRENT (J. I.), 1987 -
Nodulation of legume trees from
SE Brazil. *Plant Soil*, 99 : 347-356.
- DE LAJUDIE (P.), SY (A.),
NDOYE (I.), SYLLA (S.), NDIAYE (A.),
JEDER H, YATTARA (I.), NEYRA (M.),
DREYFUS (B.), LINDSTROM (K.),
GILLIS (M.), 1995 -
"Characterization by comparative
SDS-PAGE protein profiles of
300 rhizobia isolated from nodules
of 40 tropical *Leguminosae* species
of arid regions of Africa."
10th International Congress
on Nitrogen Fixation, St Petersburg-
Pushkin, Russia, May 28-June 3,
1995.
- DE LAJUDIE (P.), WILLEMS (A.),
NICK (G.), DETREZ (C.), NEYRA (M.),
COLLINS (M. D.), DREYFUS (B.),
LINDSTRÖM (K.), KERSTERS (K.),
GILLIS (M.), 1996 -
"A New species among tropical tree
rhizobia." 2nd European Nitrogen
Fixation Conference and NATO
Advanced Research Workshop
on Biological Fixation of Nitrogen
for Ecology and Sustainable
Agriculture Poznan, Poland,
September 8-13, 1996.
- DE LAJUDIE (P.), WILLEMS (A.),
POT (B.), DEWETTINCK (D.),
MAESTROJUAN (G.), NEYRA (M.),
COLLINS (M. D.), DREYFUS (B.),
KERSTERS (K.), GILLIS (M.), 1994 -
Polyphasic Taxonomy of Rhizobia :
Emendation of the Genus
Sinorhizobium and description
of *Sinorhizobium melliloti* comb. nov.,
Sinorhizobium saheli sp. nov.,
Sinorhizobium teranga sp. nov. *Int. J.*
Syst. Bacteriol., 44 (4) : 715-733.
- DREYFUS (B. L.),
DOMMERGUES (Y.), 1981 -
Nodulation of *Acacia* species by fast-
and slow-growing tropical strains of
Rhizobium. *Appl. Environ Microbiol.*,
41 : 97-99.
- DREYFUS (B.),
GARCIA (J. L.), GILLIS (M.), 1988 -
Characterization of *Azorhizobium*
caulinodans gen. nov., sp. nov.,
a stem-nodulating nitrogen-fixing
bacterium isolated from *Sesbania*
rostrata. *Int. J. Syst. Bacteriol.*,
38 : 89-98.
- DUPUY (N.), DREYFUS (B. L.), 1992 -
Bradyrhizobium populations occur
in deep soil under the leguminous
tree *Acacia albida*. *Appl. Environ.*
Microbiol., 58 : 2415-2419.
- DUPUY (N.), 1993 -
Contribution à l'étude de la symbiose
fixatrice d'azote entre Acacia albida

- et Bradyrhizobium* sp. Thèse de doctorat, Université Lille Flandres Artois.
- DUPUY (N.), WILLEMS (A.), POT (B.), DEWETTINCK (D.), VENBRUAENÉ (I.), MAESTROJUAN (G.), DREYFUS (B. L.), KERSTERS (K.), COLLINS (M. D.), GILLIS (M.), 1994 - Phenotypic and genotypic characterization of bradyrhizobia nodulating the leguminous tree *Acacia albida*. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44 : 461-473.
- DUPUY (N.), DETREZ (C.), NEYRA (M.), DE LAJUDIE (P.), DREYFUS (B. L.), 1991 - Les *Acacias* fixateurs d'azote du Sahel. *La Recherche*, 223 : 802-804.
- GAO (J. L.), SUN (J. G.), LI (Y.), WANG (E. T.), CHEN (W. X.), 1994 - Numerical taxonomy and DNA relatedness of tropical rhizobia isolated from Hainan Province, China. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44 : 151-158.
- GRAHAM (P. H.), PARKER (C. A.), 1964 - Diagnostic features in the characterization of the root-nodule bacteria of legumes. *Plant Soil*, 20 : 383-396.
- HARRIER (L. A.), WHITTY (P. W.), SUTHERLAND (J. M.), SPRENT (J. I.), 1995 - "A comparison of nodulating and non-nodulating african species of *Acacia* using morphological and molecular markers." In Nitrogen Fixation : Fundamentals and Applications. (I. A.) Tikhonovitch, (N. A.) Provorov, (V. I.) Romanov, (W. E.) Newton édés. Kluwer Academic Publishers Dordrecht/Boston/London, p 483 .
- HAUKKA (K.), LINDSTRÖM (K.), 1994 - Pulse-field gel electrophoresis for genotypic comparison of *Rhizobium* bacteria that nodulate leguminous trees. *FEMS Microbiol. Lett.*, 119 : 215-220.
- JARVIS (B. D. W.), GILLIS (M.), DE LEY (J.), 1986 - Intra- and intergeneric similarities between the ribosomal ribonucleic acid cistrons of *Rhizobium* and *Bradyrhizobium* species and some related bacteria. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 36 : 129-138.
- JARVIS (B. D. W.), PANKHURST (C. E.), PATEL (J. J.), 1982 - *Rhizobium loti*, a new species of legume root nodule bacteria. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 32 : 378-380.
- JARVIS (B. D. W.), VAN BERKUM (P.), CHEN (W. X.), NOUR (S. M.), FERNANDEZ (M. P.), CLEYET-MAREL (J. C.), GILLIS (M.), 1997 - Transfer of *Rhizobium loti*, *Rhizobium hualini*, *Rhizobium ciceri*, *Rhizobium mediterraneum*, and *Rhizobium tianshanense* to *Mesarhizobium* gen. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 47 : 895-898
- JEDER (H.), DE LAJUDIE (P.), DREYFUS (B.), LE FLOC'H (E.), BEHAEGHE (T.), ZAAFOURI (M. S.), AKRIMI (N.), 1996 - Etude de la nodulation des légumineuses autochtones des régions arides de Tunisie. *Revue des Régions Arides*, 9 : 3-10.
- JORDAN (D. C.), 1982 - Transfer of *Rhizobium japonicum* Buchanan 1980 to *Bradyrhizobium* gen. nov., a genus of slow-growing, root nodule bacteria from leguminous plants. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 32 : 136-139.
- JORDAN (D. C.), 1984 - "*Rhizobiaceae* Conn 1938, 321AL." In Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 1st éd. (N. R.) Krieg, (J. G.) Holt édés. The Williams & Wilkins Co, Baltimore : 234-256.
- KHBAYA (B.), NEYRA (M.), FILALI-MALTOUF (A.), 1995 - « Etude de la diversité génétique d'une population naturelle de

- Rhizobium nodulant des Acacia du Maroc par analyse PCR/RFLP. » Deuxième Colloque National sur les Plantes Forestières. ENFI, Salé, Maroc.
- KUYKENDALL (L. D.), SAXENA (B.), DEVINE (T. E.), UDELL (S. E.), 1992 - Genetic diversity in *Bradyrhizobium japonicum* Jordan 1982 and a proposal for *Bradyrhizobium elkanii* sp. nov. *Can. J. Microbiol.*, 38 : 501-505.
- LINDSTRÖM (K.), 1989 - *Rhizobium galegae*, a new species of legume root nodule bacteria. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 39 : 365-367.
- LINDSTRÖM (K.), VAN BERKUM (P.), GILLIS (M.), MARTINEZ (E.), NOVIKOVA (N.), JARVIS (B.), 1995 - "Report from the roundtable on *Rhizobium* taxonomy." In Nitrogen Fixation : Fundamentals and Applications. (I. A.) Tikhonovich, (N. A.) Provorov, (V. I.) Romanov, (W. E.) Newton éds. Kluwer Academic Publishers : 807-810.
- LINDSTRÖM (K.), ZAHKAN (H. H.), 1993 - Lipopolysaccharide patterns in SDS-PAGE of rhizobia that nodulate leguminous trees. *FEMS Microbiol. Lett.*, 107 : 327-330.
- LORTET (G.), MEAR (N.), LORQUIN (J.), DREYFUS (B.), DE LAJUDIE (P.), ROSENBERG (C.), BOVIN (C.), 1996a - "Host specificity characterization by Nod factor TLC profiling : application to rhizobia strains isolated from *Acacia* and *Sesbania*." 8th International Symposium on Molecular Plant-Microbe Interactions Knoxville (USA), July 14-19, 1996.
- LORTET (G.), MEAR (N.), LORQUIN (J.), DREYFUS (B.), DE LAJUDIE (P.), ROSENBERG (C.), BOVIN (C.), 1996b - Nod factor thin-layer chromatography profiling as a tool to characterize symbiotic specificity of rhizobial strains : application to *Sinorhizobium saheli*, *S. teranga* and *Rhizobium* sp strains isolated from *Acacia* and *Sesbania*. *MPMI*, 9 : 736-747.
- MAGALHAES (F. M. M.), 1986 - "Present state of knowledge on biological nitrogen fixation in Amazonia." In Proceedings of the 1st symposium on the humid tropics, Vol 1, Climate Soil, EMBRAPA/CPATU, Belem : 499-512.
- MARTINEZ-ROMERO (E.), SEGOVIA (L.), MERCANTE (F. M.), FRANCO (A. A.), GRAHAM (P.), PARDO (M. A.), 1991 - *Rhizobium tropici*, a novel species nodulating *Phaseolus vulgaris* L beans and *Leucaena* sp trees. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 41 : 417-426.
- MOREIRA (F. M. S.), SILVA (M. F.), FARIA (S. M.), 1992 - Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. *New Phytol.* 121 : 563-570.
- MOREIRA (F.), GILLIS (M.), POT (B.), KERSTERS (K.), FRANCO (A. A.), 1993 - Characterization of rhizobia isolated from different divergence groups of tropical *Leguminosae* by comparative polyacrylamide gel electrophoresis of their total proteins. *Syst. Appl. Microbiol.*, 16 : 135-146.
- NDIAYE (A.), 1996 - *Diversité et fixation d'azote des rhizobiums d'Acacia*. Mémoire de DEA, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal, 43 p.
- NDOYE (I.), GUEYE (M.), DANSO (S. K. A.), DREYFUS (B.), 1995 - Nitrogen fixation in *Faidherbia albida*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* *Acacia seyal* estimated using the 15N isotope dilution technique. *Plant Soil*, 172 : 175-180.
- NEYRA (M.), DE LAJUDIE (P.), BOVIN (C.), DUPUY (N.), GILLIS (M.), DREYFUS (B. L.), 1996 - Characterization of rhizobia nodulating tropical leguminous trees. Proceedings of the National Seminar on the root microbiology of tropical

- nitrogen fixing trees in relation to nitrogen and phosphorus nutrition. (C. T.) Wheeler, (R.) Narayanan, (K. T.) Parthiban, (A.) Kesavan, (C.) Surendran édcs. Coimbatore, déc. 6-9, 1994 : 26-35.
- NICK (G.), EARDLY (B. D.), GILLIS (M.), HAUKKA (K.), JARVIS (B. D. W.), JUSSILA (M. M.), DE LAJUDIE (P.), NIEMI (M.), PAULIN (L.), TIGHE (S. W.), YOUNG (J. P. W.), LINDSTRÖM (K.), 1996 - "Two new *Sinorhizobium* species described by a polyphasic approach." International Union of Microbiological Societies Congresses 96 8th International Congress of Bacteriology and Applied Microbiology Division Jerusalem, Israel, August : 18-23.
- NICK (G.), JARVIS (B. D. W.), TIGHE (S. W.), NIEMI (M.), DE LAJUDIE (P.), LINDSTRÖM (K.), 1995 - "Taxonomy of rhizobia isolated from the root nodules of leguminous trees in the Sudan." *In* Nitrogen Fixation : Fundamentals and Applications. (I. A.) Tikhonovich, (N. A.) Provorov, (V. I.) Romanov, (W. E.) Newton édcs. Kluwer Academic Publishers, 715 p.
- NICK (G.), RÄSÄNEN (L. A.), DE LAJUDIE (P.), GILLIS (M.), LINDSTRÖM (K.), 1996 - "Screening biodiversity of rhizobia and *Agrobacterium*-like strains." 2 nd European Nitrogen Fixation Conference NATO Advanced Research Workshop on Biological Fixation of Nitrogen for Ecology and Sustainable Agriculture, Poznan (Poland), September 8-13, 1996.
- NOUR (S. M.), CLEYET-MAREL (J. C.), NORMAND (P.), FERNANDEZ (M. P.), 1995 - Genomic heterogeneity of strains nodulating Chickpeas (*Cicer arietinum* L.) and description of *Rhizobium mediterraneum* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 45 : 640-648.
- NOUR (S. M.), FERNANDEZ (M. P.), NORMAND (P.), CLEYET-MAREL (J. C.), 1994 - *Rhizobium ciceri* sp. nov., consisting of strains that nodulate Chickpeas (*Cicer arietinum* L.). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44 : 511-522.
- PRIN (Y.), GALIANA (A.), DUCOUSSO (M.), DUPUY (N.), DE LAJUDIE (P.), NEYRA (M.), 1993 - Les rhizobiums d'Acacias. *Bois et Forêts des Tropiques*, 238 : 5-20.
- RINAUDO (G.), ORENGA (S.), FERNANDEZ (M.), MEUGNIER (H.), BARDIN (R.), 1991 - DNA homologies among members of the genus *Azorhizobium* and other stem- and root-nodulating bacteria isolated from the tropical legume *Sesbania rostrata*. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 41 : 114-120.
- ROBERTSON (B. K.), DREYFUS (B. L.), ALEXANDER (M.), 1995 - Ecology of stem-nodulating *Rhizobium* and *Azorhizobium* in four vegetation zones of Senegal. *Microb. Ecol.*, 29 : 71-81.
- ROME (S.), FERNANDEZ (M. P.), BRUNEL (B.), NORMAND (P.), CLEYET-MAREL (J. C.), 1996 - *Sinorhizobium medicae* sp. nov., isolated from annual *Medicago* spp. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 46 : 972-980.
- SANGINGA (N.), BOWEN (G. D.), DANSO (S. K. A.), 1990 - Assessment of genetic variability for N₂ fixation between and within provenances of *Leucaena leucocephala* and *Acacia albida* estimated by using 15N labelling techniques. *Plant Soil*, 127 : 169-178.
- SAWADA (H.), IEKI (H.), OYAIJU (H.), MATSUMOTO (S.), 1993 - Proposal for rejection of *Agrobacterium tumefaciens* and revised descriptions for the genus *Agrobacterium* and for *Agrobacterium radiobacter* and *Agrobacterium*

rhizogenes. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 43 : 694-702.

SEGOVIA (L.), YOUNG (J. P. W.), MARTINEZ-ROMERO (E.), 1993 - Reclassification of American *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* type I strains as *Rhizobium etli* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 43 : 374-377.

SUTHERLAND (J. M.), ODEE (D. W.), MCINROY (S. G.), KIMITI (J.), MACHUA (J.), MULUVI (G.), STANFORTH (A.), SPRENT (J. I.), 1995 - "Mixed inoculum development for african *Acacias*." In Nitrogen Fixation : Fundamentals Applications. (I. A.) Tikhonovitch, (N. A.) Provorov, (V. I.) Romanov, (W. E.) Newton éds. Kluwer Academic Publishers Dordrecht/Boston/London, p. 738.

TRINICK (M. J.), 1965 - *Medicago sativa* nodulation with *Leucaena leucocephala* root-nodule bacteria. *Aust. J. Sci.*, 27 : 263-264.

TRINICK (M. J.), 1968 - Nodulation of tropical legumes. I Specificity in the *Rhizobium* symbiosis of *Leucaena leucocephala*. *Exp. Agric.*, 4 : 243-253.

TRINICK (M. J.), 1980 - Relationships amongst the fast-growing rhizobia of *Lablab purpureus*, *Leucaena leucocephala*, *Mimosa* spp, *Acacia farnesiana* and *Sesbania grandiflora* their affinities with other rhizobial groups. *J. Appl. Bacteriol.*, 49 : 39-53.

TURK (D.), KEYSER (H. H.), 1992 - Rhizobia that nodulate tree legumes : specificity of the host for nodulation and effectiveness. *Can. J. Microbiol.*, 38 : 451-460.

VAN BERKUM (P.), BEYENE (D.), EARDLY (B. D.), 1996 - Phylogenetic relationships among *Rhizobium* species nodulating the

common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 46 : 240-244.

VANDAMME (P.), POT (B.), GILLIS (M.), DE VOS (P.), KERSTERS (K.), SWINGS (J.), 1996 - Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics. *Microbiol. Rev.* 60 : 407-438.

WILLEMS (A.), COLLINS (M. D.), 1992 - Evidence for a close genealogical relationship between *Afpia* the causal organism of cat scratch disease, *Bradyrhizobium japonicum* and *Blastobacter denitrificans*. *FEMS Microbiol. Lett.*, 96 : 241-246.

WILLEMS (A.), COLLINS (M. D.), 1993 - Phylogenetic analysis of *rhizobia* and *agrobacteria* based on 16S ribosomal DNA sequences. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 43 : 305-313.

XU (L. M.), GE (C.), CUI (Z.), LI (J.), FAN (H.), 1995 - *Bradyrhizobium liaoningense* sp. nov., isolated from the root nodules of soybeans. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 45 : 706-711.

YANAGI (M.), YAMASATO (K.), 1993 - Phylogenetic analysis of the family *Rhizobiaceae* and related bacteria by sequencing of 16S rRNA gene using PCR and DNA sequencer. *FEMS Microbiol. Lett.* 107 : 115-120.

YOUNG (J. P. W.), HAUKKA (K. E.), 1996 - Diversity and phylogeny of rhizobia. *New Phytol.* 133 : 87-94.

ZAHARAN (H. H.), RÄSÄNEN (L. A.), KARSISTO (M.), LINDSTRÖM (K.), 1994 - Alteration of lipopolysaccharide protein profiles in SDS-PAGE of rhizobia by osmotic heat stress. *World J. Microbiol. Biotech.*, 10 : 100-105.

ZHANG (X.), HARPER (R.), KARSISTO (M.), LINDSTRÖM (K.), 1991 - Diversity of *Rhizobium* bacteria

isolated from root nodules of leguminous trees. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 41 : 104-113.

ZHANG (X.), KARSISTO (M.), LINDSTRÖM (K.), 1992 - Assessment of the competitiveness

of fast-growing rhizobia infecting *Acacia senegal* using antibiotic resistance and melanin production as an identification marker. *World J. Microbiol. Biotech.*, 8 : 199-205

Utilisation des facteurs Nod pour la caractérisation symbiotique des rhizobiums : application aux souches d'*Acacia* et de *Sesbania* du Sénégal

Catherine BOIVIN,
Microbiologiste

Gilles LORTET,
Microbiologiste

Jean LORQUIN,
Microbiologiste

Salif BA,
Microbiologiste

Nathalie MÉAR,
Microbiologiste

Myriam FERRO,
Biochimiste

Philippe de LAJUDIE,
Taxonomie microbienne

Jean-Claude PROMÈ,
Biochimiste

Bernard DREYFUS,
Microbiologiste

Introduction

Les bactéries capables d'infecter et de former des nodosités fixatrices d'azote sur les racines ou les tiges des plantes appartenant à la famille des Légumineuses sont communément appelées rhizobiums. Une des caractéristiques principales de cette association symbiotique est sa spécificité. En effet, une souche donnée infecte un nombre limité d'espèces végétales, appelé spectre d'hôte de la bactérie. De récents progrès dans la connaissance des mécanismes aboutissant à l'infection et à la formation d'un nodule ont montré

qu'un dialogue moléculaire était à l'origine de la reconnaissance entre le symbionte bactérien et sa plante-hôte (fig. 1).

Les gènes bactériens dits de nodulation (gènes *nod*, *nol*, *noe*), qui comprennent les gènes de structure et les gènes régulateurs, jouent un rôle central dans ce dialogue. En présence d'inducteurs végétaux (flavonoïdes, bétaines), les protéines régulatrices NodD sont activées et induisent l'expression des gènes de structure (Fellay *et al.*, 1995). L'expression des gènes structuraux conduit à la production de signaux bactériens extracellulaires ou facteurs Nod, qui jouent un rôle essentiel dans le processus d'infection et l'organogenèse des nodules (Dénarié *et al.*, 1996). Tous les facteurs Nod décrits sont constitués d'un squelette de 3 à 6 résidus N-acétyl-D-glucosamine, substitué par une chaîne d'acyl au niveau de l'extrémité non réductrice et portant divers motifs structuraux aux deux extrémités de la chaîne oligosaccharidique. La nature de l'acide gras et des autres décorations dépend de la souche ou de l'espèce de rhizobium (Dénarié *et al.*, 1996).

La reconnaissance entre une protéine régulatrice NodD donnée et un ensemble particulier d'inducteurs végétaux détermine un premier niveau de spécificité dans l'interaction symbiotique. La structure des facteurs Nod, contrôlée par un ensemble de gènes *nod* dits spécifiques, détermine un deuxième niveau de spécificité. Chez de nombreuses espèces de *Rhizobium*, les gènes de nodulation sont portés par

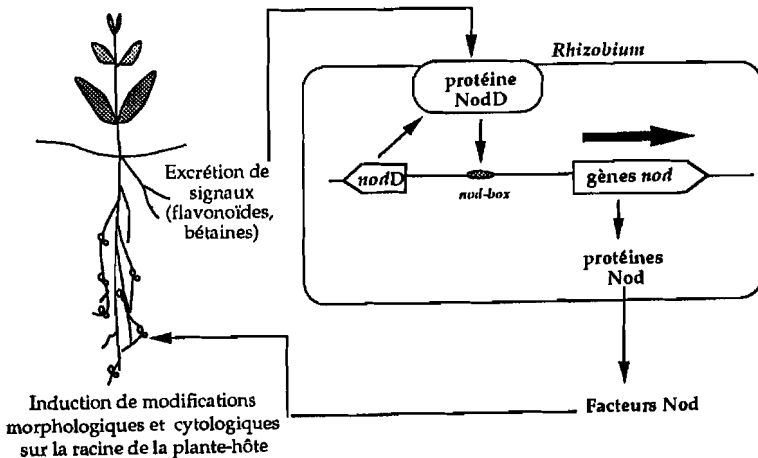


Figure 1
Echanges de signaux contrôlant
les interactions symbiotiques précoces.

des plasmides, dont le transfert entre rhizobiums pourrait être responsable de modifications du spectre d'hôte.

Les rhizobiums ne forment pas un groupe taxonomique homogène. Ils sont répartis en quatre genres différents : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* et *Azorhizobium*. Certains d'entre eux sont phylogénétiquement plus proches de bactéries non symbiotiques comme *Agrobacterium* ou *Rhodopseudomonas* que d'autres rhizobiums (Young, 1994 ; Martinez-Roméro, 1994). Leur classification, à l'image de la taxonomie bactérienne, est basée sur une approche polyphasique qui ne retient plus les propriétés symbiotiques comme critère taxonomique (Graham *et al.*, 1991). En effet, une même légumineuse peut être nodulée par différentes espèces de rhizobiums (le soja est nodulé par *S. fredii* et *B. japonicum*) tandis qu'une même espèce peut regrouper des bactéries de spécificités d'hôte différentes (*R. leguminosarum* est divisé en trois biovars *bv. viciae*, *bv. trifolii* et *bv. phaseoli*).

L'intérêt agronomique et écologique des rhizobiums repose essentiellement sur leurs propriétés symbiotiques. Il est donc capital de pouvoir apprécier la diversité des souches sur la base de ce critère. Or, jusqu'à présent, seuls les tests de nodulation réalisés en laboratoire, longs, fastidieux et limités, permettent de classer les souches en fonction de leur spectre d'hôte. L'objectif de ce travail est de proposer une nouvelle approche, alternative aux tests de nodulation, permettant de classer les souches en fonction de leur spécificité symbiotique. Pour cela, une collection de souches isolées d'*Acacia* et de *Sesbania* a été utilisée pour rechercher des marqueurs potentiels de la spécificité d'hôte parmi les différents déterminants moléculaires de la nodulation préalablement identifiés (plasmides, inducteurs, gènes *nod*, facteurs Nod).

Matériels et méthodes

Construction de souches surproductrices

Le plasmide pA28, portant le gène *NodD1* de la souche *Rhizobium* sp. NGR234 (Price *et al.*, 1992) a été introduit dans des déri-

vés résistants à la streptomycine des souches sauvages de rhizobium par croisement triparental. Les tansconjugants ont été sélectionnés à 37 °C sur milieu YM (de Lajudie *et al.*, 1994) additionné de tétracycline (10 µg. ml⁻¹) et streptomycine (100 µg. ml⁻¹). La présence du plasmide a été vérifiée par extraction plasmidique rapide et digestion enzymatique (Sambrook *et al.*, 1989).

Détection des facteurs Nod en chromatographie sur couche mince

A partir d'une culture de nuit, les cellules surproductrices ont été diluées à une absorbance $A = 0,02$ à 600 nm dans un volume final de 2,5 ml et mises à incuber à 30° C pendant 24 h en milieu V (Lortet *et al.*, 1996) en présence de tétracycline 5 µg. ml⁻¹, d'apigénine 1 µM et d'acétate radioactif 10 µCi (¹⁴C, 56 mCi. mmol⁻¹, Amersham) ou de sulfate radioactif 10 µCi (³⁵S, 1000 mCi. mmol⁻¹, Amersham). 1 ml du surnageant bactérien des cultures radioactives a été extrait au butanol et déposé sur plaque de chromatographie (100 % octadécyl, Sigma) selon la méthode décrite par Spaink *et al.* (1992). Les composés radioactifs ont été visualisés après une semaine d'exposition en présence d'un film autoradiographique (Kodak X-OMAT K).

■ Résultats et discussion

Corrélation entre les profils chromatographiques des facteurs Nod et la spécificité d'hôte des rhizobiums

La majorité des rhizobiums à croissance rapide isolés d'*Acacia* et de *Sesbania* au Sénégal appartiennent aux espèces *Sinorhizobium saheli* (souches de *Sesbania*), *S. teranga* (souches d'*Acacia* et de *Sesbania*) ou au groupe U (souches d'*Acacia*) (de Lajudie *et al.*, 1994).

Des tests de nodulation réalisés avec une collection de ces rhizobiums ont montré que les isolats d'une même plante présentent le même spectre d'hôte, qui est différent pour les souches d'*Acacia* et celles de *Sesbania*, quelle que soit leur position taxonomique (Lortet *et al.*, 1996). Toutes les souches d'*Acacia* nodulent *A. senegal*, *A. raddiana*, *A. nilotica*, *Prosopis juliflora* et *Leucaena leucocephala*, mais aucune des espèces de *Sesbania* testée. Tous les isolats de *Sesbania* induisent des nodules fixateurs d'azote sur *S. rostrata*, *S. grandiflora* et *S. pubescens*, mais ne nodulent pas *A. senegal*, *A. nilotica*, *P. juliflora* et *L. leucocephala* et, dans certains cas, nodulent très pauvrement *A. raddiana*. Le fait que l'espèce *S. teranga* comprenne deux types de souches de spécificités d'hôte distinctes nous a conduits à la diviser en deux biovars, *acaciae* et *sesbaniae*.

Des souches appartenant aux 4 groupes ainsi définis ont été rendues surproductrices de facteurs Nod par l'introduction de gènes régulateurs *NodD* hétérologues portés par des plasmides multicopie (Lortet *et al.*, 1996). Les surnageants des suspensions bactériennes cultivées en présence d'acétate marqué ont été extraits au butanol et analysés en chromatographie sur couche mince (CCM) selon la méthode décrite par Spaink *et al.* (1992) (Lortet *et al.*, 1996). L'analyse chromatographique des facteurs Nod des souches surproductrices a montré que (fig. 2) : *i*) les souches isolées d'une même plante ont des profils similaires (présence de nombreuses bandes communes); *ii*) les profils des souches d'*Acacia* sont facilement distinguables de ceux des souches de *Sesbania*, seules les souches d'*Acacia* produisant des molécules sulfatées (Lortet *et al.*, 1996). Par contre, aucune corrélation n'a pu être établie entre le spectre d'hôte d'une souche, son contenu plasmidique, la nature des inducteurs et la présence de séquences homologues à des gènes *nod* spécifiques codant des substitutions particulières des facteurs Nod. Nous proposons donc que l'analyse chromatographique des facteurs Nod soit utilisée comme méthode de classification des rhizobiums sur la base de leur spectre d'hôte. Une des premières applications pourrait être de l'associer à la taxonomie pour la description des biovars (des souches de la même espèce mais de spécificités d'hôte différentes définissent différents biovars) ainsi que pour l'analyse de la diversité symbiotique des rhizobiums en vue de la conservation de leur biodiversité.

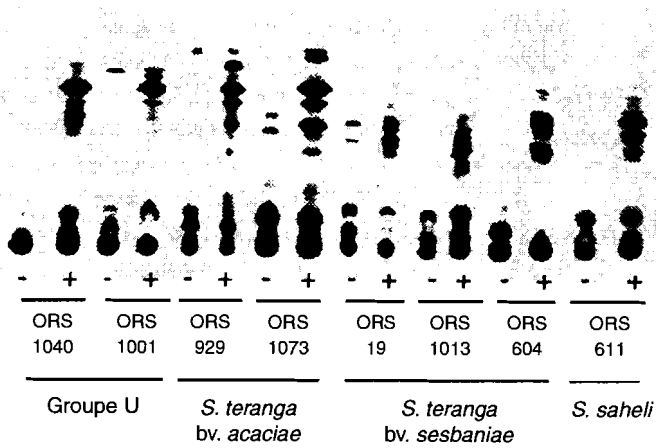


Figure 2

Séparation en chromatographie sur couche mince des facteurs Nod de souches surproductrices d'*Acacia* et de *Sesbania*; (+) induit par un flavonoïde; (-) non induit. La radioactivité est visualisée après 3 à 8 jours d'exposition avec un film Kodak X-OMAT K.

Détermination de la structure chimique des facteurs Nod

Les facteurs Nod de souches surproductrices appartenant aux espèces *S. saheli*, *S. teranga* bv. *sesbaniae*, *S. teranga* bv. *acaciae* ou au groupe U ont été purifiés par HPLC (High Pressure Liquid Chromatography) et leur structure déterminée par LSIMS (Liquid Secondary Ion Mass Spectrometry) et 1H-RMN (Proton Resonance Magnetic Nuclear) (fig. 3).

Toutes les souches produisent des molécules dont l'extrémité non réductrice porte un groupement O-carbamoyl, un groupement N-méthyl et une chaîne d'acyl en C18 : 0, C18 : 1 ou C16 : 0. Par contre, les extrémités réductrices des facteurs Nod des souches d'*Acacia* et de *Sesbania* sont très différentes : elles sont partiellement sulfatées pour les souches d'*Acacia*, et généralement doublement glycosylées (un groupement arabinose et un groupement fucose) pour les souches de *Sesbania*. L'espèce *A. caulinodans* isolée de *S. rostrata* produit des facteurs Nod de structure identique à

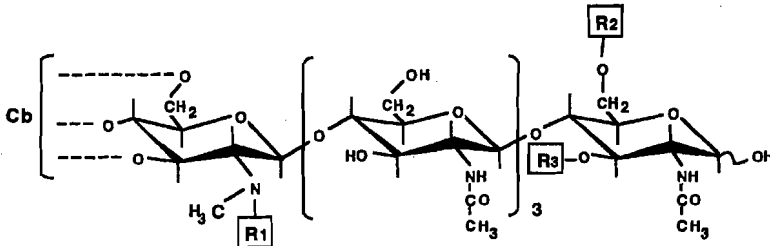


Figure 3
Représentation schématique de la structure chimique des facteurs Nod des rhizobiums d'*Acacia* et de *Sesbania* (voir tabl. 1).

celle des facteurs Nod des *Sinorhizobium* de *Sesbania* (Mergaert *et al.*, 1997). Par ailleurs, *R. tropici*, qui peut noduler *A. senegal*, synthétise des facteurs Nod de structure très proche de celle de nos souches d'*Acacia* (Poupot *et al.*, 1993). Ces résultats montrent que les similitudes ou les différences observées entre les profils chromatographiques reflètent des homologies ou des variations dans la structure des facteurs Nod et confirment donc la relation étroite existant entre la spécificité d'hôte et la structure des facteurs Nod, indépendamment de la taxonomie. Par ailleurs, les caractéristiques structurales uniques des souches de *Sesbania* (*S. saheli*, *S. teranga* *bv. sesbaniae*, *A. caulinodans*) témoignent d'une très forte pression de sélection de la part de la plante-hôte.

Plante-hôte	Souche ou espèce	Substitutions		
		R1	R2	R3
<i>Acacia</i>	<i>S. teranga</i> <i>bv. acaciae</i>	C18 : 1, C18 : 0	SO ₃ H	H
<i>Acacia</i>	<i>Rhizobium</i> sp. ORS1001	C18 : 1, C18 : 0	SO ₃ H	H
<i>Sesbania</i>	<i>S. saheli</i>	C18 : 1, C16 : 0	Fuc	D-Ara
<i>Sesbania</i>	<i>S. teranga</i> <i>bv. sesbaniae</i>	C18 : 1, C16 : 0	Fuc	D-Ara

Tableau 1
Structure chimique des facteurs Nod des rhizobium isolés d'*Acacia* et de *Sesbania* au Sénégal. Seule la structure des facteurs Nod prépondérants est donnée dans ce tableau. La position du groupement carbamoyl n'est pas précisément déterminée (C-3, C-4 ou C-6 de l'extrémité non réductrice). Fuc = fucose; Ara = arabinose; Substitutions R1, R2, R3 : voir figure 3.

Homogénéité des profils chromatographiques des facteurs Nod d'isolats d'*Acacia raddiana* de positions taxonomiques variées

Pour confirmer l'intérêt de l'analyse chromatographique des facteurs Nod dans la caractérisation symbiotique des rhizobiums, une collection de souches récemment isolées d'une même espèce végétale, *A. raddiana*, a été étudiée. L'analyse électrophorétique des protéines cellulaires totales (SDS-Page) a montré que toutes les souches isolées d'*A. raddiana* au Sénégal se répartissent en 11 groupes taxonomiques différents (de Lajudie, résultats non publiés). Une quinzaine de souches réparties dans les différents groupes ont été modifiées par l'introduction du gène *NodD1* de *Sinorhizobium* sp. NGR234 cloné sur un plasmide multicopie (cf matériels et méthodes). A une exception près, toutes les souches surproductrices présentent des profils extrêmement proches (fig. 4). L'homogénéité obtenue est supérieure à celle des profils de souches isolées de diverses espèces d'*Acacia* ou maintenues en laboratoire depuis de nombreuses années. Ces résultats suggèrent que, dans des conditions où les bactéries sont en compétition, la plante exerce une pression de sélection en faveur des souches, produisant une population de fac-

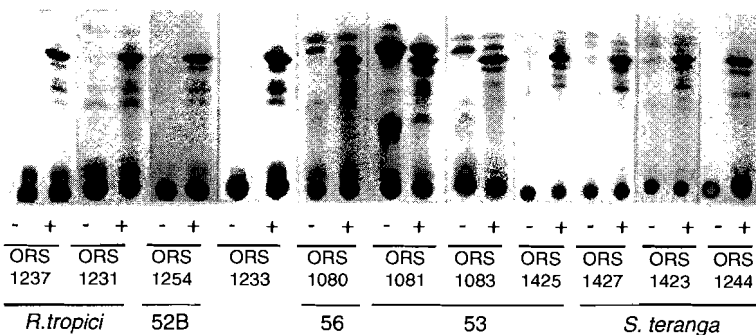


Figure 4
Séparation en chromatographie sur couche mince des facteurs Nod de souches surproductrices d'*Acacia raddiana*. (+) : induit par un flavonoïde ; (-) : non induit. La radioactivité est visualisée après 3 à 8 jours d'exposition avec un film Kodak X-OMAT K. 52B, 53 et 56 représentent des numéros de groupe taxonomique.

teurs Nod présentant des particularités structurales bien définies. Une telle technique de caractérisation globale des facteurs Nod pourrait donc être intéressante pour le suivi du pouvoir de nodulation des inoculums.

Conclusion

Le développement d'une méthode de caractérisation symbiotique des rhizobiums basée sur l'analyse des facteurs Nod, simple, standardisable et permettant une analyse globale du potentiel de nodulation d'une souche donnée présenterait un grand intérêt à la fois dans le domaine fondamental et dans le domaine appliqué. Elle permettrait :

i) d'introduire un paramètre « nodulation » dans la classification taxonomique actuelle des rhizobiums.

ii) de pouvoir apprécier la diversité symbiotique des rhizobiums et donc de conserver des souches présentant des potentiels de nodulation différents.

iii) de disposer d'outils permettant d'évaluer la stabilité de caractères symbiotiques dans le sol.

Remerciements

Ce travail a été financé en partie par la Commission de la Communauté Européenne (Contrat TS3 CT93 02 32), par le Bureau des Ressources génétiques et par le programme Microbiologie AIPINRA.

Bibliographie

DE LAJUDIE (P.), WILLEMS (A.),
POT (B.), DEWETTINCK (D.),
MAESTROJUAN (G.), NEYRA (M.),
COLLINS (M. D.), DREYFUS (B. L.),

KERSTERS (K.), GILLIS (M.), 1994 -
Polyphasic taxonomy of rhizobia :
Emendation of the genus
Sinorhizobium and description of

- Sinorhizobium meliloti comb. nov., Sinorhizobium saheli sp. nov., and Sinorhizobium teranga sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44 : 715-733.
- DENARIE (J.), DEBELLE (F.), PROMÉ (J. C.), 1996 - Rhizobium lipo-chitooligosaccharide nodulation factors : signaling molecules mediating recognition and morphogenesis. *Ann. Rev. Biochem.*, 65 : 503-535.
- FELLAY (R.), ROCHEPEAU (P.), RELIC (B.), BROUGHTON (W. J.), 1995 - "Signals to and emanating from Rhizobium largely control symbiotic specificity." In Pathogenesis and host specificity in plant diseases. Histopathological, biochemical, genetic and molecular bases, Vol. 1 : Prokaryotes. (U. S.) Singh, (R. P.) Singh, (K.) Kohmoto éds. Pergamon/Elsevier Science Ltd., Oxford, 199-220.
- GRAHAM (P. H.), SADOWSKY (M. J.), KEYSER (H. H.), BARNET (Y. M.), BRADLEY (R. S.), COOPER (J. E.), DE LEY (D. J.), JARVIS (B. D. W.), ROSLYCKY (E. B.), STRIJDOM (B. W.), YOUNG (J. P. W.), 1991 - Proposed minimal standards for the description of new genera and species of root and stem-nodulating bacteria. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 41 : 582-587.
- LORTET (G.), MEAR (N.), LORQUIN (J.), DREYFUS (B.), DE LAJUDIE (P.), ROSENBERG (C.), BOIVIN (C.), 1996 - Nod Factor Thin-Layer Chromatography profiling as a tool to characterize symbiotic specificity of rhizobial strains : Application to *Sinorhizobium saheli*, *S. teranga* and *Rhizobium* sp. *stams* isolated from *Acacia* and *Sesbania*, *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 9 : 736-747.
- MARTINEZ-ROMERO (E.), 1994 - Recent developments in Rhizobium taxonomy. *Plant Soil*, 161 : 11-20.
- MERGAERT (P.), FERRO (M.), DHAZE (W.), VAN MONTAGU (M.), HOLSTERS (M.), PROMÉ (J. C.), 1997 - Nod factors of Azorhizobium caulinodans strain ORS571 can be glycosylated with an arabinosyl group, a fucosyl group, or both. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 10 : 683-687.
- POUPOT (R.), MARTINEZ-ROMERO (E.), PROMÉ (J. C.), 1993 - Nodulation factors from Rhizobium tropici are sulfated or non sulfated chitopentasaccharides containing an N-methyl-N-acylglucosaminyl terminus. *Biochem.*, 32 : 10430-10435.
- PRICE (N. P. J.), RELIC (B.), TALMONT (F.), LEWIN (A.), PROMÉ (D.), PUEPKKE (S. G.), MAILLET (F.), DENARIE (J.), PROMÉ (J. C.), BROUGHTON (W. J.), 1992 - Broad-host-range Rhizobium species strain NGR234 secretes a family of carbamoylated, and fucosylated, nodulation signals that are O-acetylated or sulphated. *Mol. Microbiol.*, 6 : 3575-3584.
- SAMBROOK (J.), FRITSCH (E. F.), MANLATS (T.), 1989 - Molecular cloning : A Laboratory Manual. 2nd ed. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, New York.
- SPAINK (H. P.), AARTS (A.), STACEY (G.), BLOEMBERG (G. V.), LUGTENBERG (B. J. J.), KENNEDY (E. P.), 1992 - Detection and separation of Rhizobium and Bradyrhizobium Nod metabolites using thin-layer chromatography. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 5 : 72-80.
- YOUNG (J. P. W.), 1994 - "All those new names : an overview of the molecular phylogeny of plant-associated bacteria." In Advances in molecular genetics of plant-microbe interactions, (M. J.) Daniels, (J. A.) Downie, (A. E.) Osbourn éds. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands : 73-80.

Sélection de souches de rhizobium d'*Acacia seyal* tolérantes au sel

Fatou DIAW-GUENE,
Microbiologiste

Claudine CAMPA,
Physiologiste/Biotechnologue

Mamadou GUEYE,
Microbiologiste

Introduction

La salinisation des terres constitue un facteur limitant dans certaines zones du Sénégal (Sine, sud du Bassin Arachidier, zone Centre-Ouest du Sénégal), affectant de grandes surfaces et limitant la production végétale. Ainsi, dans la région de Fatick, la salinité a entraîné la disparition quasi totale des espèces ligneuses et herbacées et la régression des forêts à *Acacia seyal*. L'effet du sel se traduit plus particulièrement par une réduction de la disponibilité en azote pour les plantes, due essentiellement à une faible nitrification (Mengel et Kirkby, 1982) et à une absorption racinaire préférentielle du chlore par rapport au nitrate (Osmond *et al.*, 1980). Aussi, les plantes fixatrices d'azote, par leur capacité à assimiler l'azote atmosphérique en association avec les rhizobiums, semblent les plus aptes à résister aux conditions salines. Cependant, il est nécessaire que les bactéries (et les plantes associées) présentent une tolérance au sel. Il s'agit alors de sélectionner les rhizobiums tolérants au sel capables de noduler *Acacia seyal* et de fixer l'azote, thème de l'étude que nous présentons dans cette communication.

Matériel et méthodes

Les tests de tolérance au sel et d'effectivité ont été réalisés sur 31 souches de rhizobium isolées à partir des nodules développés sur des racines d'*A. seyal* (Weaver et Frederick, 1982) mis en culture dans du sol prélevé dans des zones du Sénégal différant par leur teneur en sel. Les rhizobiums isolés ont été maintenus dans un milieu YEM (Vincent, 1970) gélosé à 4 °C. L'évaluation de la tolérance au sel a été effectuée par culture des souches sur du milieu YEM gélosé ou liquide renfermant des teneurs croissantes en NaCl. Deux répétitions ont été réalisées pour chaque traitement. La croissance des rhizobiums est évaluée par l'apparition de colonies dans les boîtes de Petri. L'effectivité des souches les plus tolérantes au sel a été évaluée sur plante entière (5 plantes pour chaque souche et 3 répétitions par plante) par la mesure de la fixation d'azote selon la technique ARA de dosage de l'activité réductrice d'acétylène (Hardy *et al.*, 1973).

Pour la souche sélectionnée, les cinétiques de croissance sont établies par la mesure de l'évolution de la densité optique (spectrophotomètre à 550 nm) des cultures dans le milieu YEM liquide, pour des concentrations salines allant de 0 à 16 g. l⁻¹ de NaCl.

La compétitivité de la souche sélectionnée vis-à-vis des souches natives du sol a été étudiée en milieu salé sur du sol de la station de Bel-Air (Dakar). Cet essai a été réalisé en serre sur des sols non stérilisés enrichis en NaCl par l'apport, une semaine après repiquage et pendant 3 jours successifs (à raison de 100 ml par gaine et par jour) de diverses solutions salines permettant d'obtenir une concentration de 0, 8, 12 et 16 g NaCl.l⁻¹ dans les gaines. Les plantules ont été cultivées dans des pots contenant 2 kg de sol. L'inoculation a été réalisée au moment du repiquage des plantules dans les gaines. Pour son identification, la souche a été transformée par conjugaison bactérienne avec une souche d'*Escherichia coli* qui renferme un plasmide contenant le gène *gusA*. Ce gène code pour une enzyme, la β -glucuronidase, qui, en présence de X-gluc (acide 5-bromo-4-chloro-3-indolyl glucuronique), donne un précipité bleu qui colore ainsi les nodules induits par la souche transformée. La compétitivité est évaluée après 30 jours par la mesure du nombre de nodules colorés en

bleu, contenant la souche transformée, par rapport au nombre total de nodules par plante. La coloration est obtenue après trempage des racines nodulées, sous vide, dans une solution tamponnée de X-Gluc (2 %) et agitation toute une nuit dans un bain-marie (37 °C).

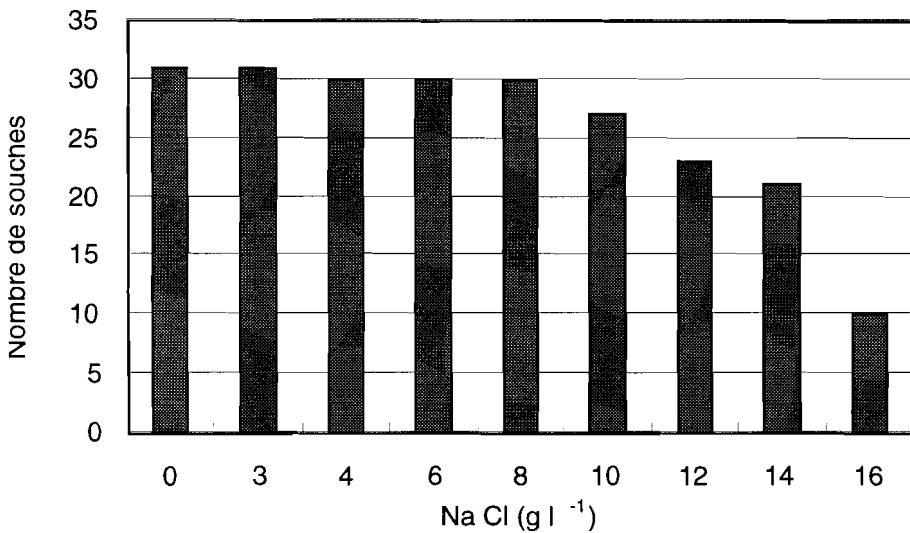
L'effectivité de cette souche en présence de sel a été testée par inoculation de jeunes germinations d'*A. seyal* avec la souche sélectionnée non transformée. L'expérience, basée sur le même principe que la précédente, a été réalisée dans des gaines contenant du sol stérilisé (120 °C, 2 fois 1 heure). Après 40 jours de culture, l'évaluation de la croissance est effectuée par mesure de la hauteur des plantes et de la matière sèche en comparaison à des témoins non inoculés. La teneur en azote des parties aériennes est dosée par la technique du micro Kjeldhal (Rinaudo, 1970).

■ Résultats et discussion

Sélection d'une souche tolérante au sel et efficiente pour A. seyal

La mise en culture des différentes souches isolées de nodules d'*A. seyal* sur milieu gélosé enrichi en concentrations croissantes en NaCl montre que la quasi totalité des 31 souches peut croître sur des milieux contenant 8 g. l⁻¹ NaCl (fig. 1). Au-delà de cette concentration, les deux tiers des souches peuvent se développer dans un milieu contenant des teneurs en sel égales à 14 g l⁻¹ NaCl. et seulement dix souches sur un milieu contenant 16 g. l⁻¹ NaCl. Si quelques-unes des 21 souches tolérant 14 g. l⁻¹ NaCl proviennent de sols non salés, par contre, toutes les souches tolérant 16 g. l⁻¹ sont originaires de zones salées de Fatick (zone centre-ouest du Sénégal). La même expérimentation, réalisée en milieu liquide, isole les mêmes souches tolérantes.

L'évaluation de l'effectivité des 10 souches retenues pour leur tolérance au sel montre que toutes n'ont pas la même capacité à fixer l'azote (tabl.1). Ainsi, la souche 339, dont l'activité réductrice d'acé-



■ Figure 1

Evolution du nombre de souches pouvant croître dans un milieu YEM gélosé en fonction de la teneur en NaCl du milieu. Souches de *Rhizobium* isolées de nodules développés sur racines d'*A. seyal* semés dans des sols de différentes origines géographiques.

Numéro ISRA	ARA (nmol C ₂ H ₄ .plante ⁻¹ .h ⁻¹)	Effectivité
265	116	e
266	487	e
271	191	e
326	103	e
328	1148	E
330	1263	E
336	130	e
339	47	i
341	746	E
342	335	e

■ Tableau 1

Effectivité des souches de *Rhizobium* sélectionnées pour leur tolérance au sel. Mesure par ARA (activité réductrice d'acétylène) pour *A. seyal*, E : souche très effective, e : souche effective, i : souche inefficace.

tylène est très faible, semble ineffective pour *A. seyal*. Par contre, les souches ISRA 341, 328 et surtout 330 se montrent très effectives. La souche ISRA330, qui présente une bonne tolérance au sel et la meilleure effectivité pour *A. seyal*, a été sélectionnée pour réaliser les expérimentations d'inoculation en conditions salines.

Une étude plus fine de la croissance de cette souche en milieu liquide en présence de différentes concentrations en sel montre que seule la concentration à 16 g. l^{-1} de NaCl a un effet inhibiteur sur la croissance de la souche (fig. 2). Comme cela a déjà été observé lors de cultures de souches bactériennes tolérantes au sel (Kassem *et al.*, 1985), la croissance est même plus importante lorsque le milieu est enrichi avec 8 g. l^{-1} de NaCl, alors que des cinétiques de croissance identiques sont observées pour les souches se développant en absence de sel ou en présence de 12 g. l^{-1} de NaCl.

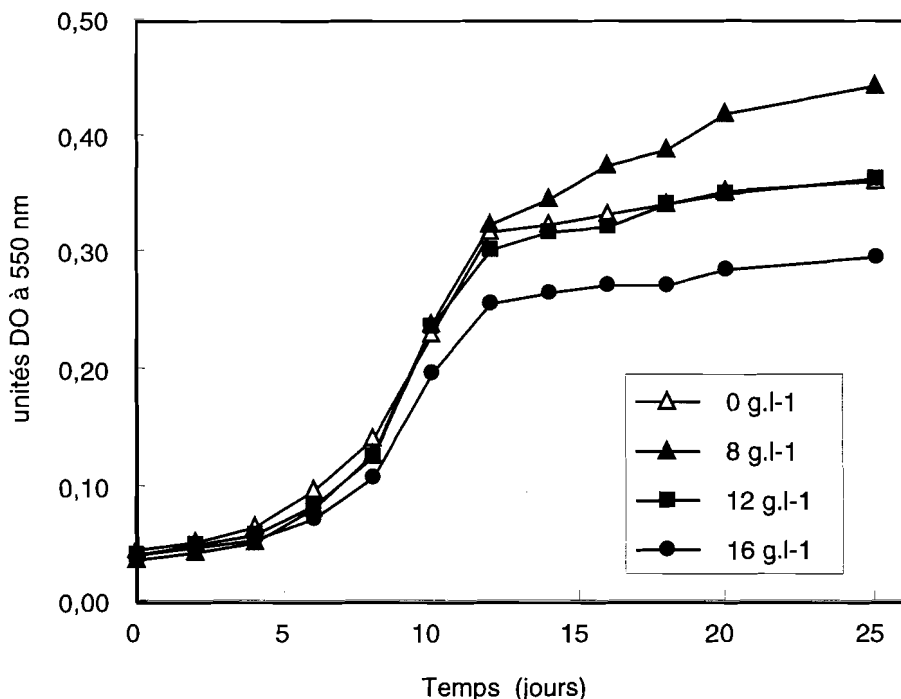


Figure 2
Cinétique de croissance de la souche ISRA 330 pour différentes concentrations en sel. Cultures réalisées en milieu YEM liquide et croissance évaluée par mesure de la densité optique (DO) de la culture à 550 nm.

Compétitivité de la souche ISRA 330

Afin de vérifier que, malgré la présence de souches de rhizobiums natives du sol, la souche ISRA 330 est une des plus compétitives pour coloniser les racines d'*A. seyal*, quelles que soient les conditions salines du sol, nous avons réalisé des cultures avec inoculation dans un sol non stérilisé. Pour différencier les nodules issus de cette souche de ceux formés par les souches natives, les bactéries de la souche ISRA 330 ont reçu, par transformation génétique, le gène *GusA* leur conférant une couleur bleue par révélation *in vitro* en présence de X-Gluc. Après 30 jours de culture dans diverses conditions salines, il apparaît que les racines d'*A. seyal* développent des nodules dont le nombre par plante décroît en fonction de la teneur en sel, à l'exception de la teneur à 8 g. l⁻¹ (tabl. 2). La majorité de ces nodules est occupée par des rhizobiums transformés d'ISRA 330 dont le nombre évolue dans le même sens en fonction de la concentration en sel. Cependant, ces nodules représentent toujours plus de 80 % des nodules totaux. Ce résultat montre que la souche ISRA 330 est très compétitive lorsqu'elle est inoculée aux plantes en présence des souches natives du sol.

NaCl (g.l ⁻¹)	Total	Nombre de nodules par plante		Pourcentage (%)
		contenant ISRA 330 <i>gusA</i>	contenant souches indigènes	ISRA 330 <i>gusA</i> / total
0	23	20 ^a	3 ^b	87
8	28	24 ^a	4 ^b	86
12	12	10 ^a	2 ^b	83
16	9	8 ^a	1 ^b	89

Tableau 2

Nombre et pourcentage de nodules d'*Acacia seyal* contenant la souche de *Rhizobium* ISRA 330*gusA* en fonction de la teneur en NaCl du sol. Moyennes de 5 répétitions. Dans chaque ligne, les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes à $p = 0,05$ d'après le test de Newmann et Keuls.

Effet de l'inoculation d'*A. seyal* avec la souche ISRA 330

L'effet de la souche sur le développement des *A. seyal* associés a été étudié par inoculation dans des sols stérilisés contenant des concentrations croissantes en NaCl. Tout d'abord, on peut noter que la présence de sel inhibe la formation de nodules sur des plantes témoins mises au contact de la flore bactérienne contaminante (tabl. 3). Dans ce cas, l'apparition de nodules n'est observée qu'en absence de NaCl, et en faible quantité (2 mg par plante), ce qui tendrait à montrer que les bactéries présentes sur la station expérimentale de Bel-Air ne sont pas spécifiques à *A. seyal*. Par contre, une masse de nodules 5,5 fois plus importante se développe sur les racines des acacias inoculés avec la souche ISRA 330 en absence de sel. De plus, chez les plantes inoculées, la nodulation est possible à toutes

NaCl (g.l ⁻¹)	Nodules MS (mg)	ARAP (nmol C ₂ H ₄ .h ⁻¹ .plante ⁻¹)	ARAS (nmolC ₂ H ₄ .h ⁻¹ .mg ⁻¹)
Témoin			
0	2,0 ^c	11,5 ^d	4,4 ^c
8	0,0	0	0
12	0,0	0	0
16	0,0	0	0
ISRA 330			
0	11,0 ^a	95,5 ^a	10,4 ^b
8	4,0 ^{bc}	48,2 ^b	13,7 ^{ab}
12	1,7 ^c	26,3 ^c	16,6 ^a
16	1,1 ^c	10,5 ^d	10,5 ^b

Tableau 3

Effet de l'inoculation avec la souche ISRA 330 sur la fixation symbiotique d'*A. seyal*. L'activité fixatrice est évaluée par la mesure de l'activité réductrice d'acétylène par plante (ARAP) ou par mg de matière sèche de nodules (ARAS) sur 4 plantes âgées de 40 jours cultivées en serre dans des gaines contenant 2 kg de sol stérilisé et inoculées (ou non) avec la souche ISRA330. Pour chaque colonne, les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % d'après le test de Newmann et Keuls.

les concentrations en sel, même si la masse sèche de nodules diminue en fonction de la teneur en NaCl (masse 10 fois moins importante à 16 g. l⁻¹ par rapport au témoin). La mesure de l'activité fixatrice par la technique ARA montre que les nodules développés par la souche ISRA 330 sont plus effectifs, en absence de sel, que ceux fournis par les souches contaminantes. En effet, cette activité, qu'elle soit exprimée par plante (pour l'ensemble des nodules) ou par mg de matière sèche de nodules, est supérieure dans les nodules formés par la souche ISRA 330. Si la concentration en sel a un effet négatif sur l'activité exprimée par plante, elle a par contre un effet positif aux faibles concentrations (8 et 12 g. l⁻¹) sur l'activité exprimée en unité de matière sèche de nodules, ce qui semble indiquer que la souche est aussi effective, sinon plus, à ces concentrations en sel qu'en absence. Ce résultat va dans le sens des observations faites lors des études de cinétique de croissance de la souche ISRA 330 en présence de différentes concentrations en sel.

En ce qui concerne la croissance des plantes, on peut noter que l'inoculation limite l'effet négatif du sel observé chez les témoins (tab. 4).

NaCl (g.l ⁻¹)	Hauteur (cm)	MS (mg)	% N	N total (mg.plante ⁻¹)
Témoin				
0	30,2 ^a	915 ^a	2,4	21,7 ^a
8	15,7 ^{cd}	430 ^{bc}	3,0	12,8 ^{ab}
12	15,7 ^{cd}	255 ^{cd}	3,6	9,1 ^b
16	8,2 ^e	210 ^d	1,6	4,6 ^b
ISRA 330				
0	29,0 ^a	742 ^a	2,6	19,1 ^a
8	22,8 ^b	527 ^b	3,2	17,8 ^a
12	19,4 ^{bc}	595 ^b	3,3	20,0 ^a
16	13,4 ^d	290 ^{cd}	2,4	7,0 ^b

Tableau 4

Effet de l'inoculation avec la souche ISRA 330 sur la croissance des parties aériennes et la teneur en azote des plantes d'*A. seyal*. Moyenne des hauteurs et des matières sèches (MS) des parties aériennes de 4 plantes après 40 jours de culture en gaine. Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % d'après le test de Newmann et Keuls.

Ainsi, un apport de NaCl à 8 g. l⁻¹ provoque une diminution des hauteurs de tiges et des masses sèches des parties aériennes d'environ 50 % chez les témoins et 30 % chez les plantes mises en présence de la souche ISRA330. L'effet le plus marqué est observé en présence de 12 g. l⁻¹ NaCl, où la matière sèche des parties aériennes des plantes inoculées représente 2,3 fois celle des plantes témoins. Compte tenu de cette différence de croissance entre témoins et inoculés, on observe un effet positif de l'inoculation sur la teneur en azote des plantes exprimée en mg d'azote par plante, alors qu'aucun effet significatif n'est noté sur cette teneur exprimée en pourcentage.

Conclusion

Ces résultats montrent qu'il existe une diversité pour la tolérance au sel des rhizobiums isolés d'*Acacia seyal* et que les souches isolées des sols salés semblent plus aptes à tolérer des doses élevées en sel dans le milieu que celles d'origine non saline. De plus, il apparaît que toutes ses souches tolérantes ne présentent pas la même effectivité pour *A. seyal*. La sélection de rhizobiums pour une symbiose effective en milieu salin nécessite donc deux critères : tolérance du rhizobium au sel et effectivité du rhizobium en présence de la plante-hôte. De même, si l'on envisage de réintroduire dans un sol salé une espèce fixatrice d'azote en présence de rhizobia sélectionnés tolérants au sel et effectifs pour l'espèce, il semble indispensable de contrôler qu'ils soient également compétitifs vis-à-vis des souches natives du même sol. La souche ISRA 330 présente toutes ces caractéristiques pour *A. seyal*.

L'inoculation avec cette souche permet de contrebalancer l'effet inhibiteur du sel sur la croissance et la fixation d'azote chez *A. seyal*. La souche ISRA330 pourrait donc être utilisée pour l'inoculation d'*A. seyal* en pépinière dans le but de réhabiliter les zones salées à *Acacia seyal*.

Bibliographie

- HARDY (R. W., R.), BURNS (R. C.),
HOLSTEN (R. D.), 1973 -
Application of the acetylene-ethylene
assay for measurement of N₂
fixation, *Soil Biol. Biochem.*,
5 : 47-81.
- KASSEM (M.), CAPPELLANO (A.),
GOUNOT (A. M.), 1985 -
Effet du chlorure de sodium
sur la croissance *in vitro*, l'infektivité
et l'effectivité des *Rhizobium meliloti*.
MIRCEN J., *Applied Microbiol.*
Biotech., 1 : 63-75.
- MENGEL (K.), KIRKBY (E. A.), 1982 -
"Nitrogen." *In* Principles of plant
nutrition : International Potash
Institute, (K.) Mengel, (E. A.) Kirkby
éds. Worblaufen - Bern, 335-328.
- OSMOND (M.), MIQUEL (M.), ROBIN (P.),
CONEJERO (G.), DOMENACH (A. M.),
BARDIN (R.), 1980 -
Influence du déficit hydrique
sur l'activité nitrate réductase
et nitrogénase chez le soja
(*Glycine max* L Merr. cv Hodgson),
C R Acad Sci., 294 : 1007-1012.
- RINAUDO (G.), 1970 -
*Fixation biologique de l'azote
dans trois types de rizières
de Côte d'Ivoire*. Thèse de Docteur
Ingénieur, Université de Montpellier.
- VINCENT (J. M.), 1970 -
A manual for the practical study
of root nodule bacteria, International
Biological Programme Handbook
N° 15. Blackwell Scientific
Publications, Oxford and Edinburgh.
- WEAVER (R. W.),
FREDERICK (L. R.), 1982 -
"Rhizobium." *In* Methods of Soil
Analysis, Part 2, Chemical and
Microbiological Properties -
Agronomy Monograph n° 9,
(R. D.) Segoe éds, Madison, USA.

Relations entre les nématodes et les *Acacia*

Synthèse des travaux préliminaires
au Sénégal

Patrice CADET,
Nématologiste

Robin DUPONNOIS,
Nématologiste

Khadidiatou SENGHOR,
Nématologiste

Introduction

Comme toutes les plantes, les légumineuses sont attaquées par les nématodes phytoparasites. Une synthèse des nombreux travaux réalisés pour analyser les interactions entre la symbiose rhizobienne et les nématodes phytophages a été effectuée par Huang (1987). L'effet dépressif des attaques de nématodes se situerait à plusieurs niveaux : en modifiant les exsudats racinaires, ces parasites peuvent influencer négativement la survie des bactéries dans la rhizosphère et leur fixation sur les poils absorbants ; ils peuvent également inhiber la nodulation ; enfin, les nématodes perturbent la fixation de l'azote, suite à une modification des activités enzymatiques nécessaires à ce processus. L'effet des parasites est alors comparable à une sénescence accélérée du nodule.

Aucune recherche n'a portée sur les légumineuses du genre *Acacia*. Or, dans les pays à climat sec, la plantation de ces arbres est présentée comme une solution aux problèmes de désertification,

d'érosion et de baisse de fertilité, précisément grâce à leur aptitude à développer cette symbiose rhizobienne qui leur permet de survivre dans les sols les plus pauvres. Si des facteurs environnementaux non contrôlables, comme les nématodes phytoparasites, sont susceptibles de prévenir la mise en place de cette symbiose, le processus de valorisation des sols pourrait être remis en cause ou retardé. L'incidence du parasite sur le développement de l'arbre lui-même ne constitue d'ailleurs qu'un aspect du problème. Si le projet de reboisement vise à réhabiliter des terres destinées à l'agriculture, il faut aussi s'assurer que ces *Acacia* ne vont pas favoriser la prolifération de parasites qui pourraient provoquer des dégâts sur les cultures ultérieures.

C'est la raison pour laquelle l'incidence du facteur "nématodes phytoparasites" a été étudiée au Sénégal où ces parasites sont particulièrement abondants.

Matériels et méthodes

Les résultats exposés font référence aux articles où les matériels et méthodes employés sont exposés dans le détail (Duponnois *et al.*, 1995 ; 1997a ; 1997b).

Résultats

Les nématodes parasites des Acacia au Sénégal

Des échantillons de sol prélevés dans la rhizosphère de *A. holosericea*, *A. tortilis*, *A. raddiana*, *A. senegal* et *Faidherbia albida* ont révélé la présence des genres de nématodes les plus fréquemment

rencontrés sur les cultures : *Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Hoplolaimus* et *Scutellonema*. Cependant, il est difficile d'affirmer que ces nématodes, notamment les ectoparasites, sont bien inféodés aux *Acacia*, dans la mesure où il est rare, en saison humide, que l'arbre ne soit pas entouré d'herbacées sur lesquelles les nématodes peuvent éventuellement se nourrir. Dans ce cas, il est nécessaire de recourir aux expériences en serre qui permettent de mettre en présence les nématodes et les acacias. Une étude de ce type réalisée en 1994 (Kane, comm. pers), tendrait à prouver que *Scutellonema cavenessi* et *Tylenchorhynchus gladiolatus*, c'est-à-dire les deux principales espèces parasites des cultures céréalières, se reproduisent effectivement sur *A. raddiana*, *A. seyal* et *A. senegal*.

Mécanisme de résistance des acacias aux nématodes

Le développement des nématodes sur l'*Acacia* a été étudié avec les nématodes à galles du genre *Meloidogyne* et trois espèces d'acacias : *A. seyal*, *F. albida* et *A. holosericea*, c'est-à-dire deux espèces africaines et une espèce australienne.

Multiplication

Le facteur de multiplication des nématodes varie avec la taille de l'inoculum, l'âge de la plante au moment de l'inoculation et le temps de contact entre le parasite et la plante, ce dernier paramètre déterminant le nombre de générations potentielles.

Sur une durée de 105 jours (trois générations environ), après inoculation de 150 juvéniles au stade cotylédons, le facteur de multiplication de *M. mayaguensis* sur *A. holosericea* s'élève à 34,1, alors qu'il n'est que de 14,4 sur *A. seyal* et de 3,3 sur *F. albida*. En deux mois, mais avec un inoculum de 1000 juvéniles de *M. javanica*, il a atteint 94,8 sur *A. holosericea*, alors que sur une période de presque 5 mois, il n'a pas dépassé 8,7 et 4,4 pour les deux autres espèces. Sur la base de ce critère, *A. holosericea* peut être considéré comme un bon hôte pour *Meloidogyne* alors que *F. albida* est

un mauvais hôte, *A. seyal* occupant une position intermédiaire (Duponnois *et al.*, 1995).

Cependant, le facteur de multiplication est la résultante de plusieurs étapes du cycle biologique du nématode : d'abord la pénétration des juvéniles dans les racines, puis la formation des cellules géantes et enfin le développement en adultes. Pour déterminer le mécanisme de la "résistance", nous avons étudié chacune de ces étapes.

Etude de la pénétration

Les plantules d'*Acacia* ont été inoculées avec 150 juvéniles de *M. mayaguensis* à différents stades phénologiques : semis, cotylédons, jeunes feuilles, et phylloides pour *A. holosericea*. Dix jours après l'inoculation, les nématodes situés dans les tissus sont dénombrés selon la méthode de De Guiran (1967). Pour *F. albida*, le taux de pénétration, c'est-à-dire le pourcentage d'individus qui ont pénétré les racines par rapport au nombre de juvéniles inoculés, est très faible, ne dépassant pas 4 %, alors que pour *A. seyal* et *A. holosericea*, il peut atteindre 80 à 100 % (tabl.1). D'une manière générale, le taux de pénétration diminue avec l'âge de la plante.

Examen histopathologique

Cette étude a été réalisée avec *Meloidogyne mayaguensis*, espèce la plus virulente du genre au Sénégal. Les coupes histologiques montrent que ces nématodes induisent toujours la formation de cellules géantes caractéristiques dans les tissus racinaires des trois espèces d'*Acacia* et l'apparition de galles (Duponnois *et al.*, 1997a). Ces critères sont ceux qui permettent de reconnaître une plante hôte à *Meloidogyne*. Autrement dit, *Meloidogyne* provoque dans les racines d'*Acacia* la réaction tissulaire qui est à la base de son développement en adulte (Lamberti et Taylor, 1979). Une couche externe de cellules subéreuses ainsi que de nombreuses cellules à vacuoles de couleur brune, caractéristique des cellules phénoliques, apparaissent uniquement sur les coupes de *F. albida*.

Développement en adultes

Après s'être fixés dans les tissus, les juvéniles de cette espèce parthénogénétique mitotique évoluent normalement en femelles sur

une période d'environ un mois. Lorsque les conditions, notamment alimentaires, sont mauvaises, ils peuvent évoluer en mâles qui, contrairement aux femelles sont mobiles. Il est possible de dénombrer les nématodes adultes et de calculer ainsi le taux de développement, c'est-à-dire le pourcentage d'individus adultes par rapport au nombre de juvéniles qui ont pénétré les racines (Cadet et Merny, 1976). Pour *F. albida*, le taux de développement ne dépasse jamais 30 % et il diminue avec l'âge de la plante (tabl.1). Pour *A. seyal* et *A. holosericea*, le taux de développement est relativement faible lorsque l'inoculation intervient au stade semis. A partir du stade cotylédon, la totalité des juvéniles parvient au stade adulte. Le pourcentage de développement diminue, comme pour *F. albida*, lorsque la plante est plus âgée. Dans le cas de *F. albida* et *A. seyal*, les mâles apparaissent en proportion importante (25 %), mais uniquement lorsque la plantule est attaquée au moment du semis (Duponnois *et al.*, 1997a).

Stade	Paramètre (%)	<i>F. albida</i>	<i>A. seyal</i>	<i>A. holosericea</i> ^a
Semis	pénétration	4	79	47
	développement	28	26	9
	mâles	25	23	0
Cotylédons	pénétration	2	11	99
	développement	10	138 ^b	91
	mâles	0	4	2
Jeunes feuilles	pénétration	0	5	15
	développement	0	31	116
	mâles	0	1	5
Phyllodes ^c	pénétration			17
	développement			63
	mâles			2

^a Espèce comportant des phyllodes.

^b Le pourcentage calculé peut dépasser 100 % car ces paramètres sont estimés sur des séries différentes.

^c Présentes uniquement sur *A. holosericea*

Tableau 1

Comparaison des pourcentages de pénétration, de développement en adultes de *M. mayaguensis* sur 3 espèces d'*Acacia* (Inoculum 150 J2).

Influence des nématodes sur la symbiose rhizobienne fixatrice d'azote

Plusieurs expériences ont été réalisées avec diverses espèces d'*Acacia* et des inoculum croissants de nématodes variant dans des proportions de 1 à 10, en présence de plantes témoins non infestées. Les nématodes sont apportés lorsque les plantules ont entre 6 et 8 semaines. L'inoculation des rhizobium n'est pas contrôlée, elle se produit naturellement et systématiquement, au Sénégal, dans nos conditions de culture sous abri (Dreyfus, comm. pers). Les résultats obtenus, dans nos conditions expérimentales (fig.1), permettent cependant de classer les *Acacia* en 4 catégories, en fonction de l'effet des nématodes sur la nodulation :

- Effet inhibiteur : *A. holosericea*, *A. mangium*, *A. seyal*, *A. nilotica* ;
- Peu d'effet : *A. sclerosperma*, *A. trachycarpa* et *A. lysipholia* ;
- Effet stimulateur : *F. albida*, *A. senegal* et *A. raddiana* ;

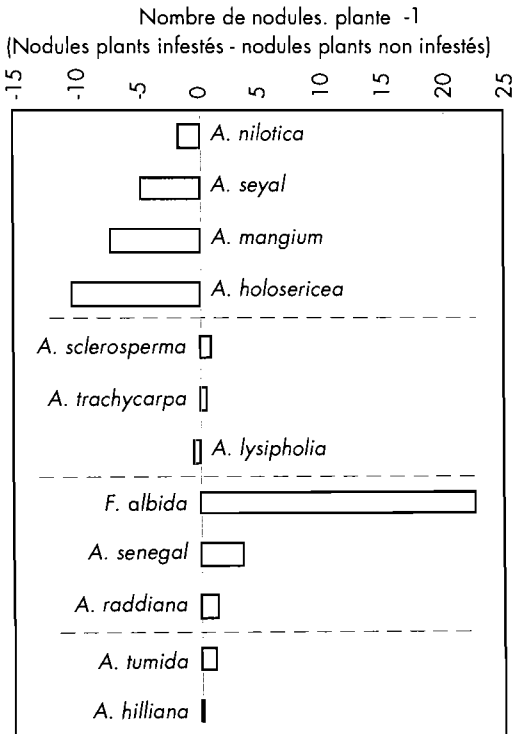


Figure 1
Influence des nématodes sur la nodulation des différentes espèces d'*Acacia* exprimées par la différence entre le nombre moyen de nodules des plants infestés et celui des plants non infestés, toutes expériences confondues.

- Effet inducteur. Cette quatrième catégorie regroupe les deux espèces d'*Acacia* qui, dans le cadre de l'expérience, n'ont pas nodulé naturellement en absence de nématodes : *A. tumida* et *A. hilliana*.

Influence des nématodes sur le développement végétatif des Acacia

Taux de mortalité

Tous les plants d'*A. holosericea* inoculés au semis et au stade cotylédons meurent très rapidement (tabl. 2). Cinq pour cent disparaissent encore lorsque l'intervention intervient au stade jeunes feuilles. A l'opposé, aucun *F. albida* ne dépérit en présence de nématodes. *A. seyal* occupe une position intermédiaire, la mortalité des plants infestés n'est que de 30 % au stade semis et 6 % au stade cotylédons (Duponnois *et al.*, 1997a).

Stade	<i>F. albida</i>	<i>A. seyal</i>	<i>A. holosericea</i>
Semis	0	30	100
Cotylédons	0	6	100
Jeunes feuilles	0	0	5
Phyllodes			0

■ Tableau 2

Evolution du taux de mortalité (%) des 3 espèces d'*Acacia* en fonction du stade phénologique du plant au moment de l'inoculation des nématodes (Inoculum 150 J2).

Incidence des nématodes sur la croissance des *Acacia*

Dans les expériences précédentes, plusieurs paramètres végétatifs ont été mesurés : hauteur, biomasse aérienne et biomasse racinaire (tabl. 3). Comme elles correspondent à des durées et des séries d'inoculum variables, les données ont été pondérées par rapport au témoin et analysées avec les résultats nématologiques exprimés en nombre de juvéniles par g de biomasse aérienne et par g de biomasse racinaire, puis traitées au moyen d'une analyse factorielle

Espèce	Durée	Inoculum	Hauteur	Biomasse aérienne	Biomasse racinaire	J2/BR	J2/BA
<i>A. holosericea</i>	7	1	81	74	92	377	232
	7	5	78	56	97	517	392
	7	10	57	42	74	103	110
<i>A. seyal</i>	7	1	73	80	46	6	8
	7	5	66	62	43	26	22
	7	10	64	51	46	56	53
<i>A. trachycarpa</i>	10	1	104	116	139	4	1
	10	5	104	104	151	1	0
	10	10	97	106	156	6	3
<i>A. sclerocarpa</i>	10	1	89	80	95	16	4
	10	5	79	71	78	10	2
	10	10	86	89	96	6	1
<i>A. tumida</i>	10	1	95	101	48	0	0
	10	5	98	131	79	0	0
	10	10	115	211	84	8	2
<i>A. hilliana</i>	10	1	113	147	64	114	39
	10	5	103	92	59	129	40
	10	10	115	153	122	93	60
<i>A. holosericea</i>	10	1	85	60	64	14	5
	10	5	83	45	69	44	15
	10	10	68	37	56	25	7
<i>A. mangium</i>	10	1	114	145	195	22	16
	10	5	93	83	121	88	40
	10	10	104	108	160	34	20
<i>A. lysipholia</i>	10	1	109	127	84	0	0
	10	5	75	55	45	13	4
	10	10	95	127	96	0	0
<i>F. albida</i>	19	1	116	189	108	1	3
	19	5	127	242	99	1	2
	19	10	111	156	94	0	1

Tableau 3

Influence des nématodes sur le développement végétatif des *Acacia* et sur la multiplication des nématodes exprimés en pour cent du témoin. (Durée : durée de l'expérience en semaines; Inoculum : exprimé en taille relative) IG : indice de galle; J2 juvéniles de *Meloidogyne*; BA : biomasse aérienne; BR : biomasse racinaire).

Espèce	Durée	Inoculum	Hauteur	Biomasse aérienne	Biomasse racinaire	J2/BR	J2/BA
<i>A. senegal</i>	19	1	111	272	127	0	0
	19	5	106	234	107	1	1
	19	10	109	227	93	0	0
<i>A. raddiana</i>	19	1	133	324	77	16	11
	19	5	131	281	62	5	5
	19	10	124	257	82	16	14
<i>A. nilotica</i>	19	1	162	625	45	52	6
	19	5	128	317	37	39	19
	19	10	125	314	34	20	8
<i>A. mangium</i>	19	1	87	92	26	51	39
	19	5	90	113	27	55	44
	19	10	86	109	24	45	39

I Tableau 3 (suite et fin).

des correspondances (Duponnois *et al.*, 1997b). Le premier facteur décrit l'essentiel de la variabilité contenue dans le tableau (environ 70 %). Il oppose les variables relatives aux populations de nématodes aux variables relatives à la croissance de la plante (hauteur et biomasse aérienne) (fig. 2). Les points correspondant aux valeurs factorielles obtenues pour les trois niveaux d'inoculation ont été projetés le long de ce facteur, sous forme de courbes de Gauss pour chaque espèce d'*Acacia*. La largeur de la courbe donne une indication sur la variabilité des résultats. Les *Acacia* se répartissent de la gauche vers la droite selon un gradient décroissant d'infestation en nématodes et un gradient croissant en développement végétatif. *A. holosericea*, *A. hilliana*, *A. mangium*, *A. seyal* et *A. nilotica* sont les plus infestés et ceux qui poussent le moins bien, alors qu'*A. tumida*, *A. lysipholia*, *A. albida*, *A. trachycarpa* et *A. senegal* sont les plus résistants et ceux qui se développent le mieux. Les réponses végétatives sont plus hétérogènes lorsque les *Acacia* sont très sensibles. Mais, pour la plupart des espèces, la réaction de la plante à un faible nombre de nématodes est souvent peu différente de celle obtenue avec un inoculum très fort (fig. 3).

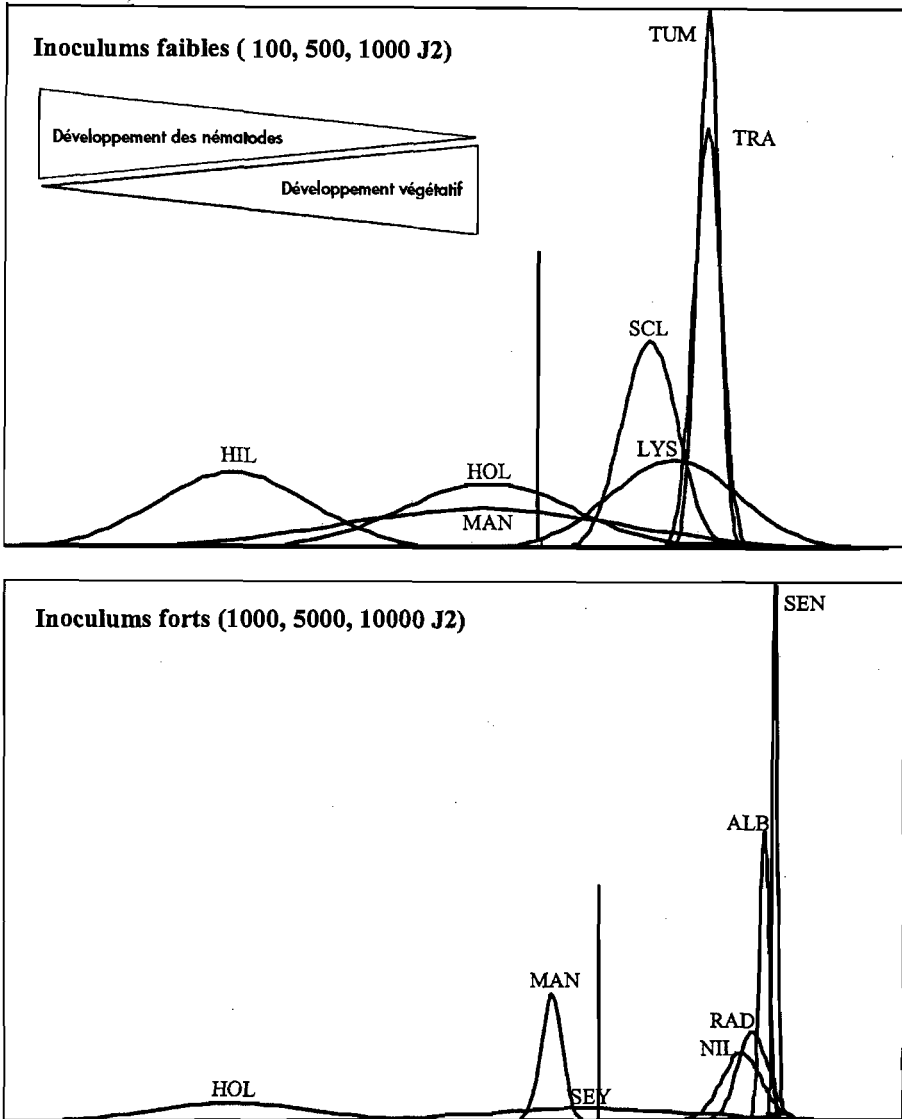


Figure 2

Répartition des espèces d'*Acacia* selon leur niveau de résistance aux nématodes et selon les séries d'inoculum. Chaque espèce d'*Acacia* est représentée par une courbe de Gauss qui prend en compte la variabilité de la réponse pour les trois niveaux d'inoculum. (ALB : *F. albida*, HIL : *A. hiliiana*, HOL : *A. holosericea*, LYS : *A. lysipholia*, MAN : *A. mangium*, NIL : *A. nilotica*, RAD : *A. raddiana*, SCL : *A. sclerosperma*, SEN : *A. senegal*, SEY : *A. seyal*, TRA : *A. trachycarpa*, TUM : *A. tumida*).

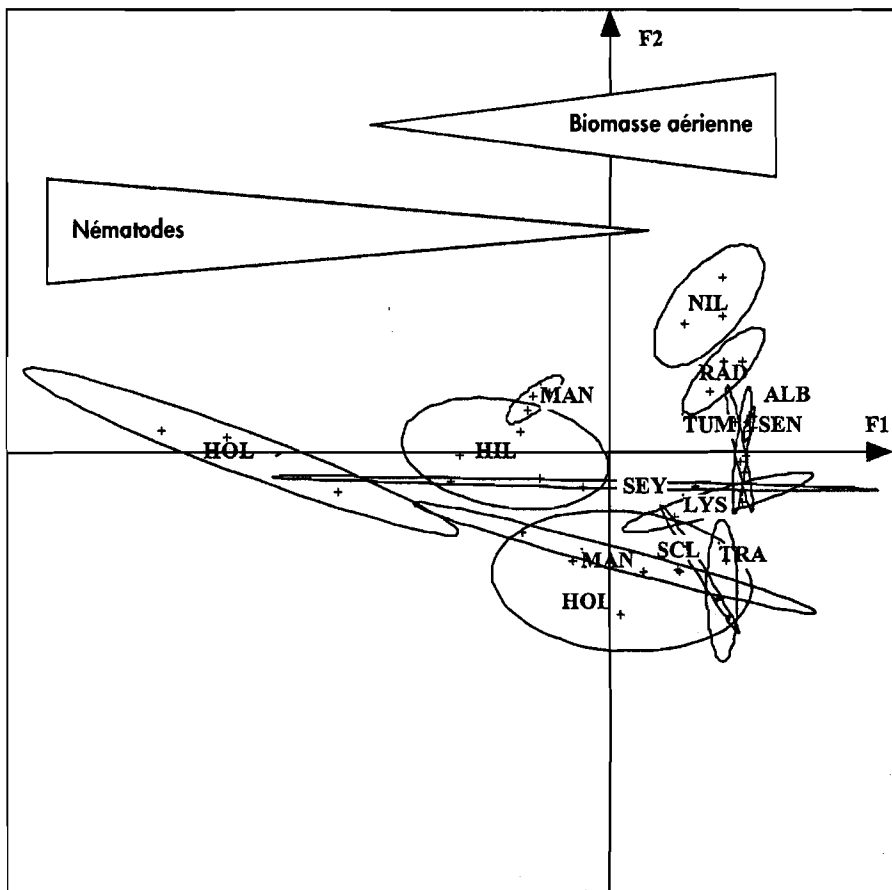


Figure 3

Répartition des différentes espèces d'*Acacia* en fonction de leur réponse végétative et de leur aptitude à multiplier les nématodes. Les points correspondant à chaque espèce végétale ont été regroupés dans une ellipse. (ALB : *F. albida*, HIL : *A. hilliana*, HOL : *A. holosericea*, LYS : *A. lysipholia*, MAN : *A. mangium*, NIL : *A. nilotica*, RAD : *A. raddiana*, SCL : *A. sclerosperma*, SEN : *A. senegal*, SEY : *A. seyal*, TRA : *A. trachycarpa*, TUM : *A. tumida*).

Discussion

L'étude histopathologique révèle que les *Acacia* étudiés, y compris *F. albida* sur lequel *Meloidogyne* ne se multiplie pratiquement pas,

présentent les caractéristiques génétiques d'une plante hôte (Duponnois *et al.*, 1997a). Lorsqu'un juvénile réussit à pénétrer dans les racines, il est capable d'induire la formation de cellules géantes (de Guiran et Netscher, 1970). D'après ces résultats, il semble que la résistance de *F. albida* s'exerce au niveau de la pénétration des nématodes dans les racines. Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible de savoir si la faible pénétration de parasites dans les racines de *F. albida* ne provient pas simplement d'un défaut d'attraction des nématodes par les exsudats racinaires. Cependant, la présence d'une assise de cellules corticales subéreuses difficile à traverser, et de vacuoles phénoliques toxiques pour les nématodes (Mateille, 1994), dont l'existence pourrait résulter d'une réaction de la plante à la présence des parasites, laissent penser qu'il pourrait s'agir à la fois d'une résistance mécanique et d'une résistance physiologique. D'ailleurs, le fait que la plupart des *Acacia* réagissent plus à la présence des nématodes qu'à l'importance de l'inoculum renforce cette hypothèse (Duponnois *et al.*, 1997b).

Pour *A. seyal* et *A. holosericea*, aucun signe caractéristique de résistance n'est apparu au moment où les observations ont été faites. Ce dispositif se met probablement en place plus tardivement, comme l'indique la diminution progressive du taux de pénétration au fur et à mesure que la plantule se développe.

Pour une espèce parthénogénétique comme *M. mayaguensis*, l'apparition de mâles résulte d'une déficience alimentaire, induite par exemple par un surpeuplement dans les tissus végétaux (Taylor et Sasser, 1978). Ce phénomène pourrait expliquer que le quart des adultes soient des mâles lorsque *A. seyal* est inoculé au semis. Dans ce cas, la racine séminale héberge plus d'une centaine de juvéniles. Cette proportion de mâles aurait certainement été plus importante si les plantules ne dépérissaient pas avant que les nématodes aient pu accomplir leur cycle complet de développement. Le même phénomène de mortalité des plants explique le très faible développement en adultes observé pour *A. holosericea*.

Cependant, un déficit du développement en adultes apparaît pour des plants inoculés au stade jeunes feuilles ou phyllodes, qui ont pourtant un système racinaire bien développé. Il peut s'agir soit d'un problème technique de repérage des nématodes dans des tissus lignifiés, soit d'une disparition réelle des femelles si, par exemple,

la rigidité des tissus est telle qu'ils ne se déforment pas suffisamment pour permettre le développement physique de la femelle. A trois semaines, un calcul simple permet de constater que celle-ci occupe un volume environ 500 fois plus grand que le juvénile !

La classification des *Acacia* en espèces tolérantes, résistantes ou sensibles, sur la base de la réponse végétative de la plante en présence des nématodes, est plus délicate pour les légumineuses que pour les autres plantes, en raison de l'interférence avec la symbiose rhizobienne. L'impact des nématodes sur le développement de la plante est la résultante de deux effets antagonistes : l'effet dépressif provoqué par la destruction mécanique des racines qui ne permet plus à la plante de s'alimenter normalement, par exemple en eau, et l'effet stimulant résultant de la symbiose rhizobienne, affectée ou non par les parasites. Une espèce résistante peut paraître sensible si l'attaque des parasites inhibe seulement la nodulation. Une espèce sensible peut paraître résistante si l'attaque des parasites stimule ou déclenche la nodulation. L'arbre parasité se développe alors beaucoup mieux que celui qui ne l'est pas. Il s'agit apparemment d'une symbiose à trois partenaires, dont l'un est un parasite.

Le cas le plus remarquable est apporté par *A. tumida* et *A. hilliana* qui ne nodulent pas dans nos conditions expérimentales, sauf en présence des nématodes. Les parasites provoquent alors une stimulation de croissance qui se traduit par une augmentation de la biomasse aérienne de respectivement 170 et 130 % par rapport au témoin non inoculé (Duponnois *et al.*, 1997a). Rapporté à la masse de nodule, ceci permet de calculer un rendement, qui traduit éventuellement l'efficacité de la souche de rhizobium. Dans notre expérience, c'est pratiquement le même pour les deux espèces végétales : respectivement 88 et 98 mg de matière végétale aérienne sèche par mg de nodules (biomasse sèche).

Conclusion

Les conséquences de l'action pathogène des nématodes sur les *Acacia* vont dépendre de l'utilisation qui sera faite des arbres. En

pépinière, les arbustes sont généralement élevés dans de la terre non stérilisée prélevée à proximité des habitations, où sévissent les nématodes à galles inféodés notamment aux cultures maraîchères. Les espèces les plus sensibles comme *A. holosericea* ou *A. seyal* peuvent ne pas résister à ces attaques de nématodes. En revanche, les espèces d'*Acacia* rendues tolérantes par la symbiose rhizobienne se développeront (*A. hilliana* par exemple), mais leur transfert dans les zones à reboiser peut avoir des conséquences graves, si ces sols sont ensuite destinés à l'agriculture. Les nématodes phytoparasites introduits par les plants peuvent empêcher la valorisation, par les cultures, de l'enrichissement du sol induit par les arbres.

Dans le cas de cultures associées, la tolérance ou la résistance des arbres, c'est-à-dire leur aptitude à multiplier des nématodes sans en souffrir, n'est paradoxalement pas forcément négative, même s'ils servent de "réservoir d'infestation". Dans des systèmes de culture intensifs comme le maraîchage, cette propriété pourrait être exploitée pour maintenir dans le sol, pendant la période d'interculture, un niveau suffisant en organismes antagonistes des nématodes, susceptibles d'agir dès la plantation de la culture. Cependant, les meilleurs candidats pour la réhabilitation agronomique et biologique des sols restent les acacias résistants et dont la nodulation est stimulée par la présence des nématodes, comme *A. albida*, *A. senegal*, *A. trachycarpa*, *A. lysipholia* ou *A. tumida*.

Bibliographie

CADET (P.), MERNY (P.), 1976 - Méthode d'étude de la pénétration et du développement des deux sexes chez les Heterodera (Nematoda : Tylenchoidea). *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 11 : 151-155.

DE GUIRAN (G.), 1967 - Coloration des nématodes dans les tissus végétaux par le bleu coton à froid. *Nematologica*, 12 : 646.

DE GUIRAN (G.), NETSCHER (C.), 1970 - Les nématodes du genre *Meloidogyne* parasites de cultures tropicales. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, 11 : 170-191.

DUPONNOIS (R.), CADET (P.), SENGHOR (K.), SOUGOUFARA (B.), 1997b - Etude de la sensibilité de plusieurs *Acacia* australiens au nématode à galles : *Meloidogyne javanica*. *Ann. Sci. For.*, 54 : 181-190.

DUPONNOIS (R.), SENGHOR (K.), MATEILLE (T.), 1995 - Pathogenicity of *Meloidogyne javanica*, (Treub) Chitw, to *Acacia holosericea* (A Cunn. ex G. Don) and *A. seyal* (Del.). *Nematologica*, 41 : 480-486.

DUPONNOIS (R.), TABULA (T. K.),
CADET (P.), 1997a. -
Étude des interactions entre trois
espèces d'*Acacia* (*Faidherbia albida*
Del., *A. seyal* Del., *A. holosericea*
A Cunn. ex G. Don) et *Meloidogyne*
mayaguensis au Sénégal.
Can. J. Soil Sci., 77: 359-365.

HUANG (J. S.), 1987 -
"Interactions of nematodes
with rhizobia." In *Vistas on*
Nematology, (J. A.) Veech, (D. W.)
Dickson éds, 301-312.

LAMBERTI (F.), TAYLOR (C. E.), 1979 -
Root-knot nematodes (Meloidogyne
species). Systemic, Biology and
Control. Academic Press, London,
New York, San Fransisco, 477p.

MATEILLE (T.), 1994 -
Comparative host tissue reactions
of *Musa acuminata* (AAA group)
cvs Poyo and Gros Michel roots
to three banana-parasitic
nematodes. *Ann. Appl. Biol.*,
124 : 65-73.

TAYLOR (A. L.),
SASSER (J. N.), 1978 - *Biology,*
Identification and
control of some root-knot n
ematodes (Meloidogyne spp.).
Cooperative Publication Department
of Plant Pathology, North Carolina
State University and US Agency
International Development,
Washington DC, North Carolina
State University Graphics,
111 p.

Interactions entre les symbioses bactériennes et fongiques et les nématodes à galles chez *Acacia holosericea*

Robin Duponnois,
Nématologiste

Marc Ducouso,
Microbiologiste

Khadidiatou Senghor,
Nématologiste

Patrice Cadet,
Nématologiste

Amadou Moustapha Bâ,
Microbiologiste

Introduction

Deux types principaux de microorganismes peuvent intervenir dans les processus d'absorption de l'azote et du phosphore par la plante : les bactéries symbiotiques fixatrices d'azote (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*) et les champignons mycorhiziens (endomycorhiziens et ectomycorhiziens).

Dans le sud du Sahara, où les problèmes de déforestation et de désertification sont particulièrement graves, la recherche d'espèces nouvelles en vue de leur introduction constitue un facteur important dans l'amélioration des reboisements. Dans ce cadre, de nombreuses espèces d'acacias australiens ont été testées. La réussite des introductions est cependant conditionnée d'une part par la présence d'une microflore symbiotique indigène compatible avec l'essence exotique et, d'autre part, par la sensibilité de ces espèces ligneuses aux pathogènes présents dans les zones de reboisement.

Les nématodes phytoparasites, particulièrement ceux du genre *Meloidogyne* (Netscher, 1970), provoquent des dégâts importants sur le plan agronomique. Ces nématodes sont ubiquistes et polyphages (De Guiran et Netscher, 1970). Le genre regroupe une cinquantaine d'espèces observées dans toutes les régions et sous tous les climats (Sasser et Carter, 1985). Il existe 3 espèces majeures dans les zones tropicales et subtropicales : *M. javanica*, *M. incognita* et *M. arenaria* (Prot, 1984).

Si différentes données concernant la présence de *Meloidogyne* sur certains acacias australiens sont disponibles (Duponnois *et al.*, 1997), toutefois, la qualité d'hôte des *Acacia* pour ce nématode est largement ignorée. Une étude visant à classer les acacias australiens en fonction de leur tolérance et de leur sensibilité à *M. javanica* a été réalisée (Duponnois *et al.*, 1997). Leur sensibilité au nématode diffère selon l'espèce : *A. sclerosperma*, *A. hilliana*, *A. holosericea* et *A. mangium* sont sensibles alors qu'*A. trachycarpa*, *A. tumida* et *A. lysiphloia* le sont peu. Leur tolérance est aussi variable : *A. sclerosperma*, *A. hilliana*, *A. mangium*, *A. trachycarpa* et *A. lysiphloia* sont tolérants envers *M. javanica*, alors que le développement d'*A. holosericea* est significativement inhibé, au contraire d'*A. tumida* dont la croissance est stimulée.

A. holosericea apparaissant comme une espèce très vulnérable vis-à-vis du nématode à galles, nous avons choisi cette essence comme modèle biologique pour l'étude de l'impact du nématode sur la symbiose fixatrice d'azote et de l'effet des champignons mycorhiziens sur cette relation pathogénique.

Matériels et méthodes

Effet de M. javanica sur la symbiose fixatrice d'azote avec A. holosericea

Des plants d'*A. holosericea* ont été mis en culture dans des tubes de 300 ml, remplis par du sol stérilisé. Au moment des semis, différentes souches bactériennes ont été inoculées. Après un mois de

culture en serre, la moitié des plants inoculés par une souche bactérienne donnée a été inoculée par *M. javanica* à raison de 1000 juvéniles par plant. Deux mois après, les plants ont été dépotés et la biomasse aérienne ainsi que la teneur en azote des parties aériennes ont été mesurées. Les résultats sont exprimés en % des valeurs obtenues avec les plants non inoculés.

Interaction M. javanica / Endomycorhize/ A. holosericea

Le champignon endomycorhizien utilisé est *Glomus* sp. Il a été multiplié sur du sorgho dans des pots de deux litres remplis de sol autoclavé et placés dans une serre à température ambiante. Au bout de douze semaines, les plants sont arrachés et les systèmes racinaires, soigneusement lavés à l'eau du robinet, sont coupés en fragments de 1 à 2 cm. Des échantillons de racines mycorhizées de 1 gramme (poids frais) sont ensuite inoculés au moment du repiquage des jeunes plantules d'*A. holosericea*. Les témoins sont constitués d'*A. holosericea* mis en culture en présence de fragments racinaires non mycorhizés. Après un mois de croissance, les plants sont inoculés par des juvéniles de *M. javanica* à raison de 3000 J2 par plant. Au bout d'un mois et demi de confrontation, les plants sont arrachés et différents paramètres sont mesurés : le taux de mycorhization par la technique de Kormanik et Mc Graw (1984), le taux de multiplication du nématode et le développement végétatif de la plante.

Interaction M. javanica / Ectomycorhize/ A. holosericea

La première étape a eu pour but de constituer une collection de champignons ectomycorhiziens appartenant au genre *Pisolithus*. Des carpophores ont été collectés au Sénégal et le mycélium a été mis en culture pure. Trente souches ont été ainsi obtenues, dont 24 isolées sous *Eucalyptus camaldulensis*. Les 6 autres provenaient de *Melaleuca leucodendron*, *Melaleuca* sp., *Casuarina equisetifolia*, *Acacia auriculiformis*, *A. holosericea* et *A. mangium*.

Ces souches ont ensuite été testées pour leur aptitude à mycorhizer de jeunes plants d'*A. holosericea* en utilisant la technique "Sandwich" en conditions axéniques (Chilvers *et al.*, 1986). Les exsudats fongiques de 35 souches ont été recueillis par congélation et décongélation successives. Des œufs de *Meloidogyne* ont été désinfectés à l'eau de javel (20 %, 2 mn) et rincés à l'eau distillée sous une hotte à flux laminaire. Une fraction (100 µl) de cette préparation a été immergée dans 100 µl d'exsudat. Après ajout de 2 ml d'eau distillée, l'ensemble a été mis à incuber dans une étuve à 25 °C pendant 24 heures. Chaque traitement comprend 5 répétitions. Les œufs ont été ensuite colorés au Bleu de Meldola (0,10 %) afin de distinguer les œufs morts des œufs vivants. La concentration phénolique de chaque souche a été préalablement déterminée par la technique de Marigo (1973).

■ Résultats et discussion

Effet de M. javanica sur la symbiose fixatrice d'azote avec A. holosericea

L'inoculation des plants par des souches bactériennes n'a pas empêché la pénétration et le développement des juvéniles à l'intérieur des racines. En effet, des galles caractéristiques ont été observées chez tous les plants inoculés par le nématode avec ou sans souche bactérienne. Par contre, les effets stimulants des souches bactériennes (en particulier des isolats de *Bradyrhizobium*) ont été réprimés lorsque *M. javanica* a été inoculé (tabl. 1). Parfois, des nécroses importantes ont été observées, entraînant soit une perte de biomasse soit la mort systématique des plants.

La symbiose mycorhizienne

La symbiose mycorhizienne est un phénomène général chez la plupart des végétaux terrestres (Harley et Harley, 1991). Ce type de symbiose améliore en particulier la nutrition phosphatée et azotée

Isolat	Genre	Hôte	Origine	Inoculation <i>M. javanica</i>			
				Sans		Avec	
				BM	N	BM	N
ORS 117	<i>Bradyrhizobium</i>	<i>A. albida</i>	Nord Sénégal	62,0	19,0	- 56,7	- 30,8
ORS 166	<i>Bradyrhizobium</i>	<i>A. albida</i>	Casamance	151,6	64,9	5,5	19,1
ORS 170	<i>Bradyrhizobium</i>	<i>A. albida</i>	Casamance	142,6	nd	55,2	37,3
ORS 180	<i>Bradyrhizobium</i>	<i>A. albida</i>	Nord Sénégal	43,8	6,4	- 34,0	- 4,2
ORS 188	<i>Bradyrhizobium</i>	<i>A. albida</i>	Nord Sénégal	161,6	nd	5,3	10,6
ORS 191	<i>Bradyrhizobium</i>	<i>A. albida</i>	Nord Sénégal	160,3	43,6	8,3	0,0
ORS 1001	<i>Rhizobium</i>	nd	Nord Sénégal	58,0	3,2	- 46,7	6,3
ORS 1009	<i>Rhizobium</i>	<i>A. laeta</i>	Nord Sénégal	2,7	25,4	- 63,0	- 43,1
ORS 1016	<i>Rhizobium</i>	<i>A. laeta</i>	Nord Sénégal	14,2	1,0	- 64,1	13,8
ORS 1020	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Sud Sénégal	85,1	0,0	- 45,9	- 33,7
ORS 1030	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Dakar	- 15,5	- 19,3	- 71,2	- 50,8
ORS 1035	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Niange Dieri	64,8	- 28,2	- 30,4	- 39,1
ORS 1036	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Niange Dieri	163,1	68,1	3,4	8,5
ORS 1040	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Thiatal Gotal	29,9	- 12,1	- 52,6	- 25,4
ORS 1047	<i>Rhizobium</i>	<i>A. horrida</i>	Dakar	- 5,8	4,9	- 61,8	- 47,5
ORS 1057	<i>Rhizobium</i>	<i>A. mollissima</i>	Dakar	15,5	2,1	- 59,3	- 13,8
ORS 1071	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Djokoul	- 16,2	- 10,4	- 66,6	- 33,1
ORS 1073	<i>Rhizobium</i>	<i>A. senegal</i>	Djokoul	49,7	47,8	- 62,8	4,2

nd : non déterminé

Tableau 1

Effet de *Meloidogyne javanica* sur la symbiose fixatrice d'azote entre *Acacia holosericea* et plusieurs souches de *Rhizobium* et *Bradyrhizobium*. BM : Biomasse aérienne. N : teneur en azote. Ces deux paramètres sont exprimés en % des valeurs des traitements témoins non inoculés avec les bactéries.

(Tinker, 1984). Elle stimule aussi la fixation symbiotique de l'azote (Linderman et Paulitz, 1990). Ces symbiotes fongiques peuvent aussi améliorer la tolérance de la plante à différentes pathologies ou avoir un effet toxique contre le microorganisme pathogène (Rosendahl et Rosendahl, 1990). Des informations très fragmentaires sont disponibles concernant l'état mycorhizien des acacias (Warcup, 1980; Reddell et Warren, 1986; Le Tacon *et al.*, 1989). Celles-ci ne concernent que 4 % des espèces connues. Parmi ces dernières, 68 % sont à MVA (Mycorhize à Vésicules et à Arbuscules), 22 % à ECM (Ectomycorhize) et 10 % possèdent la double symbiose. Les champignons endomycorhiziens ont été par-

ticulièrement étudiés sur *A. holosericea*. Bâ *et al.* (1996) ont inventorié les Glomales associés à cette espèce d'*Acacia* au Burkina Faso. Différentes expériences ont montré que les champignons endomycorhiziens pouvaient stimuler la croissance de la plante hôte mais aussi améliorer la nutrition minérale de la plante en particulier au niveau du phosphore mais aussi au niveau de la fixation symbiotique de l'azote (Guissou, 1994; Cornet et Diem, 1982).

En ce qui concerne les ectomycorhizes, les données de la littérature montrent que de nombreuses espèces d'*Acacia* australiens peuvent contracter une symbiose de type ectomycorhizien (Warcup, 1980; Ducouso, 1990). Mais, contrairement aux champignons endomycorhiziens, l'importance des ectomycorhizes sur la croissance d'*A. holosericea* n'a pas été mise en évidence (Reddell et Warren, 1986).

Interactions *Meloidogyne javanica* / endomycorhize / *A. holosericea*

Nous avons montré que le champignon endomycorhizien *Glomus* sp. stimule la croissance des plants et améliore la tolérance des plants à l'effet pathogène de *M. javanica* ou *M. mayaguensis* (fig.1). De plus, il est apparu que lorsque la mycorhize avait atteint son

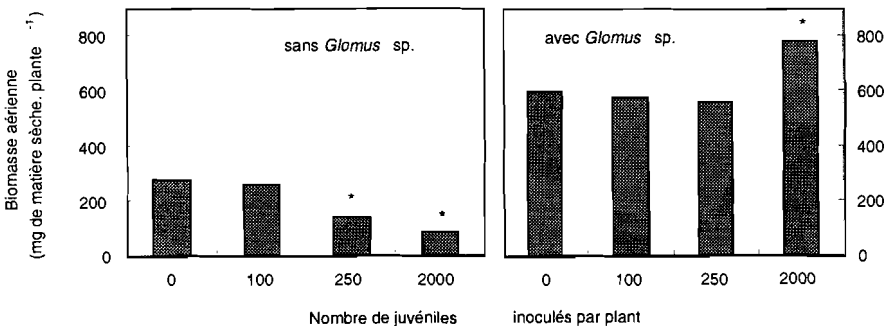


Figure 1
Effet d'un champignon endomycorhizien *Glomus* sp. sur la biomasse aérienne (mg matière sèche) de plant de *A. holosericea* inoculé ou non par *M. mayaguensis*.

* : significativement différent par rapport au témoin d'après l'analyse de variance à un facteur contrôlé ($P < 0,05$).

stade ultime de développement (présence de spores autour des racines), l'infection par le nématode était très réduite (4000 juvéniles issus des racines sans spores contre 90 issus des racines avec spores). En conséquence, lorsque les relations symbiotiques entre la plante et le champignon endomycorhizien se sont bien développées, cet organe a une action antagoniste contre le nématode phytoparasite.

Interactions *Meloidogyne javanica* / ectomycorhize / *A. holosericea*

Lors de l'établissement de ce type de symbiose, un manchon mycélien (le manteau) se forme autour de la racine courte. Cette structure pourrait constituer une barrière contre la pénétration du nématode. Certains champignons ectomycorhiziens (*Pisolithus tinctorius*, *Paxillus involutus*) produisent de grandes quantités de substances phénoliques lorsqu'ils sont cultivés en culture pure (Duponnois et Garbaye, 1990) qui pourraient être toxiques pour ces nématodes. Des études anatomiques et histochimiques ont démontré que les ectomycorhizes provoquent également une accumulation de composés phénoliques dans les cellules corticales (Malajczuk *et al.*, 1984) qui pourraient avoir une incidence sur le développement des nématodes dans les racines. Enfin, il a été montré que les ectomycorhizes provoquent des modifications qualitatives et quantitatives des exsudats racinaires (Rambelli, 1973). Cette faculté serait susceptible de perturber les mécanismes d'attraction du nématode vers la plante.

Pour toutes ces raisons, un programme d'étude a été élaboré pour connaître l'impact de champignons ectomycorhiziens du genre *Pisolithus* (communément observé au Sénégal) contre le nématode *M. javanica*. Trois isolats fongiques se sont avérés compatibles avec *A. holosericea*. D'autre part, il a été montré que deux d'entre eux produisent des substances toxiques pour la capacité des œufs à éclore. Enfin, ces champignons inhibent la pénétration des juvéniles dans les racines (Senghor et Duponnois, 1996). Les travaux actuels visent maintenant à montrer l'effet de ces champignons sur le cycle de développement de *M. javanica*.

Conclusion

Ces travaux montrent que l'introduction d'essences forestières exotiques est à manipuler avec précautions en particulier vis-à-vis de certains pathogènes indigènes. Le choix de l'arbre doit se faire de manière intégrée, en prenant en compte de multiples paramètres, et en ne se limitant pas aux qualités intrinsèques de l'essence forestière choisie. En foresterie tropicale, les arbres du genre *Acacia* ont été plus particulièrement étudiés car ils montrent une résistance à la sécheresse et aussi, grâce à la symbiose fixatrice d'azote, ils peuvent se développer dans des sols carencés en azote. Toutefois, comme les nématodes du genre *Meloidogyne* inhibent de façon spectaculaire cette symbiose, il ne suffit pas de disposer d'un couple arbre-bactérie fixatrice d'azote performant, mais aussi d'une espèce ligneuse résistante à ce nématode. Dans le cas contraire, il sera nécessaire de doter l'arbre de microorganismes antagonistes de ces nématodes préalablement sélectionnés, comme les champignons mycorhiziens.

Bibliographie

- BA (A. M.), DALPE (Y.), GUISSOU (T.), 1996 - Les glomales d'*Acacia holosericea* et d'*Acacia mangium*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 250 : 5-18.
- CHILVERS (G. A.), DOUGLAS (P. A.), LAPEYRIE (F.), 1986 - A paper-sandwich technique for rapid synthesis of ectomycorrhizas. *New Phytol.*, 103 : 397- 402.
- CORNET (F.), DIEM (H. G.), 1982 - Etude comparative de l'efficacité des souches de *Rhizobium* d'*Acacia* isolées de sols du Sénégal et effet de la double symbiose *Rhizobium* / *Glomus mossaeae* sur la croissance d'*Acacia holosericea* et *A. raddiana*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 198 : 3-15.
- DE GUIRAN (G.), NETSCHER (C.), 1970 - Les nématodes parasites des cultures maraîchères du Sénégal. *Cahiers ORSTOM, Série biologique*, 11 : 151-158.
- DUCOUSSO (M.), 1990 - *Importance des symbioses racinaires pour l'utilisation des acacias en Afrique de l'Ouest*. Thèse de Doctorat, Université de Lyon 1, 260 p.
- DUPONNOIS (R.), CADET (P.), SENGHOR (K.), SOUGOUFARA (B.), 1997 - Etude de la sensibilité de plusieurs acacias australiens au nématode à galles *Meloidogyne javanica*. *Ann. Sci. For.*, 54 : 179-188.
- DUPONNOIS (R.), GARBAYE (J.), 1990 - Some mechanisms involved in growth

- stimulation of ectomycorrhizal fungi by bacteria. *Can. J. Bot.*, 68 : 2148-2152.
- GUISSOU (T.), 1994 - *Amélioration de la fixation d'azote chez deux acacias australiens : Acacia holosericea et Acacia mangium. Mise en évidence d'une diversité de Glomales dans des sols du Burkina Faso.* Mémoire de fin d'étude d'ingénieur des eaux et forêts, IDR Université de Ouagadougou, 49 p.
- HARLEY (J. L.), HARLEY (E. L.), 1991 - A check list of mycorrhiza in the british flora. *New Phytol. supplement to vol.*, 105 (2).
- KORMANICK (P. P.), Mc GRAW (A. C.), 1982 - "Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots." *In Methods and principles of mycorrhizal research*, (N. C.) Schenck éd., The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota : 37-45.
- LE TACON (F.), GARBAYE (J.), BA (A. M.), BEDDIAR (A. F.), DIAGNE (O.), DIEM (H. G.), 1989 - "L'importance des symbioses racinaires pour les arbres forestiers en zone tropicale sèche et en zone tropicale humide." *In Trees for development in Sub-Saharan Africa.* ICRAF HQ, Nairobi, Kenya : 302-318.
- LINDERMAN (R. G.), PAULITZ (T. C.), 1990 - "Mycorrhizal-rhizobacterial interactions." *In biological control of soil borne plant pathogens.* (D.) Hornby éd. Wallington, CAB International : 261-283.
- MALAJCZUK (N.), MOLINA (R.), TRAPPE (J. M.), 1984 - Ectomycorrhiza formation in Eucalyptus. II. The ultrastructure of compatible and incompatible mycorrhizal fungi and associated roots. *New Phytol.*, 96 : 43-53.
- MARIGO (G.), 1973 - Sur une méthode de fractionnement et d'estimation des composés phénoliques chez les végétaux. *Analysis*, 2 : 106-110.
- NETSCHER (C.), 1970 - Les nématodes parasites des cultures maraichères du Sénégal. *Cahiers ORSTOM, Série biologique*, 11 : 209-229.
- PROT (J. C.), 1984 - *Les nématodes phytoparasites des cultures maraichères.* Dakar, USAID éd. 28 p.
- RAMBELLI (A.), 1973 - "The rhizosphere of mycorrhizae." *In Ectomycorrhizae, their ecology and physiology.* (G. C.) Marks, (T. T.) Kozlowski éd. Academic press, New York : 239-349.
- REDELLE (P.), WARREN (R.), 1986 - "Inoculation of acacias with mycorrhizal fungi : potential benefits." *In Australian Acacia in Developing countries.* (J. W.) Turnbull éd. ACIAR Proceeding 16 : 50-53.
- ROSENDAHL (C. N.), ROSENDAHL (S.), 1990 - The role of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in controlling damping-off and growth reduction in cucumber caused by *Pythium ultimum*. *Symbiosis*, 9 : 363-366.
- SASSER (J. N.), CARTER (C. C.), 1985 - "Overview of the international Meloidogyne project 1975-1984." *In An advanced treatise on Meloidogyne, Vol. 1. Biology and Control.* (K. R.) Barker, (C. C.) Carter, (J. N.) Sasser éd. IMP, North Carolina State University Graphics, USA, 19-24.
- SENGHOR (K.), DUPONNOIS (R.), 1996 - "Multiplication of plant-parasitic nematodes on sahelian forest trees and antagonistic effects of ectomycorrhizae." *In Third International Nematology Congress, Pointe à Pitre, Guadeloupe, 7-12 juillet 1996.*

TINKER (P. B.), 1984 -
The role of microorganisms in
mediating and facilitating the uptake
of plant nutrients from soil. *Plant Soil*,
76 : 77-91.

WARCUP (J. H.), 1980 -
Ectomycorrhizal
association of australian
indigenous plants. *New Phytol.*,
85 : 531-535.

Biodiversité et variabilité génétique des Glomales associés à *Acacia albida* Del. au Sénégal

Tahir Abdoulaye Diop,
Microbiologiste

Philippe Simoneau,
Biologiste

Yolande Dalpé,
Mycologue/taxonomiste

Christian Plenchette,
Agronome

Désiré Georges Strullu,
Physiologiste

Introduction

Les mycorhizes vésiculaires arbusculaires (MVA) sont des associations symbiotiques entre les racines des plantes cultivées ou non et les filaments mycéliens des champignons Zygomycètes de l'ordre des Glomales. Les Glomales peuvent conquérir des sites écologiques très contrastés, allant des zones humides aux zones sèches, probablement à cause de leur biotrophie obligatoire. Cette association mutualiste permet, dans des conditions favorables de culture, un développement optimal des partenaires symbiotiques. Ainsi, la symbiose joue-t'elle un rôle important dans la restauration des sols dégradés, dans l'alimentation hydrique et la prophylaxie des plantes contre les agents pathogènes (Strullu *et al.*, 1991 ; Diop, 1996). Hétérotrophes, ces micro-organismes telluriques tirent de la plante hôte les ressources énergétiques et carbonées dont ils ont besoin pour accomplir leur cycle biologique (germination, croissance, reproduction.).

Dans les régions sahéliennes d'Afrique, les effets de la sécheresse et de la surexploitation des ressources végétales ont abouti à une fragilisation et à un appauvrissement des sols. La dégradation du couvert végétal pour des usages domestiques affecte les champignons arbusculaires. De plus, l'apport d'intrants chimiques dans une agriculture destinée à nourrir une population à forte croissance démographique se fait le plus souvent en l'absence d'étude d'impact sur les micro-organismes associés (Baylis, 1975). Il est pourtant admis que l'optimum de développement des champignons symbiotiques se situe dans les sols déficients en phosphore, azote, potassium, conditions caractéristiques des régions sahéliennes. Il est par conséquent important de prendre en considération les champignons mycorhiziens pour un meilleur équilibre des terres.

Au Sénégal, l'étude de la biodiversité des Glomales reste le parent pauvre de l'écologie microbienne. La valeur agronomique relative des isolats indigènes est inconnue. Les travaux sur la mycorhization ont longtemps été réalisés avec des Glomales d'origine tempérée. L'étude taxonomique est encore un goulot d'étranglement du fait de leur biotrophie obligatoire. Elle se fait sur des spores multinucléées qui se forment de manière asynchrone durant leur cycle de développement (Strullu *et al.*, 1997). Les critères taxonomiques en vigueur (couleur des spores ou sporocarpes, taille et nombre de membranes des spores, forme de rattachement de l'hyphe) discriminent plusieurs Zygomycètes symbiotiques. D'après Morton et Benny (1990), l'ordre des Glomales est subdivisé en deux sous-ordres, celui des *Glominae* (avec les familles des *Glomaceae* et des *Acaulosporaceae*) et celui des *Gigasporinae* (avec la famille des *Gigasporaceae*).

Le caractère symbiotique obligatoire des champignons MVA rend difficile leur identification par des critères uniquement morphologiques. En complément, des études de caractérisation moléculaire sont effectuées pour analyser la variabilité génétique des Glomales. Le principe de l'approche moléculaire de détection et d'identification est basé sur l'amplification *in vitro* de l'ADN de régions variables du génome. Parmi les régions utilisables en taxonomie moléculaire, l'unité de transcription des ARN ribosomiques est celle qui a retenu le plus l'attention des taxonomistes moléculaires. Cette unité de transcription, répétée de nombreuses fois dans le

génomique, est constituée par les gènes codant les ARN 18S, 25S et 5,8S et par une région ITS (internal transcribed spacer) transcrite éliminée lors de la maturation des ARN ribosomiques. Les régions ITS amplifiées présentent des polymorphismes de séquences permettant de détecter les variabilités génétiques des champignons, en particulier des champignons ectomycorhiziens (Gardes *et al.*, 1991 ; 1993 ; Henrion *et al.*, 1994). L'utilisation d'amorces universelles pour étudier le polymorphisme des régions ITS présente néanmoins un risque d'amplifications parasites, ce qui explique probablement le peu d'études moléculaires réalisées à ce jour pour cette région chez les champignons MVA. Des amorces spécifiques ont été surtout utilisées pour étudier une partie du génome de ces microsymbiotes (Simon *et al.*, 1992). Cependant, le taux de variabilité relativement faible de cette région peut être un obstacle pour une identification fine des champignons MVA à l'aide de techniques simples.

Dans cette étude, nous avons d'abord caractérisé morphologiquement les Glomales du Sénégal associés à *A. albida*, préservé la qualité de l'incoculum selon une méthode de culture continue monoxénique et finalement montré que, sous certaines conditions, l'amplification des régions ITS est un outil valable pour la caractérisation de champignons MVA cultivés *in vitro* et en serre.

Matériels et méthodes

Dynamique saisonnière des Glomales au Sénégal

La dynamique de la population de Glomales est étudiée en saison humide et sèche dans les parcs à *A. albida*. Des prélèvements de sols et de racines fraîches sont effectués dans deux localités de la zone sahélienne (Diokoul et Louga) et dans deux autres de la zone soudano-guinéenne (Djinaki et Kabrousse). Pour chaque site, la distribution horizontale est suivie grâce à des prélèvements à 2 mètres de la

rhizosphère de 15 arbres, et la distribution verticale grâce à des forages effectués à 10 m d'un arbre adulte. Le système racinaire pivotant de l'arbre descend jusqu'au niveau des nappes phréatiques situées entre 1,50 et 4,50 m dans les localités soudano-guinéennes et entre 16,50 et 35 m dans les sahéliennes. Le nombre total de spores pour 100 g de sol est évalué par comptage sous la loupe binoculaire après tamisage humide. La viabilité des spores est estimée en trempant les spores dans un colorant vital MTT, 3- (4,5-diméthylthiazol-2-yl)-2,5 diphényltétrazolium bromide, selon les conditions décrites par An et Hendrix (1988). Le degré de colonisation des racines d'acacia est évalué après éclaircissement au KOH à 90 °C pendant 1 heure et coloration au bleu trypan (Phillips et Hayman, 1970).

Culture et caractérisation morphologique des Glomales associés à A. albida

Les différents isolats MVA récoltés sont multipliés en serre en association avec des semis de poireau (*Allium porum* L.) et d'*A. albida*. La culture a été réalisée dans des pots en plastique contenant du "Terragreen" (Oil-Try Company, Chicago, USA) stérilisé (121 °C pendant 1 h). A la plantation, un engrais ("osmocote" : 18N/6P/12K) est ajouté dans chaque pot. Les semis sont arrosés avec de l'eau distillée. Le dispositif est placé en serre avec une photopériode de 16 h et une température de 24 °C. Au bout de 6 mois de culture, les racines des plantes hôtes sont bien colonisées par les différents isolats MVA (% d'infection supérieur à 50 % dans tous les pots). Les spores sont récoltées par tamisage humide (500 µm - 50 µm) et conservées au froid.

Des cultures monosporales des isolats MVA les plus représentatifs sont réalisées dans des petits godets (Somapo-Sopirec, Diemeringer, France) contenant du "Terragreen" stérile, le poireau constituant la plante piège. Les plantes sont cultivées en chambre de culture suivant les conditions suivantes : photopériode de 12 h avec une température de 27 °C le jour et 24 °C la nuit et une humidité relative de 70 %. Après 6 mois de culture, les spores sont récoltées par tamisage humide.

Les spores issues de cette culture monosporale sont caractérisées par les critères morphologiques. Sous le microscope, on mesure les

diamètres de cinquante spores, on note la couleur, l'épaisseur de la paroi, le nombre de couches qui forment la paroi, la dimension des hyphes suspenseurs, leur diamètre, leur mode d'attachement, l'épaisseur des parois de l'hyphes suspenseur, quelquefois les ornements des spores. Il est aussi utile d'observer des spores jeunes autant que matures pour arriver à détecter l'ensemble des parties qui forment la paroi totale. Le genre est déterminé à partir de ces données. Quant aux espèces, leurs clés d'identification sont pratiquement inexistantes. Une clé basée sur la morphologie pariétale (Dalpé *et al.*, en préparation) permet cependant de classer certaines d'entre elles. L'identification proprement dite se fait en consultant les descriptions originales des espèces MVA connues à ce jour et recensées par Berch (1988) et Schenk et Pérez (1990).

Constitution de collections in vitro de Glomales par culture continue

Les propagules (spores isolées, sporocarpes, formes intraracinaires des *Glomus* : vésicules isolées ou fragments de 0,5 cm de long issus de cultures monosporales) sont utilisées comme inoculum pour les cultures axéniques. La désinfection superficielle des propagules prélevées est réalisée suivant le protocole de Diop *et al.* (1994). L'extraction des vésicules se fait sous la hotte en dilacérant délicatement les cellules des fragments mycorrhiziens avec des aiguilles fines stériles. La germination des propagules, disposées sur des membranes de cellophane découpées et stériles, est réalisée sur des milieux gélosés (0,8 % Bacto-agar Difco) à l'obscurité et à 27 °C.

Les racines isolées transformées de carotte et non transformées de tomate sont utilisées comme partenaire végétal. L'entretien de ces racines se fait à l'obscurité par des subcultures régulières des parties apicales dans le milieu de Strullu et Romand (1986). L'établissement de la mycorhization se fait en inoculant de façon dirigée une propagule prégermée à côté d'une racine isolée d'environ 7 cm de long avec quelques ramifications latérales. La culture se fait dans des boîtes de Petri (9 cm de diamètre) contenant 40 ml de milieu SR modifié (Diop, 1995).

Caractérisation génétique des Glomales

Amplification enzymatique *in vitro*

L'utilisation de la PCR dans le domaine des mycorhizes MVA est récente, ce qui explique l'absence de conditions expérimentales standardisées. De plus, plusieurs auteurs ont mentionné la présence d'inhibiteurs de la Taq DNA polymérase dans les extraits de champignons MVA (Sanders *et al.*, 1995 ; Wyss et Bonfante, 1993). Nous avons, dans un premier temps, mis au point des conditions d'extraction permettant une bonne amplification des séquences d'ADN cibles. Les amorces utilisées dans cette étude sont complémentaires de régions de l'ADN génomique où sont situés les gènes codant les ARN ribosomiques (ARNr). Nous avons utilisé des amorces universelles ITS1/ITS4 (White *et al.*, 1990) et des amorces spécifiques VANS1-NS21 (Simon *et al.*, 1992).

Des spores de champignons MVA, obtenues soit à partir des cultures monospores en serre [*Gigaspora margarita* 124; *Glomus caledonium* (122, 130 et 134), *Glomus mosseae* 120 et *Glomus aggregatum* 132, *Glomus* sp. 135], soit à partir des cultures axéniques en boîtes de Petri (*Glomus mosseae* FT SR 103, *Glomus caledonium* 113, *Glomus fasciculatum* FT SR 105), sont utilisées pour l'extraction d'ADN. Les spores provenant des cultures en conditions non axéniques subissent préalablement une désinfection superficielle. Elles sont placées dans des microtubes à centrifuger et mises en suspension dans une solution de lyse (Tris-HCl 50 mM pH 7,2, EDTA 50 mM 3 %, SDS 50 mM 1 %, 2-mercaptoéthanol). Les suspensions de spores sont placées au four à micro-ondes pendant 30 secondes, puis à 80 °C pendant 10 minutes après dilution avec du tampon de lyse (Goodwin et Lee, 1993). Les extraits sont déprotéinisés par addition d'un volume de phénol-chloroforme-alcool isoamylique (25 : 24 : 1) puis l'ADN est précipité par 2 volumes d'éthanol en présence d'acétate de sodium et d'un "entraîneur" inerte. Après lavage, les culots d'ADN sont séchés, remis en suspension dans un tampon contenant du NaCl (100 mM), puis traités au 2-butoxyéthanol de façon à éliminer les contaminants polyphénoliques et polysaccharidiques (Manning, 1991).

Le milieu réactionnel (volume final de 50 μ l) contient l'ADN fongique, les amorces (80 pmol de chaque), des dNTP (200 μ M), du $MgCl_2$ (1,5 mM), un tampon permettant une activité maximale de l'enzyme (Tris HCl 75 mM pH9, $(NH_4)_2SO_4$ 20 mM, Tween 20 à 0,01 %) et de la Taq Polymérase. Les tubes sont ensuite placés dans un thermocycleur programmé : après une dénaturation initiale (95 °C, 3 min), 30 cycles de dénaturation (95 °C, 1 min 30 s)/hybridation des amorces (50 °C, 30s)/élongation (72 °C, 2 mn) sont effectués et suivis d'une élongation finale (72 °C, 15 mn). La taille et la pureté des fragments d'ADN amplifiés sont vérifiés par électrophorèse en gel d'agarose (1,2 %). La migration des échantillons s'effectue à 50 volts pendant 30 mn et les fragments d'ADN sont visualisés sous lumière UV après coloration au bromure d'éthidium.

Analyse sélective et analyse des régions ITS

L'utilisation des régions produites *in vitro* n'étant pas toujours possible (souche ne sporulant pas ou peu *in vitro* par exemple), nous avons réalisé une amplification sélective en deux étapes de la région ITS des champignons MVA à partir de spores obtenues en serre. Pour cela, une première amplification MVA-spécifique a été réalisée en utilisant la paire d'amorces VANS1-ITS4. Ceci permet une amplification de l'ensemble du gène codant le petit ARN ribosomique ainsi que l'intégralité de la région ITS. La taille importante de l'amplifiat (supérieure à 2 kpb) impose une augmentation de la durée de l'étape d'élongation (4 mn) et une diminution du nombre de cycle (25). Une partie aliquote est ensuite réamplifiée à l'aide d'amorce ITS1-ITS4 dans des conditions standards. Afin de mettre en évidence un éventuel polymorphisme dans les séquences des régions ITS amplifiées, les produits d'amplification par ITS1-ITS4 obtenus à partir de différentes préparations d'ADN de spores MVA ont été digérés par des enzymes de restriction à coupure fréquente (*Hinf* I) dans les conditions optimales décrites par les fournisseurs. Les fragments de restriction obtenus sont analysés par électrophorèse sur gel d'agarose Nusieve (FMC Bioproducts) 3,5 % dans du TAE (Tris-acétate 40 mM, EDTA 1 mM) à 5 volts/cm pendant 5 heures (gel 20 x 20 cm) ou pendant 1 heure (gel 12 x 6 cm). La visualisation des fragments d'ADN est effectuée sous lumière UV après coloration au bromure d'éthidium.

Analyse d'une portion amplifiée de l'ARN 18S par formation d'hétéroduplex

Le couple d'amorces VANS1-NS21 offre la possibilité d'amplifier en une seule étape et de façon MVA-spécifique une partie du gène codant l'ARN 18S. A cet égard le choix de cette région semble s'imposer pour une identification simple et rapide des champignons MVA cultivés ou non en conditions axéniques. Toutefois, à la vue des séquences actuellement disponibles dans les banques de données, il apparaît que le degré de variabilité de la région amplifiée est très faible. De ce fait, une simple comparaison de profils de restriction ne permet pas une distinction non ambiguë des différentes espèces MVA. Pour pallier cet inconvénient, nous avons analysé les variations de séquence de la région amplifiée par VANS1-NS21 par la technique des hétéroduplex (Delwart *et al.*, 1993). Pour cela, les amplifiats obtenus à partir des différents extraits de spores sont mélangés deux à deux et ajustés à 100 mM en NaCl. Après une dénaturation (98 °C, 3 mn), les ADN sont placés à 4 °C pendant une heure puis les homo- et hétéroduplex formés sont séparés par électrophorèse en condition non dénaturante dans un gel de polyacrylamide 5 % (acrylamide : bisacrylamide, 28 : 2). Pour faciliter la comparaison entre les différentes séquences, il est préférable de réaliser les confrontations entre des séquences équivalentes présentant un pourcentage d'homologie inférieur à 98 %. Les confrontations sont donc réalisées de préférence en mélangeant l'amplifiat obtenu pour une souche de *Glomus* à tester avec celui provenant de *Gi. margarita* 124.

Résultats et discussion

Statut mycorhizien de l'Acacia albida

Cette étude montre que les racines de l'*A. albida* sont associées à différentes espèces de champignons MVA dans les zones sahélienne et soudano-guinéenne du Sénégal. Cette association se manifeste depuis les horizons superficiels des sols jusqu'au niveau des nappes

phréatiques. Aussi bien en surface qu'en profondeur, les Glomales des genres *Glomus* et *Gigaspora* sont prépondérants. Le potentiel mycorhizien (nombre et viabilité des spores, infection des racines) est présent aux stades jeune et adulte de l'arbre, indépendamment des saisons et des caractéristiques pédologiques des sols. Les localités de la zone soudano-guinéenne (Djinaki et Kabrousse) ont plus de propagules mycorhiziennes que celles de la zone sahélienne (Louga et Diokoul). Les nombres des spores collectées et viables sont plus importants pendant la saison des pluies que pendant la saison sèche (environ 108 % de plus pour le nombre total de spores et 262 % de plus de spores viables). En outre, ces propagules sont plus nombreuses dans la rhizosphère des jeunes acacias que dans celle des acacias âgés. Dans les horizons de sols profonds, les spores diminuent en nombre mais présentent un taux de viabilité élevé. La diminution des propagules MVA en profondeur est liée en grande partie à la moindre quantité de matière organique. Les coupes histologiques des racines colorées montrent la présence de structures caractéristiques des Glomales. Dans chaque zone écoclimatique, les pourcentages de colonisation racinaire sont similaires et dépassent 50 % des racines observées. Différentes espèces de champignons MVA appartenant à l'ordre des Glomales (Morton et Benny, 1990) ont été identifiées. Le tableau 1 présente la collection de souches entretenues *in vivo*.

Culture continue des Glomales d'Acacia albida

Glomus mosseae

La coculture *in vitro* d'une vésicule isolée de *G. mosseae* d'une racine transformée de carotte aboutit à une importante production de champignon. L'inoculum mère (vésicule) émet en général 2 à 5 hyphes de germination qui s'orientent souvent dans la même direction que la racine, puis se développent des hyphes secondaires plus fins d'orientation quelconque. A partir d'un mois de culture, un mycélium dense non septé couvre toute la gélose et le nombre de spores produites peut dépasser plus de 6000 dans certaines boîtes de Petri. Les spores apparaissent isolées ou groupées le long des hyphes. Des paquets de 30 à 50 spores sont régulièrement produits

Champignons MVA	Caractéristiques	Localisation		Référence
<i>Glomus mosseae</i>	Sporocarpes contenant 10-20 spores entourées d'un périidium jaune et épais. Spores dorées à foncées ou jaune pales.	Diokoul	0,15 m	120
		Kabrousse	1,50 m	126
<i>Glomus caledonium</i>	Spores isolées et sporocarpes en majorité. Sporocarpes formées de 10-25 spores entourées d'un périidium cotonneux blanchâtre. Spores à paroi externe nettement hyaline facilement séparable de la paroi principale.	Diokoul	16,50 m	121
		Djinaki	0,15 m	127
		Louga	0,15 m	130
		Djinaki	4,50 m	129
<i>Glomus fasciculatum</i>	Spores isolées reliées par des filaments jaune doré. Trois parois dont l'intérieur membranaire détectable sous coloration au Melzer.	Louga	0,15 m	123
		Louga	34 m	133
<i>Glomus aggregatum</i>	Spores isolées rattachées par un filament, jaune pales à dorées, souvent difformes, tuberculeuses.	Kabrousse	0,15 m	125
		Djinaki	4,50 m	128, 131
		Louga	0,15 m	132
<i>Glomus</i> sp.		Diokoul	0,15 m	135
<i>Gigaspora margarita</i>	Grosses spores isolées colorées en rose par une contamination bactérienne n'entraînant pas de baisse de viabilité.	Louga	34 m	124

Tableau 1

Fiche descriptive et localisation des champignons MVA du Sahel mis en collection *in vivo*.

dans les thalles du champignon. Sous la loupe binoculaire, les contacts racinaires (appressorium) et les vésicules intraracinaires sont facilement visibles alors que la détection des arbuscules n'est possible qu'après coloration des racines. Les subcultures à partir des spores et fragments de mycorhizes obtenus *in vitro* montrent un développement identique à celui de la culture de *G. mosseae*. Certains thalles isolés ont une capacité de croissance et produisent des hyphes mycéliennes comparables à ceux issus d'une vésicule isolée, mais la production de spores néoformées a été relativement faible et ne dépassait pas une centaine après 3 mois de culture.

Glomus fasciculatum

Le nombre moyen d'hyphes de germination d'une vésicule de *G. fasciculatum* est identique à celui d'une vésicule de *G. mosseae*. Les cultures réalisées en présence de racines isolées transformées

de carotte et non transformées de tomate donnent une production similaire de champignon. Les hyphes fongiques, de 4 à 6 μm de diamètre, produisent des thalles en grand nombre, environ une trentaine de ces structures fongiques sont constituées au bout de 3 jours de culture. La production des spores se fait préférentiellement dans les thalles du champignon avec une densité de plus de 100 spores par thalle, ce qui conduit à la formation de près de 10 000 spores dans une boîte de Petri après 3 mois de culture. L'importance de la production de spores matures réduit les délais de subcultures du champignon. Ainsi, des subcultures réalisées à partir des spores néoformées de 3 semaines, transmettent la mycorhization à cent pour cent, le champignon développe les mêmes structures que celles observées dans les premières cultures.

Glomus caledonium

La culture du champignon est réalisée à partir d'une spore (ou d'un sporocarpe) isolée en présence de racine de tomate. Les hyphes de germination entrent rapidement en contact avec leur hôte, puis colonisent toute la gélose. Toutefois, la biomasse est moins abondante que celle des autres *Glomus* après 3 mois de culture, ce qui explique probablement le peu de spores néoformées. Le nombre de ces spores peut varier de 12 à plus de 100 dans certaines boîtes de Petri, quel que soit l'inoculum mère. Peu de thalles sont produits à l'intérieur d'un mycélium non septé.

Glomus aggregatum

Un fragment racinaire de poireau colonisé par *G. aggregatum* permet la multiplication *in vitro* du champignon en association avec des racines isolées de tomate. Les hyphes rectilignes originaires en grande partie des vésicules internes, riches en lipides, se développent au hasard sur la gélose qu'elles couvrent complètement au bout d'un mois de culture. Cependant, ce développement extensif du mycélium s'accompagne d'un nombre réduit de thalles qui apparaissent généralement après 6 semaines de culture. Des spores isolées de 30 à 80 μm de diamètre se forment en majorité le long de grêles hyphes secondaires. En moyenne, près de 700 spores sont produites à la surface et dans la gélose après 3 mois de culture. Des

condensations d'hyphes sont visibles parfois par grappes à l'extrémité des parties mortes du partenaire végétal et attestent du mode de vie saprophytique de *G. aggregatum*. Au microscope inversé, quelques vésicules intraracinaires sont visibles et les racines colorées montrent une dominance de structures arbusculaires. Les subcultures réalisées à partir de fragments de mycorhizes conservent le même développement mycélien que la culture du champignon, mais la sporulation est plus tardive.

Gigaspora margarita

Les spores prégermées émettent en général un hyphe de germination, puis des hyphes secondaires ondulatoires et coenocytiques se développent au hasard et colonisent les racines transformées de carotte. De nombreux points de pénétration sont visibles après quelques semaines. Le développement mycélien du champignon est ponctué de la formation de plusieurs cellules auxiliaires ornementées. Après deux mois de culture, la densité d'hyphes est importante et on voit, dans certaines boîtes de Petri, des spores néoformées globuleuses, blanchâtres ou orangées. Quelques spores sont produites après 3 mois et des centaines d'unités d'infections sont visibles après coloration des racines.

Par des subcultures, en utilisant soit des spores matures, soit des fragments mycorhiziens produits en conditions axéniques, on arrive à constituer une collection de souches MVA. Le tableau 2 résume les différents isolats MVA produits par ces méthodes de culture et maintenus dans la collection "Forme Intraracinaire *In Vitro* d'Arbusculo-Mycorhizes (FINTRAVAM)". Cette collection est actuellement maintenue en boîtes de Petri.

Analyse PCR

Des résultats positifs n'ont été obtenus que sur les extraits d'ADN purifiés par un traitement au 2-butoxyéthanol. Après ce traitement, l'amplification en présence des amorces ITS1-ITS4 se traduit par la présence de 2 bandes à 580 pb et 600- 630 pb lorsque l'ADN est extrait à partir des spores récoltées en serre (fig. 1A), alors que seule la bande 580 pb est visible lorsque des spores MVA produites *in*

Espèce	Référence	Origine	Inoculum mère	Particularités
<i>Glomus mosseae</i>	FT SR 103	Kabrousse 1,50 m	Forme intraracinaire	Culture et subcultures
<i>Glomus mosseae</i>	FT SR 104	Diokoul 0,15 m	Forme intraracinaire	Culture
<i>Glomus fasciculatum</i>	FT SR 105	Louga 0,15 m	Forme intraracinaire	Culture et subcultures
<i>Glomus fasciculatum</i>	FT SR 106	Louga 34 m	Forme intraracinaire	Culture et subcultures
<i>Glomus aggregatum</i>	FT SR 107	Louga 0,15 m	Forme intraracinaire	Culture et subcultures
<i>Glomus aggregatum</i>	FT SR 108	Djinaki 4,50 m	Forme intraracinaire	Culture et subcultures
<i>Glomus caledonium</i>	110	Kabrousse 0,15 m	Spores	Culture
<i>Glomus caledonium</i>	111	Djinaki 4,50 m	Spores	Culture
<i>Glomus caledonium</i>	112	Louga 0,15 m	Spores	Culture
<i>Glomus caledonium</i>	113	Diokoul 16,50 m	Spores	Culture
<i>Gigaspora margarita</i>	109	Louga 34 m	Spores	Culture

Tableau 2

Principales souches MVA mises en collection *in vitro*.

in vitro sont utilisées (fig. 1B). La taille des régions ITS amplifiées à partir des spores MVA est en accord avec les résultats obtenus dans la littérature pour des génomes végétaux ou fongiques (Gardes et Bruns, 1993; Henrion *et al.*, 1994). Toutefois, généralement, un seul produit d'amplification est obtenu pour les régions ITS avec la plupart des champignons ou végétaux testés. Les résultats obtenus avec les spores produites axéniquement semblent montrer que les amplifiats de taille supérieure à 600 pb proviennent d'un contaminant. L'amplification en présence de VANS1-NS21 génère à chaque fois une bande de 550 pb environ (résultat non présenté) comme cela était attendu (Simon *et al.*, 1992).

Analyse des produits d'amplification par l'endonucléase Hinf 1

Pour l'ensemble des extraits testés, cette méthode de double amplification permet l'obtention d'une seule bande à environ 580 pb pour les champignons du genre *Glomus* et à 500 pb pour *Gigaspora* (fig. 2). L'analyse des produits de digestion obtenus par l'endonu-

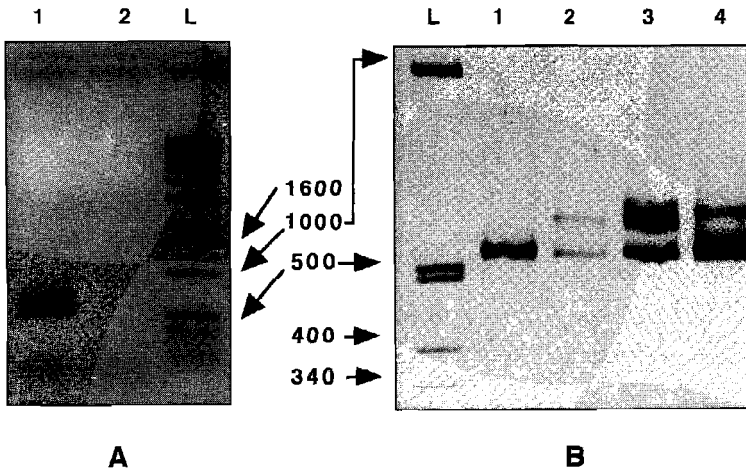


Figure 1

Amplification avec les amorces ITS 1 et ITS 4.

A - ADN extrait à partir d'une suspension de spores de *Glomus sp.* purifiée (piste 1) ou non (piste 2) par le 2-butoxyéthanol, et amplifié par les amorces ITS1 et ITS4. Analyse sur gel d'agarose 1,2 %.

B - ADN extrait à partir de spores obtenues *in vitro* (piste 1) ou en serre (pistes 2 à 4) et amplifié par les amorces ITS1 et ITS4. Analyse sur gel Nusieve 3,5 %. Pistes L : échelle de taille ; les tailles des principaux marqueurs sont indiquées en pb.

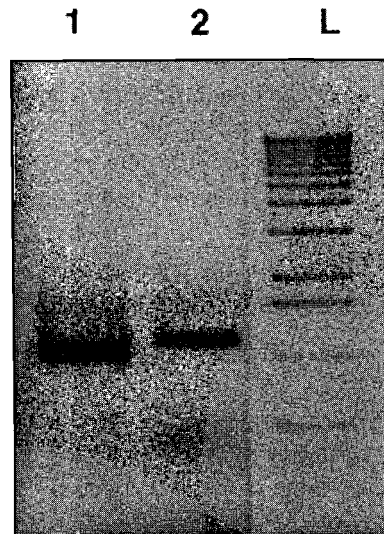


Figure 2

Amplification sélective de la région ITS.

ADN extrait à partir de *Gigaspora margarita* 124 (piste 1) ou de *Glomus sp.* (piste 2) et amplifié en deux étapes par les amorces VANS1 et ITS4. Analyse sur gel d'agarose 1,2 %.

Piste L : échelle de taille.

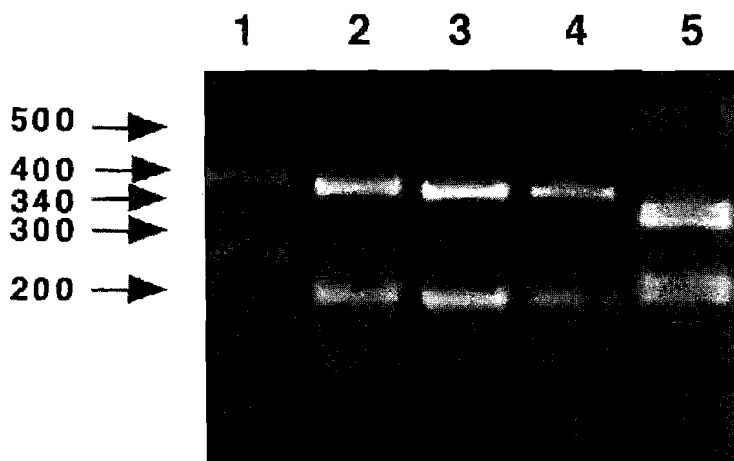


Figure 3

Profil de restriction *Hinf I* de la région ITS de quelques champignons MVA.

Les régions ITS amplifiées spécifiquement à partir de *Glomus caledonium* R11.1 (piste 1), *G. caledonium* M2.1 (piste 2), *G. mosseae* 120 (piste 3), *G. mosseae* FT SR 103 (piste 4) ou *Gigaspora margarita* 124 (piste 5) ont été digérées par *Hinf I*, puis analysées sur gel Nusieve 3,5 %. Les tailles des principaux marqueurs de l'échelle sont indiquées en pb.

cléase *Hinf I* (fig. 3) montre que les deux isolats de *G. mosseae* testés (120 et FT SR 103) donnent des profils identiques, avec deux bandes à environ 340 pb et 180 pb. L'isolat *G. caledonium* 134 génère par contre un profil différent avec deux bandes à environ 360 pb et 220 pb. Ces résultats sont en accord avec ceux de Sanders *et al.* (1995). L'analyse par l'enzyme *Hinf I* de la région ITS amplifiée à partir de l'isolat 122 de *G. caledonium* semble indiquer que cet isolat appartient en fait à l'espèce *G. mosseae*. En effet, ainsi que le suggèrent Sanders *et al.* (1995), la diversité observée dans la région ITS des champignons MVA semble représentative de leur diversité interspécifique plutôt que de leur diversité intraspécifique. Les produits de restriction de l'amplifiat obtenu à partir de *Gi. margarita* 124 présentent 4 bandes dont les tailles sont respectivement : 310 pb, 300 pb, 200 pb et 190 pb. Il est probable que ces différents produits proviennent de deux régions ITS co-amplifiées d'environ 500 pb chacune. Ceci peut traduire la présence soit de deux types de séquences ITS à l'intérieur d'un même génome, soit de deux types

de noyaux différents chez les spores MVA. Des résultats similaires ont été observés pour certaines espèces végétales appartenant aux familles des Rosacées et Brassicacées (Campbell *et al.*, 1993; Capesius, 1993). L'existence de deux régions ITS différentes bien que présentant un fort degré d'homologie a été par ailleurs montrée chez *G. mosseae* (Sanders *et al.*, 1995).

Migration des hétéroduplex

Durant la migration, les hétéroduplex sont ralentis du fait de la présence de zones non parfaitement appariées ; le rapport entre les distances de migration des hétéroduplex et des homoduplex est proportionnel au pourcentage d'homologie entre les séquences confrontées. La figure 4A (comparer les puits 1 et 3 avec le puits 2) montre que les séquences confrontées présentent un pourcentage d'homologie appréciable.

Les résultats ainsi obtenus avec plusieurs souches de champignons MVA sont représentés sur la figure 4. Sur la base du rapport de la distance moyenne de migration des hétéroduplex et des homoduplex, mais aussi de la résolution des deux hétéroduplex formés pour chaque confrontation, 5 groupes d'homologie peuvent être établis : groupe I : *Gigaspora margarita* 124 ; groupe II : *Glomus mosseae* 120 et FT SR 103, *Glomus caledonium* 130 et 122 ; groupe III : *Glomus fasciculatum* FT SR 105 ; groupe IV : *Glomus sp* MR, *Glomus aggregatum* 132 ; groupe V : *Glomus caledonium* 134. Ces résultats confirment donc la filiation de l'isolat 134 de *G. caledonium* avec l'espèce *G. mosseae* prédite par l'analyse de restriction de la région ITS. Il convient également de noter que mis à part le cas particulier des *G. caledonium*, les différentes espèces morphologiques sont placées dans des groupes différents. La méthode d'analyse par hétéroduplex des séquences amplifiées est facile à mettre en œuvre en routine, et permet de mettre en évidence un polymorphisme non détectable par RFLP. De plus, cette méthode permet une évaluation directe du pourcentage d'homologie entre deux fragments d'ADN sans nécessiter leur séquençage.

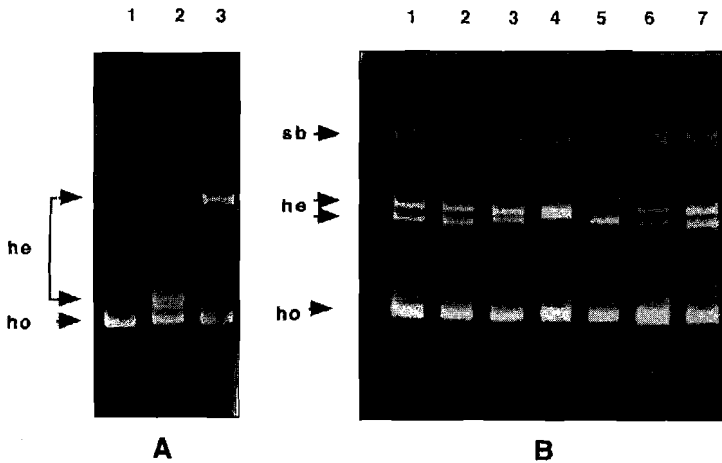


Figure 4

Analyse de migration des hétéroduplex.

Les hétéroduplex (he) ont été formés en mélangeant deux à deux les régions de l'ARN 18S amplifiées par VANS1 et NS21 à partir d'ADN provenant de champignons MVA puis séparés des homoduplex (ho) et ADN simple brin (sb) par électrophorèse en gel de polyacrylamide 5 % non dénaturant.

A - Confrontations *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus aggregatum* 132 (piste 1); *Glomus* sp.135/ *Glomus caledonium* 130 (piste 2), *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus sp* 135 (piste3).

B - Confrontations *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus caledonium* 130 (piste 1); *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus caledonium* 122 (piste 2); *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus caledonium* 134 (piste 3); *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus sp* 135 (piste 4); *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus fasciculatum* FT SR 105 (piste 5); *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus mosseae* 120 (piste6) et *Gigaspora margarita* 124/ *Glomus mosseae* FT SR 103 (piste 7).

Conclusion

Les études histologiques du système racinaire pivotant de la légumineuse arborescente *Acacia albida* montrent que la mycorhization est effective jusqu'à 4,5 m dans les régions soudano-guinéennes et à plus de 35 m dans les régions typiquement sahéliennes du Sénégal. C'est la première fois qu'une telle distribution en profondeur est mentionnée dans l'histoire des symbioses végétales. Ceci a montré les grandes possibilités d'adaptation de ces symbiotes obli-

gatoires que ne peuvent dévoiler les investigations généralement réalisées sur des plantes à système racinaire peu profond tel celui des graminées. La caractérisation par les critères morphologiques montre la diversité des espèces MVA d'*A. albida*. Les champignons appartiennent à l'ordre des Glomales selon la description de Morton et Benny (1990). Les genres *Glomus* et *Gigaspora* sont prépondérants aussi bien en surface qu'en profondeur des sols des différentes zones écoclimatiques du Sénégal.

Le développement intense des champignons sur milieu SR modifié (Diop, 1995), en présence de racines isolées, confirme les résultats déjà obtenus avec ce milieu et montre qu'il renferme les éléments nutritifs nécessaires à la culture et à la multiplication des champignons MVA. La culture continue des souches MVA par des subcultures sur le milieu SR modifié permet d'avoir une production régulière d'inoculum et surtout de maintenir pour la première fois la permanence *in vitro* des souches MVA du Sahel. Il devient alors possible de vérifier si une souche conserve ou non son potentiel infectieux au cours de multiples repiquages et même d'approfondir au niveau moléculaire la notion de permanence génétique. La culture continue *in vitro* des souches sahéliennes d'*A. albida*, en plus de permettre d'évaluer la qualité de l'inoculum, ouvre des possibilités de production sans contaminants. Il convient maintenant d'adapter ces systèmes pour étudier en conditions contrôlées le rôle des partenaires symbiotiques en situation de stress.

Les travaux d'identification des champignons MVA par les outils de la biologie moléculaire nous ont permis de mettre au point une méthode d'extraction d'ADN bien adaptée à l'étude de ces biotrophes obligatoires et de sélectionner une paire d'amorces amplifiant la région ITS pour l'étude de la variabilité des espèces. L'étude du polymorphisme des régions ITS et d'une portion de l'ARN 18S amplifiées à partir de différentes spores a confirmé la diversité révélée par les études morphologiques des champignons MVA d'*A. albida*. Ces régions semblent donc appropriées pour étudier, dans les conditions que nous avons décrites, la variabilité génétique des champignons MVA à partir de suspensions sporales ou de fragments racinaires mycorhizés. Ces marqueurs moléculaires peuvent permettre de réaliser un diagnostic rapide de la qualité des souches maintenues *in vitro* dans des cultures et subcultures par rapport à la souche monosporale ou monovésicule d'origine.

Bibliographie

- AN (Z. Q.), HENDRIX (J. W.), 1988 - Determining the viability of endogonaceous spores with a vital stain. *Mycologia*, 80 : 259-261.
- BAYLIS (T. S.), 1975 - "The magnoloid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it." In *Endomycorrhizas*. (F. E.) Sanders, (B.) Mosse, (P. P.) Tinker éd. Academic Press, New York and London : 410-416.
- BERCH (S.), 1988 - Compilation of the *Endogonaceae*. Mycologue, Waterloo, Canada.
- CAMPBELL (C. S.), BALDWIN (B. G.), DONOGHUE (M. J.), WOJIECHOWSKI (M. F.), 1993 - Toward a phylogeny of Amelanchier (*Rosaceae* : *Maloideae*) : evidence from sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA (nr DNA). *Am. J. Bot.*, 80 : abstract 398.
- CAPESIUS (I.), 1993 - Sequence of the 5S rRNA gene from *Brassica nigra* and its relation to other 5S rRNA genes from the *Brassicaceae*. *J. Plant Physiol.*, 142 : 112-114.
- DELWART (E. L.), SHPAER (E. G.), LOUWAGIE (J.), MC CUTCHAN (F. E.), GREZ (M.), RÜBSAMEN-WAIGMANN (H.), MULLIS (J. I.), 1993 - Genetic relationships determined by a DNA heteroduplex mobility assay : analysis of HIV-1 env genes. *Science*, 262 : 1257-1261.
- DIEM (H. G.), GUEYE (I.), GIANINAZZI-PEARSON (V.), FORTIN (J. A.), DOMMERGUES (Y. R.), 1981 - Ecology of VA mycorrhizae in the tropics : the semi-arid zone of Senegal. *Acta œcol., œcol. Plant*, 2 : 53-62.
- DIOP (R.), 1994 - *Mycorrhizes et mycorrhization d'Acacia seyal en zones salines*. Mémoire de certificat d'études supérieures en Agriculture-Environnement, ENSSAA, Dijon, France, 40 p.
- DIOP (T. A.), 1995 - *Ecophysiologie des mycorrhizes à vésicules et arbuscules associés à Acacia albida Del. dans les zones sahélienne et soudano-guinéenne du Sénégal*. Thèse de doctorat, Univ. d'Angers, France, 165 p.
- DIOP (T. A.), 1996 - Les mycorrhizes à vésicules et arbuscules. *J Fac Sci Dakar, Univ. Cheikh Anta Diop*, 2 : 49-64.
- DIOP (T. A.), PLENCHETTE (C.), STRULLU (D. G.), 1994 - Dual axenic culture of sheared-root inocula of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with tomato roots. *Mycorrhiza*, 5 : 17-22.
- GARDES (M.), BRUNS (T. D.), 1993 - ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2 : 113-118.
- GARDES (M.), WHITE (T. J.), FORTIN (J. A.), BRUNS (T. D.), TAYLOR (J. W.), 1991 - Identification of indigenous and introduced symbiotic fungi in ectomycorrhizae by amplification of nuclear and mitochondrial ribosomal DNA. *Can. J. Bot.*, 69 : 180-190.
- GOODWIN (D. C.), LEE (S. B.), 1993 - Microwave miniprep of total genomic DNA from fungi, plants, protists and animals for PCR. *Biotechn.*, 15 : 438-444.
- HENRION (B.), CHEVALIER (G.), MARTIN (F.), 1994 - Typing truffle species by PCR

- amplification of the ribosomal DNA spacers. *Mycol. Res.*, 98 : 37-43.
- HEWITT (G. M.), JOHNSTON (A. W. B.), YOUNG (J. P. W.), 1991 - *Molecular techniques in taxonomy*. Springer Verlag, Berlin.
- MANNING (K.), 1991 - Isolation of nucleic acids from plants by differential solvent precipitation. *Analytical Biochem.*, 195 : 45-50.
- MORTON (J. B.), BENNY (G. L.), 1990 - Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes) : a new order, Glomales, two new suborders, *Glomineae* and *Gigasporineae*, and two new families, *Acaulosporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon* 37 : 471-491.
- PHILLIPS (J. M.), HAYMAN (D. S.), 1970 - Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 55 : 158-161.
- SAMBROOK (J.), FRITSCH (E. F.), MANIATIS (T.), 1989 - *Molecular cloning : A laboratory manual*, 2nd ed° Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, New-York.
- SANDERS (U. R.), ALT (M.), GROPPE (K.), BOLLER (T.), WIEMKEN (A.), 1995 - Identification of ribosomal DNA polymorphism among spores and within spores of the Glomales : Application to studies on the genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi communities. *New Phytol.*, 130 : 419-427.
- SCHENCK (N. C.), PÉREZ (Y.), 1990 - *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*, 1st ed° Synergetic Publications, Gainesville, Florida, 245 p.
- SIMON (L.), LALONDE (M.), BRUNS (T.), 1992 - Specific amplification of 18S fungal ribosomal genes from vesicular-arbuscular endomycorrhizal fungi colonizing roots. *Appl. Env. Microbiol.*, 58 : 291-295.
- STRULLU (D. G.), DIOP (T.), PLENCHETTE (C.), 1997 - Réalisation de collections in vitro de *Glomus intraradices* (Schenck et Smith) et *Glomus versiforme* (Karsten et Berch) et proposition d'un cycle de développement. *CRAS, Paris*, 320 : 41-47.
- STRULLU (D. G.), PERRIN (R.), PLENCHETTE (C.), GARBAYE (J.), 1991 - *Les mycorhizes des arbres et des plantes cultivées*. Lavoisier, Paris, 256 p.
- STRULLU (D. G.), ROMAND (C.), 1986 - Méthode d'obtention d'endomycorhies à vésicules et arbuscules en conditions axéniques. *CRAS, Paris*, 303 : 245-250.
- WHITE (T. J.), BRUNS (T.), LEE (S.), TAYLOR (J.), 1990 - "Amplification and direct sequencing of ribosomal RNA genes for phylogenetics." *In* PCR protocol : a guide to methods and applications. MA Innis, (D. H.) Gelfand, (J. J.) Sninsky, (T. J.) White édés, Academic Press, New-York : 315-322.
- WYSS (P.), BONFANTE (P.), 1993 - Amplification of genomic DNA of arbuscular-mycorrhizal (AM) fungi by PCR using short arbitrary primers. *Mycol. Res.*, 97 : 1351-1357.

Conclusion

L'acacia au Sénégal : quelles orientations futures pour la recherche ?

La plupart des textes de cet ouvrage (partie I à VI) ont fait l'objet d'une présentation orale lors de la réunion thématique intitulée : « L'acacia au Sénégal ». Les trois journées ont été regroupées en six sessions selon les thématiques scientifiques. Après chaque session, des débats ont été instaurés afin de dresser un bilan des recherches dans la thématique présentée et d'envisager des perspectives de recherche. Un débat de synthèse, organisé à la fin de la troisième journée, a permis de rassembler les réflexions partielles précédentes afin d'établir des recommandations. Les lignes directrices et objectifs prioritaires pourraient guider un programme pluridisciplinaire axé sur l'acacia.

C'est le résumé de ces réflexions que nous tentons de présenter dans cette conclusion. A cette occasion, nous remercions vivement l'ensemble des participants qui se sont généreusement, et parfois passionnément, prêtés à cet exercice.

Objectifs généraux de développement, valorisation et amélioration

Devant la place prépondérante qu'occupent les acacias dans le paysage sahélien, aussi bien sylvopastoral qu'agropastoral, il apparaît prioritaire de maintenir et régénérer les milieux avec les espèces autochtones les plus adaptées et les plus utilisées. L'utilisation d'espèces étrangères doit être envisagée mais avec des contrôles stricts. En effet, il est apparu que les espèces introduites, bien que très performantes au stade jeune, pouvaient disparaître subitement après quatre à cinq années d'exploitation. Par ailleurs, les espèces locales sont traditionnellement exploitées en

milieu paysan pour des usages bien précis qu'il sera difficile de changer.

Bien souvent, les études réalisées au niveau du laboratoire rencontrent des difficultés au moment du transfert au champ. Les études doivent donc dorénavant être orientées sur les milieux, en se focalisant sur les usages agricoles et les aspects écologiques. A ce niveau, il convient de séparer les approches liées aux zones sylvopastorales (bois, chaleur) des zones agropastorales (fertilité, stabilité agricole).

Chaque objectif de développement (bois de chauffe, fourrage, gomme, fixation des sols) induit un questionnement scientifique propre. Par conséquent, la programmation des actions nécessite une identification claire des objectifs. Cependant, au-delà de cette spécificité, un certain nombre d'objectifs scientifiques généraux se sont dégagés des discussions. Ils sont répertoriés ci-dessous, chacun d'eux définit l'objectif d'actions de recherche qu'il conviendra de mettre en œuvre pour élaborer une proposition de programme.

Enfin, il s'agit de prédire la pertinence socio-culturelle des mesures proposées par les forestiers pour le maintien et la régénération. En effet, de nombreux aléas perturbent ces écosystèmes fragiles (sécheresse, saignée ou émondage des arbres). Des études sur la physiologie de l'arbre et la modélisation des interactions avec l'efficacité de l'utilisation de l'eau, la photosynthèse, la fixation de l'azote et la fertilité du sol sont indispensables.

Objectifs scientifiques

Trois axes prioritaires ont été retenus :

- le passage des conditions contrôlées aux conditions réelles pour l'étude de l'individu ;
- le transfert d'échelle des connaissances de l'individu au peuplement ;
- la prise en compte des aspects socio-culturels.

Les approfondissements des connaissances scientifiques qui sont suggérés peuvent être spécifiques d'un axe ou se retrouver dans deux ou trois niveaux mais, dans ce cas, avec une appréciation légèrement différente.

Le passage des conditions contrôlées aux conditions réelles pour l'étude de l'individu

Acquisition des données sur le fonctionnement de l'arbre *in situ*

- Connaître la disponibilité et l'usage des ressources en eau et en éléments nutritifs dans la rhizosphère ;
- définir les interactions des facteurs environnementaux (eau, azote, éclaircissement) ;
- étudier l'hétérogénéité fonctionnelle des racines (pivot et racines superficielles) pour la fixation d'azote, le prélèvement d'eau et d'éléments minéraux ;
- comprendre et contrôler la phénologie de la fructification ;
- modéliser la reprise de végétation après émondage.

Élaboration des méthodes prédictives des caractères de l'adulte à partir des comportements des individus jeunes

- Comparer semis, vitroplants, boutures et étudier l'impact sur le phénotype final ;
- suivre l'évolution, au cours de la croissance, des interactions avec les organismes associés ;
- étudier les modes de propagation des individus (sexuée vs végétative) et d'occupation du territoire ;
- connaître les réelles potentialités génétiques (*i.e.* connaître le déterminisme de la qualité de la gomme - génétique vs milieu) ;
- définir les types des espèces et le génotype des individus ;
- sélectionner à l'aide de marqueurs moléculaire.

Évaluation de l'impact réel des stress

- Connaître les facteurs génétiques de la résistance aux stress (*i.e.* sécheresse) ;
- améliorer le potentiel génétique de la résistance ;
- identifier les espèces réservoirs de caractères génétiques intéressants ;
- évaluer le rôle des stress dans la structure de la rhizosphère et l'enracinement profond ;

- évaluer la tolérance de la fixation de l'azote à la présence d'azote combiné ;
- étudier la résistance aux métaux lourds.

Maîtrise des partenaires symbiotiques

- Évaluer *in situ* l'utilisation potentielle des micro-organismes identifiés au laboratoire ;
- étudier la dynamique des populations bactériennes, symbiotiques ou non, les transferts de gènes, les modes de colonisation et la stabilité (pérennité) de l'association ;
- évaluer les potentialités réelles de fixation de l'azote *in situ*.

Le transfert d'échelle des connaissances de l'individu au peuplement

Connaître le fonctionnement des peuplements d'arbres et d'espèces associées pour acquérir une capacité de diagnostic à cette échelle

- Évaluer l'impact à long terme des pratiques de gestion (effet de densité et des conditions culturelles) ;
- connaître la disponibilité et l'usage des ressources en eau et en éléments minéraux dans les peuplements agroforestiers ;
- étudier l'occupation de l'espace et l'hétérogénéité fonctionnelle des racines (pivot et racines superficielles) pour la fixation d'azote et le prélèvement en eau et en éléments minéraux ;
- comprendre et contrôler la phénologie de la fructification pour ajouter une valeur à l'arbre conservé ;
- suivre l'évolution de l'individu sous l'effet des perturbations anthropiques et environnementales ;
- Étudier les interactions avec les organismes associés.

Connaître la composition des peuplements et son déterminisme

- Évaluer la diversité génétique des populations ;
- connaître les pourcentages relatifs des espèces d'acacias par rapport aux autres plantes ;
- étudier les modes de reproduction (sexuée vs végétative) et leur impact sur le peuplement ;

- caractériser les potentialités génétiques des espèces ;
- comparer l'espace occupé par les racines superficielles et profondes ;
- évaluer la tolérance de la fixation de l'azote à la présence d'azote combiné ;
- évaluer *in situ* l'utilisation réelle des micro-organismes identifiés au laboratoire ;
- étudier la dynamique des populations bactériennes, symbiotiques ou non, leurs modes de colonisation et la stabilité (pérennité) des associations ;
- évaluer les potentialités réelles de fixation de l'azote *in situ*.

La prise en compte des aspects socio-culturels

- Évaluer les causes socio-culturelles et économiques des régressions des écosystèmes arborés ;
- comprendre les mécanismes d'évolution des peuplements sous l'effet des perturbations anthropiques et environnementales ;
- élaborer des modèles prédictifs pour l'évolution des peuplements agroforestiers en s'attachant plus particulièrement à étudier le rôle relatif de la reproduction, de la mortalité, de la densité et des effectifs ;
- comprendre et contrôler la phénologie de la fructification pour ajouter une valeur (commerciale) à l'arbre vivant supérieure à l'arbre mort.

Résumés

J. Vassal : « Les acacias au Sénégal : taxonomie, écologie, principaux intérêts ».

On dénombre, au Sénégal, une douzaine d'espèces indigènes du genre *Acacia* (Fabaceae Mimosoideae). A cette liste, il convient d'adjoindre *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (= *Acacia albida* Del.), espèce proche des acacias *sensu stricto* mais qui s'en sépare par une somme de caractères floraux, palynologiques, ontogéniques, biochimiques, phénologiques. Deux sous-genres d'acacias (sur les 3 reconnus par Vassal, 1972) sont ici représentés : 1/ *Acacia* (= série Gummiferae Benth.), groupe notamment caractérisé par la présence d'épines stipulaires (*A. nilotica* subsp. *tomentosa* et subsp. *adstringens*, *A. seyal*, *A. ehrenbergiana*, *A. tortilis* subsp. *raddiana*, *A. sieberana* var. *sieberana* et var. *villosa*); 2/ *Aculeiferum* Vas. (= séries Vulgares et Filicinae Benth.) marqué en particulier par la présence d'aiguillons épars (espèces à tendance sarmenteuse : *A. ataxacantha*, *A. macrostachya*, *A. kamerunensis*) ou infrastipulaires (généralement par 2 : *A. polyacantha* subsp. *campylacantha*; par 1-3 : *A. dudgeoni*, *A. senegal*).

Sur le plan écologique, ces différents acacias colonisent les domaines sahélien et soudanien, mordant en partie, au nord, sur le domaine saharien (*A. tortilis* subsp. *raddiana*, *A. ehrenbergiana*), au sud sur le domaine guinéen (*A. kamerunensis*). Ils sont généralement des éléments marquants du paysage, des steppes septentrionales aux formations boisées du sud. Plusieurs d'entre eux jouent un rôle socio-économique important voire décisif (*Faidherbia albida*, arbre fourrager fertilisateur des sols; *A. senegal*, source de la meilleure gomme arabique; *A. nilotica*, fournisseur de tanin et de bois de feu, etc.). Ceci justifie leur protection et leur emploi dans différents programmes de plantation et d'aménagement sylvo-pastoral pour pallier notamment les effets de la désertification dans la partie sahélienne du pays.

Mots clés : Écologie — Taxonomie — Utilisations.

Michel Grouzis, Elie Akpo : « Dynamique des interactions arbre-herbe en milieu sahélien. Influence de l'arbre sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée ».

Les observations réalisées sur les interactions arbre/herbe dans le Sahel sénégalais (Ferlo, 280 mm de précipitations annuelles) montrent que l'arbre contribue à augmenter la richesse floristique, modifie le cycle phénologique et accroît la production et l'immobilisation minérale de la strate herbacée située sous son couvert. L'impact positif de l'arbre sur la strate herbacée est principalement dû à l'amélioration des disponibilités en eau et à l'augmentation de la fertilité du sol.

Mots clés : Arbre — Herbe — Interaction — Sahel — Sénégal.

Michel Grouzis, Macoumba Diouf, Alain Rocheteau, André Berger : « Fonctionnement hydrique et réponses des ligneux sahéliens à l'aridité ».

Le suivi, en conditions naturelles, des variations saisonnières du potentiel de tension de sève et de la conductance stomatique, en relation avec les facteurs du milieu, a permis de caractériser le régime hydrique et de modéliser le fonctionnement stomatique de quelques espèces du Sahel sénégalais. Il apparaît une grande diversité de fonctionnements hydriques liée non seulement à des critères phénologiques mais aussi à des caractéristiques hydriques originales telles que la remontée de tension de sève en saison sèche ou le déséquilibre thermodynamique sol-plante. Les valeurs de certaines variables (PAR, DPVS, Tf, Ts) autorisant une conductance stomatique maximale, obtenues à l'aide d'un modèle empirique, sont suggérées pour *Acacia tortilis* et *Acacia senegal*.

Mots clés : Conductance stomatique — Ligneux — Modélisation — Potentiel de tension de sève — Sahel.

Frederic Do, Alain Rocheteau, Amadou Lamine Diagne, Michel Grouzis : « Flux de sève et consommation en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord Ferlo ».

Dans la zone sylvo-pastorale, le débit de sève de trois individus adultes d'*Acacia tortilis* de taille moyenne (7 m de

hauteur et 65 cm de circonférence de tronc) a été suivi en continu en 1996 en équipant troncs et pivots racinaires. La densité de flux est mesurée par la méthode thermique des aiguilles de Granier complétée par une correction automatique du gradient vertical de température dans le bois. Les résultats présentés concernent la période de janvier à la fin de la saison des pluies.

Le cumul des précipitations a été de 250 mm en 1995 et 150 mm en 1996 par rapport à une moyenne inter-annuelle de 280 mm. En 1996, le front d'humectation n'a pas excédé 50 cm de profondeur et, en deçà, l'humidité du sol est restée très faible, proche de -1,6 MPa sur au moins 4 m. Les valeurs moyennes de flux et de consommation en eau sont à prendre comme des ordres de grandeur, compte tenu de la variabilité de la densité de flux de sève intra et inter-arbre. La consommation journalière varie très fortement avec la saison, de 1 à 14 l.j⁻¹, soit au maximum 0,5 mm.j⁻¹ en se rapportant à la surface projetée de la couronne. Son évolution saisonnière est opposée à celle de l'évapotranspiration potentielle, elle suit peu la disponibilité en eau de surface induite par les pluies et apparaît surtout liée à la phénologie foliaire. Faible en valeur absolue, la densité de flux est maximale en saison sèche « fraîche », entre 6 et 8 l.dm⁻².j⁻¹ en janvier-février, quasi-nulle au moment de la défeuillaison en mai au plus fort de la saison sèche, elles remontent progressivement ensuite. Tout au long de la saison, le flux de sève mesuré dans le pivot racinaire est équivalent à celui mesuré dans le tronc, signifiant ainsi une contribution majeure des horizons de profondeur à l'alimentation hydrique de l'arbre. L'évapotranspiration réelle estimée par la variation du stock hydrique sur 400 cm de profondeur est nulle en saison sèche et ne rend pas compte de la consommation en eau des arbres. Trois éléments fondamentaux d'adaptation sont à retenir : des prélèvements hydriques profonds, une consommation particulièrement faible et une certaine optimisation du rapport assimilation photosynthétique/transpiration, puisque les échanges gazeux foliaires les plus importants se réalisent dans les saisons où les pertes en eau par évaporation sont potentiellement les plus faibles.

Mots clés : Adaptation — Demande évaporative — Flux de sève — Pivot racinaire/transpiration/adaptation.

Olivier Roupsard, André Ferhi, André Granier, François Pallo, Denis Depommier, Bernard Mallet, Hélène Isabelle Joly, Erwin Dreyer : « Fonctionnement hydrique et profondeur de prélèvement de l'eau de *Faidherbia albida* dans un parc agroforestier soudanien ».

Faidherbia albida, arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride, présente une phénologie inversée, qui soulève de nombreuses questions relatives à sa stratégie d'utilisation de l'eau. Le fonctionnement hydrique d'arbres adultes a été enregistré en parc agroforestier (Dossi, Burkina Faso, 924 mm de pluies).

Les racines de *F. albida* plongeaient profondément, colonisaient les horizons les mieux alimentés en eau, et s'interrompaient au voisinage de la nappe (-7,5 m). Au plus fort de la saison sèche, le potentiel hydrique des horizons colonisés par les racines est modérément descendu, jusqu'à des valeurs de -0,4 MPa, ce qui concordait avec les valeurs minimales de potentiel hydrique foliaire de base (-0,5 MPa). Ceci indique que les arbres connaissaient des déficits hydriques relativement modérés au cours de la saison sèche.

La comparaison de la composition isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) du sol, de la sève et de la nappe, a montré que la nappe contribuait majoritairement à la consommation en eau des arbres au cours de la saison sèche. Toutefois, après le retour des pluies, les arbres ont pu prélever en surface. Ceci était cohérent avec la remontée simultanée des potentiels hydriques de base.

Les *F. albida* ont montré de fortes transpirations en début de saison sèche, jusqu'à 400 litres par jour pour un arbre de 70 cm de diamètre de tronc. La surface foliaire a peu varié au cours de la saison sèche, mais le flux de sève rapporté à l'ETP (F/ETP) et la conductance hydraulique sol-feuilles (g_L) ont chuté de 50 %. En conséquence, les arbres ont fermé leurs stomates, en raison de leur sensibilité aux variations (modérées) de disponibilité en eau du sol, et/ou à l'augmentation du déficit de saturation de l'air (VPD).

La croissance a ralenti, puis s'est interrompue en fin de saison sèche : elle a donc pu être affectée par la sécheresse. Mais la chute des feuilles s'est opérée après le retour des pluies, au cours du rééquilibrage des arbres en potentiels jus-

qu'à des valeurs suboptimales. Il semble donc qu'elle ait été indépendante de la sécheresse.

Nous concluons que c'est l'efficacité du système racinaire de *F. albida* plutôt que son aptitude à résister à la sécheresse, qui lui permet d'adopter une telle phénologie inversée. Les réservoirs exploités par *F. albida* sont bien plus profonds que ceux accessibles aux cultures, et la compétition pour l'eau est probablement faible. De plus, en raison de leur faible densité (10 arbres environ par hectare), les *F. albida* ne consommeraient qu'environ 5 % du volume des précipitations annuelles. Ceci confirme l'intérêt de cette espèce en association agroforestière, à condition bien sûr que les sols soient pourvus d'une nappe phréatique.

Mots clés : $\delta^{18}\text{O}$ — Flux de sève — Phénologie inversée — Phréatophyte — Potentiel hydrique.

Paul Ndour, Pascal Danthu : « Effet des contraintes hydrique et saline sur la germination de quelques acacias africains ».

Notre étude a porté sur la germination de neuf espèces ouest africaines du genre *Acacia* originaires de zones bioclimatiques contrastées (*Acacia albida*, *A. dudgeoni*, *A. ehrenbergiana*, *A. nilotica adansonii*, *A. nilotica tomentosa*, *A. raddiana*, *A. senegal*, *A. seyal* et *A. sieberiana*) soumises à une contrainte saline ou hydrique simulée par apport, dans l'eau d'imbibition des graines, de chlorure de sodium (de 0 à 40 g/l correspondant à une pression osmotique de 0 à -2,4 MPa), de polyéthylène glycol (PEG, 0 à -2,1 MPa) ou de mannitol (0 à -1,7 MPa).

Nos résultats ont montré de façon générale une baisse de la capacité germinative liée à la baisse du potentiel hydrique des solutions d'imbibition. À potentiel hydrique égal, les acacias sont plus sensibles au stress salin qu'au stress hydrique. Cette différence serait due à l'effet toxique du sel sur l'embryon. Les contraintes hydriques simulées par le PEG et le mannitol ne donnent pas des résultats équivalents, les réponses variant selon les méthodes utilisées.

La tolérance au stress diffère selon les espèces. *A. raddiana* et *A. senegal* sont les plus tolérantes, tandis qu'*A. nilotica adansonii* et *A. nilotica tomentosa* sont les plus sensibles.

A. dudgeoni, l'espèce la plus ombrophile et *A. ehrenbergiana*, l'espèce la plus xérophile, ont le même niveau de tolérance. La germination en condition de contrainte hydrique n'est donc pas un bon marqueur de l'écologie des plantes entières.

Mots clés : Contrainte hydrique — Écologie de la germination — Mannitol — Polyéthylène glycol — Sel.

Mamadou Dione, Jacques Vassal : « Gommose et rythmes de production gommère chez *Acacia senegal* (L.) Willd ».

Cette note fait le point des connaissances sur les modalités d'exsudation de la gomme arabique chez *A. senegal*. Elle résume les résultats d'observations histologiques relatives à l'initiation des poches gommeuses, par lyse cellulaire, dans le phloème subcambial, et leur développement centrifuge. Elle rend compte par ailleurs du rôle inducteur des blessures naturelles et artificielles et des principaux travaux expérimentaux récemment effectués par les auteurs (station forestière de M'Biddi - Sénégal) concernant les relations entre volume de production de gomme, sites topographiques, rythmes biologiques (phénologie foliaire) et climatiques (température, pluviométrie et humidité relative de l'air). Il apparaît que les pics de production gommère, succédant à des saignées effectuées en période dite « opportune » (octobre/novembre), répondent à un déficit hydrique (variable selon les sites dunaires) consécutif à un arrêt des pluies, à la chute du degré hygrométrique et à une hausse temporaire des températures.

Mots clés : Défoliation — Gommose — Poches gommeuses — Rythmes d'exsudation — Stress hydrique.

Abibou Gaye, Pape Ndiengou Sall, Samba Arona Ndiaye Samba : « Bilan des recherches sur les introductions d'acacias australiens au Sénégal ».

De nombreux essais d'introduction d'acacias australiens ont été réalisés de 1973 à 1984 dans les stations expérimentales de la Direction des Recherches sur les Productions Forestières de l'ISRA. Ces introductions, qui ont

intéressé une trentaine d'espèces, avaient pour principal but d'étudier leur comportement et parfois les modes de gestion à leur appliquer. Avec un recul, parfois supérieur à 10 ans, il apparaît que certaines de ces espèces sont adaptées aux conditions édapho-climatiques du Sénégal et présentent des propriétés et des productions intéressantes. Parmi ces dernières, cinq sont susceptibles de coloniser une large gamme de milieux : *Acacia holosericea* et *Acacia tumida* (bois, brise-vent), *Acacia trachycarpa* (bois, fourrage), *Acacia bivenosa* et *Acacia sclerosperma* (protection du sol). Les taux de survie de ces espèces sont pour la plupart élevés, et dépassent souvent 80 % (*A. holosericea*, *A. bivenosa* et *A. trachycarpa*). Les *Acacia* australiens ont une croissance relativement plus rapide que la plupart des espèces locales. *Acacia holosericea* et *A. tumida* peuvent ainsi atteindre 4 à 6 m en moins de 8 ans. Ces espèces sont cependant peu longévives et dégènèrent avant une dizaine d'années de plantation.

Mots clés : Acacias australiens — Production — Productivité — Taux de survie.

Denis Depommier : « Étude phénologique de *Faidherbia albida* : effet de l'émondage, du site et de la dimension de l'arbre sur les phénophases de l'espèce au Burkina Faso ».

Un suivi phénologique de *Faidherbia albida* a été réalisé dans les parcs de Dossi et de Watinoma, terroirs aux conditions climatiques et démographiques contrastées. A Dossi, les cycles de feuillaison/défeuillaison des individus non émondés présentent un périodisme régulier et synchrone avec les saisons sèches et pluvieuses. Les facteurs site et dimension de l'arbre n'ont pas d'effets notables, alors qu'on relève une forte variation interannuelle de l'amplitude et de l'étendue des stades d'apparition des feuilles, en partie liée à des perturbations d'ordre sanitaire. Par contre, les individus expérimentalement émondés de Dossi, comme ceux traditionnellement émondés de Watinoma, ont des rythmes phénologiques très perturbés par l'intensité et la fréquence des coupes. L'émondage appliqué en fin de saison sèche a pour effet principal de prolonger l'étendue de la feuillaison, les coupes induisant sur la plupart des

individus une refeuillaison quasi continue en saison des pluies. La croissance est corrélativement prolongée et les relations d'interface arbre-sol-culture sont modifiées. Mais l'émondage a des conséquences négatives sur la floraison et la fructification. Plus l'émondage est intense, plus la floraison est affectée, en fréquence et en abondance. Par conséquent, il réduit voire hypothèque totalement la production fruitière dans le cas de coupes fortes et répétées et tend à occulter les effets liés à la saison, au site ou à la dimension de l'arbre.

Mots clés : Croissance — Émondage — Parc — Phénologie — Site.

Claude Grignon : « Régulation de l'absorption de nitrate par la racine ».

L'exploration du sol et la capture des ressources nutritives par les racines sont régulées à des niveaux divers et intégrés. La régulation s'exerce au niveau des gènes des transporteurs, du fonctionnement biochimique de ces derniers, et du développement des racines. Elle intègre le fonctionnement des racines dans celui de la plante entière, grâce à un flux d'informations sur les conditions environnementales et sur les besoins alimentaires de la plante. L'absorption de l'ion NO_3^- par les racines des végétaux terrestres, qui est la principale voie d'entrée de l'azote dans les chaînes alimentaires, est un exemple de cette intégration.

Les plantes disposent de plusieurs sortes de transporteurs de NO_3^- , révélés par les études électrophysiologiques, et caractérisés plus récemment par les approches moléculaires. Mais, bien que ces approches progressent vite, leurs résultats sont encore très parcellaires. Le premier niveau régulateur de l'absorption est l'induction par NO_3^- des gènes de certains transporteurs de cet ion. Les niveaux suivants intègrent l'absorption aux métabolismes azoté et acido-basique. La réduction et l'assimilation de NO_3^- produisent non seulement des acides aminés, mais aussi des acides organiques. Ces deux types de molécules organiques, renvoyés aux racines par le phloème, exercent des effets respectivement stimulateurs et inhibiteurs sur l'absorption racinaire de NO_3^- . Ainsi l'absorption est stimulée chaque fois qu'un nitrate est utilisé par le métabolisme assimilateur, mais elle est inhibée quand la pro-

duction d'acides aminés excède les besoins de la synthèse protéique. Il en résulte que le prélèvement de NO_3^- est strictement dépendant de la vitesse de croissance de la plante. Ces effets s'exercent au niveau du fonctionnement des transporteurs, et aussi au niveau de leur abondance dans la membrane plasmique (*via* une régulation de l'expression de leurs gènes). L'absorption de NO_3^- est intégrée au métabolisme carboné grâce à la stricte dépendance de l'influx racinaire de NO_3^- vis-à-vis de l'importation de photosynthétats par le phloème. Enfin, NO_3^- régule le fonctionnement racinaire global à plusieurs niveaux. Il facilite le transport de la sève du xylème en contrôlant la perméabilité à l'eau des cellules racinaires, et la conductance stomatique. D'autre part, il induit une prolifération différentielle des racines dans les régions du sol où il est abondant, spécialement quand la plante manque d'azote.

Mots clés : Intégration — Nitrate — Racine — Régulation — Transport.

France Bernhard-Reversat, Jean Michel Harmand, Katell Uguen :
« Les litières et la dynamique de l'azote dans divers biotopes à acacia d'Afrique occidentale et centrale ».

L'enrichissement du sol en azote à partir de la litière est un processus complexe où intervient la qualité des litières qui doit permettre l'accumulation d'humus tout en assurant un taux de minéralisation de l'azote satisfaisant pour la nutrition végétale. Les facteurs en jeu comprennent les facteurs climatiques, pédologiques et biotiques. Certains auteurs ont proposé un classement de l'ensemble des facteurs aboutissant à la décomposition qui vise à établir un modèle hiérarchique. On examine dans ce travail les résultats obtenus sur le cycle de l'azote dans un ensemble de peuplements d'*Acacia* naturels ou plantés, ainsi que dans un ensemble d'autres peuplements des mêmes régions, afin de mettre en évidence les relations entre les différents facteurs et de faire des hypothèses sur leur hiérarchie.

La pluviométrie est significativement corrélée avec l'apport annuel d'azote pour chaque ensemble de végétation, avec la minéralisation de l'azote du sol et avec la mesure de l'azote minéralisé annuellement. On observe une relation entre la teneur en azote des litières et la teneur en azote de la matière organique du sol, avec une plus grande "efficacité" des litières

non-*Acacia*. Par contre, il n'y a pas de relation entre l'azote total du sol et l'apport par les litières. La teneur en azote total du sol dépend fortement de sa teneur en argile et, pour une même teneur en argile, on trouve de plus fortes teneurs en azote sous *Acacia* que dans les autres végétations. La teneur en azote total du sol est également corrélée avec l'azote minéralisable, ceci selon la même fonction dans les deux types de peuplement. Une minéralisation plus forte sous *Acacia* pour une même teneur en azote de la matière organique traduit un turn-over plus rapide.

L'essai d'application d'un modèle hiérarchique suggère que, dans les peuplements d'*Acacia*, l'azote total du sol puisse être essentiellement lié au taux d'argile, et présenter peu d'interférences quantitatives avec le cycle biogéochimique de l'azote. Celui-ci paraît essentiellement lié à la qualité de la ressource et au climat exprimé par la pluviométrie. Pour l'ensemble non-*Acacia*, la pluviométrie se fait sentir surtout sur la qualité de la ressource. L'activité microbologique est faiblement liée à la qualité de la ressource telle qu'elle est prise en compte ici, d'autres facteurs de qualité pouvant être prépondérants.

Mots clés : Azote — Litière — Minéralisation — Sol.

Diégane Diouf, Claudine Campa, Ibrahima Ndoye, Bernard Dreyfus : « Assimilation de l'azote chez *Acacia albida* Del. ».

Dans le cadre d'un programme d'amélioration du potentiel fixateur d'azote chez *Acacia albida*, l'étude des mécanismes d'assimilation primaire de l'azote chez cette légumineuse a été entreprise, afin de définir les modes de transport de l'azote dans la plante ainsi que les zones d'accumulation et d'assimilation des composés azotés.

L'analyse des principales formes d'azote libre accumulées dans des extraits végétaux de jeunes arbres inoculés montre que, quels que soient l'organe ou l'âge de la plantule, la majorité de l'azote est présent sous forme d'acides aminés et d'amides, l'abondance relative en azote uréidique étant toujours inférieure à 12 %. Les mêmes dosages, effectués sur la sève de jeunes plants, fournissent des résultats similaires, ce qui permet de classer *A. albida* parmi les légumineuses à amides. On note également que, malgré la fixation

efficace de l'azote atmosphérique par les nodules, le nitrate du sol est absorbé et accumulé dans les racines, témoignant d'un faible potentiel fixateur d'azote.

La présence de nitrate dans la sève ainsi que de fortes activités nitrate réductase (NR) et glutamine synthétase (GS) dans les feuilles indiquent également que, contrairement à la plupart des ligneux, *A. albida* réduit dans ses feuilles la majorité du nitrate accumulé dans les racines, après son transport par les tiges.

La purification de la GS dans les racines et dans les feuilles a permis d'isoler les deux isoformes GS1 et GS2 dans ces organes. Cependant, la GS2, qui correspond à la forme chloroplastique de l'enzyme, est surtout représentée dans les feuilles alors que la GS1, cytosolique, est principalement présente dans les racines.

Par son mode de transport de l'azote fixé sous forme d'amides et par l'importance relative des deux isoformes de la GS dans ses feuilles et racines, *A. albida* présente des caractéristiques d'assimilation de l'azote qui le rapprochent plus des modèles décrits pour les légumineuses tempérées que pour les légumineuses tropicales.

Mots clés : Amides — Fixation symbiotique — Glutamine synthétase — Nitrate — Uréides.

Emile Duhoux, Antoine Galiana, Jeanne Ahée, Claudine Franche : « Applications des cultures *in vitro* dans le genre *Acacia* ».

Les développements récents des biotechnologies végétales appliquées au genre *Acacia*, dont quatre espèces (*A. nilotica*, *A. senegal*, *A. tortilis* et *A. tortilis* spp. *raddiana*) qui viennent d'être retenues prioritaires comme espèces de reboisement par la FAO, ont suscité la revue d'une analyse bibliographique.

L'utilisation des cultures de tissus a conduit chez ces arbres à la mise au point des techniques de micropropagation, d'organogenèse (bourgeonnement adventif de cals), d'embryogenèse somatique et de cultures cellulaires. Les différentes voies de micropropagation (bourgeonnement adventif de tige ou de racine, bourgeonnement axillaire, culture d'apex) sont discutées en fonction de la nature juvénile ou mature

des explants. Les conditions de l'organogenèse et de l'embryogenèse somatique sont présentées. Enfin, les quelques tentatives de biosynthèse de substances naturelles par l'utilisation des cultures *in vitro* sont rapportées.

Deux autres domaines d'activité, beaucoup moins développés dans le genre *Acacia*, font également appel à l'utilisation des cultures *in vitro* : la nodulation *in vitro* et les transformations génétiques.

L'ensemble de ces résultats montre que ces espèces ligneuses sont en général assez récalcitrantes aux conditions de culture *in vitro* : les phénomènes d'organogenèse sont rares, les taux de multiplication par bourgeonnement axillaire peu élevés. Cependant, l'enracinement assisté par culture *in vitro* donne, dans les conditions optimales, un système racinaire comparable à celui obtenu *ex-vitro* et les résultats acquis ces dernières années suggèrent la possibilité d'exploiter l'embryogenèse somatique dans certaines espèces.

Mots clés : Culture *in vitro* — Micropropagation — Organogenèse — Régénération — Transformation génétique.

Alain Borgel, Djibril Sané, Yamba Kparé, Mahécor Diouf, Marie-Hélène Chevallier : « Culture *in vitro* d'acacias sahéliens : aspects du microbouturage et de l'embryogenèse somatique ».

La multiplication végétative *in vitro* de plusieurs sous-espèces d'acacias sahéliens (*Acacia tortilis* ssp. *raddiana*, *A. nilotica* ssp. *adstringens* et ssp. *tomentosa*) a été étudiée sous différents aspects : le microbouturage et, en particulier, le maintien de la rhizogenèse après plusieurs subcultures ; l'embryogenèse somatique à partir de plusieurs types d'explants ; la détection de variants sur la quantité d'ADN nucléaire parmi les régénérants de l'embryogenèse somatique.

Deux protocoles sont proposés, le premier permet d'obtenir un enracinement normal, c'est-à-dire formé de pivots à partir de microboutures d'*A. tortilis* ssp. *raddiana* après plusieurs subcultures, l'autre permet de produire régulièrement des embryons somatiques de clones différents des espèces *A. tortilis* ssp. *raddiana*, *A. nilotica* ssp. *adstringens* et ssp. *tomentosa*.

La nature de l'auxine (acide indole butyrique, AIB, ou acide naphthalène acétique, ANA) utilisée pour induire la rhizoge-

nèse des microboutures a une influence significative non seulement sur la fréquence de l'enracinement mais aussi sur la morphologie du système racinaire qui se met en place.

La quantité d'ADN nucléaire des régénérants de l'embryogénèse somatique a été mesurée par cytométrie en flux. Dans plusieurs cas, des différences significatives par rapport aux témoins issus de graines ont été observées. Le passage par une phase de dédifférenciation peut provoquer un doublement de la quantité d'ADN par noyaux sur les jeunes embryons et les cals embryogènes.

Mots clés : Auxine — Culture *in vitro* — Cytométrie en flux — Embryogénèse somatique — Rhizogénèse.

Isabelle Hippolyte : « Protéines glycosylées de cals *in vitro* d'*Acacia Senegal*. Evolution en fonction de différentes conditions de culture et au cours de stress hydriques ».

Des cals d'*Acacia senegal* (L.) Willd cultivés *in vitro* produisent des protéines glycosylées. Une séparation par électrophorèse sur gel d'acrylamide en conditions dénaturantes permet de mettre en évidence deux d'entre elles de poids moléculaires 30 000 et 50 000. Bien que présentes dans tous les profils électrophorétiques et pour tous les milieux de cultures testés, leur intensité varie en fonction de la composition hormonale du milieu.

Si l'on applique des conditions de stress hydrique, par addition de Polyéthylène Glycol (PEG) 8 000 au milieu de culture, la coloration au réactif de Schiff tend à disparaître, indiquant une disparition de ces glycoprotéines, d'autant plus rapidement que le stress est important. Cependant, une coloration au nitrate d'argent révèle la présence de la partie protéique de ces molécules tout au long de la culture, indiquant leur déglycosylation plutôt que leur disparition.

En revanche, sur le témoin sans PEG, la coloration spécifique des sucres est visible pendant tout le cycle de culture. Cependant, en fin de culture, la coloration apparaît sur des protéines de plus faible PM (21 000) ainsi que sur des molécules de plus haut PM qui s'accumulent dans le "stacking gel".

Le profil électrophorétique d'une gomme arabique du commerce fait apparaître également un polypeptide glycosylé à

50000 comme dans nos cultures d'*A. senegal*. Le nitrate d'argent met en évidence des polypeptides à 30000 et 21000. Cependant, en l'absence d'une détermination de la composition de ces polypeptides, il n'est pas possible de conclure à une identité avec ceux produits par nos cals.

Mots clés : Culture *in vitro* — Gomme arabique — Protéines glycosylées — Stress.

Marie-Hélène Chevallier, Alain Borgel : « Diversité génétique des acacias ».

Le genre *Acacia* comprend environ 1250 espèces dont la majorité est originaire d'Australie et seulement 134 d'Afrique. Certaines sont vitales pour l'économie locale des régions sahéliennes. L'étude de la variabilité génétique des populations naturelles est un préalable indispensable pour définir les stratégies de gestion des ressources génétiques. Une revue comparative des travaux sur l'organisation de la diversité génétique des arbres forestiers, des acacias et de quelques acacias africains est présentée. Les différents types de marqueurs ainsi que leurs méthodes d'analyse sont décrits. Malgré la disparité des mesures, une comparaison des niveaux de diversité des espèces est discutée en intégrant plusieurs échelles géographiques ou caractéristiques biologiques. La diversité génétique des arbres est la plus grande dans le monde végétal. L'aire de répartition et le système de reproduction en sont les facteurs principaux. En revanche, la différenciation est faible entre les populations. Le genre *Acacia* présente une structuration très hétérogène de la diversité. Par comparaison avec les acacias africains, les espèces australiennes sont les moins variables au niveau intra-population mais présentent une plus grande différenciation entre les populations qui correspondent à des régions géographiques bien séparées. L'allofécondation, qui est la règle générale, connaît quelques exceptions en particulier chez des espèces africaines qui supportent un fort taux d'autofécondation. Les différents niveaux de ploïdie et de quantité d'ADN nucléaire peuvent aussi expliquer le maintien de la diversité génétique et aident à la classification. Des résultats expérimentaux sur des marqueurs isoenzymatiques sont présentés sur les acacias africains. Ils mettent en évidence les relations taxonomiques dans deux complexes d'espèces agré-

gés autour de marqueurs communs et/ou de niveaux de ploïdie communs. La classification déduite des résultats isoenzymatiques enrichit celle énoncée précédemment sur la base de caractères morphologiques et cytologiques.

Mots clés : Complexe d'espèces — Isoenzymes — Polymorphisme — Taxonomie — Tétraploïdie.

Catherine Cardoso, Marie-Hélène Chevallier, Alain Borgel, Jean-Paul Brizard, Jean-Marc Leblanc : « Diversité génétique de l'*Acacia tortilis* au Sénégal »

Acacia tortilis ssp. *raddiana* est l'unique représentant de l'espèce en Afrique de l'Ouest. Utilisé pour des besoins domestiques, cet arbre fourrager est essentiel au maintien du pastoralisme dans le Sahel. Au Sénégal, l'étude de sa diversité génétique a porté sur cinq systèmes enzymatiques (six locus et 20 allèles) et une quinzaine de sites répartis dans la région sahélienne du pays. Les zymogrammes obtenus montrent un grand nombre d'allèles et des différences d'intensité de bandes caractéristiques d'une hérédité tétrasomique des espèces tétraploïdes. Comme chez de nombreuses espèces arborées, la diversité intra-site est élevée avec une différenciation inter-site faible. Toutefois, le niveau de diversité est nuancé en fonction des conditions écologiques locales. Il est d'autant plus élevé que le peuplement se trouve à proximité d'un point d'eau accueillant les troupeaux pendant la saison sèche. Les résultats sont discutés en fonction de la polyploïdie de l'espèce, de la pression humaine et animale, et du mode de dispersion des graines. La région de Podor semble, de par sa richesse allélique, être une priorité pour la conservation de la variabilité de cette espèce

Mots clés : Diversité génétique — Isozymes — Sénégal — Tétraploïdie.

Jean-Claude Fenyo, Sylvie Servant-Duvallet, Marie-Claude Vandeveldé : « Identifications chimique et physico-chimique des exsudats d'acacias : Constances et variabilité ; chimiotaxonomie ».

La chimiotaxonomie des gommés exsudés par des acacias a été abordée par Anderson à partir des classifications de

Bentham et Vassal. Cette approche qualitative a récemment fait l'objet d'une analyse chimométrique à partir de neuf paramètres physiques et physico-chimiques, essentiellement pour discriminer des échantillons provenant d'espèces proches. Les données bibliographiques concernant 134 exsudats confirment toujours la présence, en proportions variables, des trois sucres neutres, galactose et arabinose majoritaires, et de rhamnose, et également d'acide glucuronique avec son dérivé 4-O-méthylé. Des traces de mannose sont parfois signalées. Les édifices macromoléculaires branchés sont très complexes et seul l'exsudat d'*A. senegal* a fait l'objet d'études poussées en raison de son intérêt commercial, sans pour autant que la structure fine en ait été résolue. Il est par ailleurs remarquable qu'en première approche, une seule corrélation évidente entre identification et origine concerne le signe (lévogyre ou dextrogyre) du pouvoir rotatoire spécifique, qui est lié à la série (au sens de Bentham) ou au sous-genre (au sens de Vassal). Nos travaux ont permis d'expliquer la variabilité des propriétés macromoléculaires, attribuée à l'instabilité du complexe arabinogalactane-protéine résultant du processus de biosynthèse. Les exsudats contiennent toujours une faible proportion d'une protéine dont la composition relative en amino-acides (principalement hydroxyproline et sérine) semble constante. La localisation dans les tissus d'espèces différentes et la détermination du rôle de cette protéine dans les stades précurseurs du processus de biosynthèse et d'édification des polysaccharides permettraient de mieux comprendre les corrélations entre la diversité génétique et les propriétés chimiques et physico-chimiques de ces Légumineuses.

Mots clés : Chimiotaxonomie — Complexe arabinogalactane-protéine — Gomme arabique.

Mamadou Gueye, Ibrhima Ndoye : « Diversité génétique et fixation biologique de l'azote chez les acacias ».

La variabilité intra et interspécifique de la fixation biologique de l'azote a été étudiée chez les acacias. Cette variabilité se manifeste d'abord dans l'aptitude des espèces d'*Acacia* à former des nodules avec des souches de *Rhi-*

zobium ou de *Bradyrhizobium*. Ensuite, il a été mis en évidence une différence dans le potentiel fixateur d'azote entre les espèces d'*Acacia* : *A. mangium*, *A. seyal* et *A. raddiana* ont un potentiel élevé alors qu'*A. senegal*, *A. pellita* et *Faidherbia albida* ont un potentiel faible. La variabilité intraspécifique des acacias à fixer l'azote a également été observée dans le cas de *F. albida* : la provenance de Kabrousse a le potentiel fixateur le plus élevé; les provenances de Merina et Dangkalma ne fixent pas d'azote. Cette diversité traduit probablement l'existence d'une variabilité génétique chez *Acacia*.

Mots clés : Diversité — Potentiel fixateur d'azote — Nodulation.

Philippe de Lajudie, Nicolas Dupuy, Amadou Ndiaye, Marc Neyra, Catherine Boivin, Moniek Gillis, Bernard Dreyfus : « *Acacia* : nodulation et rhizobiums associés ».

Cette présentation propose une revue bibliographique de certains aspects de la nodulation des acacias, en particulier en ce qui concerne la diversité des rhizobiums qui leur sont associés, au regard de la taxonomie générale des rhizobiums, et développe plus en détails les derniers résultats obtenus au Sénégal dans ce domaine.

Mots clés : Nodulation — Symbiose — Fixation d'azote — Taxonomie des rhizobiums.

Catherine Boivin, Gilles Lortet, Jean Lorquin, Salif Ba, Nathalie Méar, Myriam Ferro, Philippe de Lajudie, Jean-Claude Promé, Bernard Dreyfus : « Utilisation des facteurs Nod pour la caractérisation symbiotique des rhizobiums : application aux souches d'*Acacia* et de *Sesbania* du Sénégal ».

L'intérêt agronomique et écologique des rhizobiums repose essentiellement sur leurs propriétés symbiotiques. Il est donc capital de pouvoir apprécier la diversité des souches sur la base de leur pouvoir de nodulation. L'objectif de ce travail est de proposer une nouvelle approche, alternative aux tests de nodulation, permettant de classer les souches en fonction de leur spécificité symbiotique. Au cours des premières étapes de l'interaction rhizobium-légumineuses, les rhizo-

biums excrètent des molécules signal, appelées facteurs Nod, qui jouent un rôle déterminant dans l'infection et la nodulation des plantes-hôtes. Leur utilisation potentielle comme marqueur de la spécificité de nodulation a été évaluée à partir de l'étude d'une collection de souches isolées d'*Acacia* et de *Sesbania* au Sénégal. L'analyse chromatographique des facteurs Nod de ces souches a montré que les profils chromatographiques sont parfaitement corrélés à la fois à la structure chimique des facteurs Nod et à la spécificité d'hôte des souches, et plus particulièrement à la plante d'isolement. Une telle méthode de caractérisation globale des facteurs Nod pourrait donc être utilisée pour la caractérisation symbiotique des rhizobiums, en particulier pour l'étude taxonomique, l'étude de la biodiversité des souches ou pour le contrôle des inoculums.

Mots clés : Rhizobiums — facteur Nod — symbiose — nodulation.

Fatou Diaw-Guene, Claudine Campa, Mamadou Gueye :
« Sélection de souches de rhizobium d'*Acacia seyal* tolérantes au sel ».

Dans le but d'améliorer chez *Acacia seyal*, légumineuse ligneuse pratiquant la symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote, l'adaptabilité aux conditions de culture en milieu salé, la sélection de souches de *Rhizobium* tolérantes au sel et efficaces a été envisagée. Trente et une souches de *Rhizobium* nodulant *A. seyal* ont été isolées à partir de sols prélevés dans différentes zones du Sénégal. L'étude de la croissance de ces souches en milieu salé et de leur Activité Réductrice d'Acétylène (ARA) a permis de sélectionner une souche très efficace et très tolérante au sel, la souche ISRA330, qui peut se développer même en présence de 16 g NaCl/l. L'inoculation d'*A. seyal* en conditions salines avec cette souche améliore la croissance et le développement de la plante. Une étude de la compétitivité de la souche ISRA330, réalisée à différentes concentrations en NaCl en utilisant la souche transformée ISRA330*gusA*, montre que la souche ISRA330 est plus compétitive que les souches natives du sol de la station expérimentale.

Mots clés : Compétitivité — Effectivité — Tolérance au sel.

Patrice Cadet, Robin Duponnois, Khadidiatou Senghor :
« Relations entre les nématodes et les *Acacia* : synthèse des
travaux préliminaires au Sénégal »

Comme toutes les plantes supérieures, les *Acacia* sont attaqués par de nombreuses espèces de nématodes. Plusieurs enquêtes réalisées au Sénégal sur *A. holosericea*, *A. tortilis* et *A. senegal* ont révélé la présence des genres de nématodes les plus fréquemment rencontrés sur les cultures dans la rhizosphère des arbres : *Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus* et *Scutellonema*. Tous les *Acacia* étudiés peuvent être considérés comme plantes hôtes des nématodes à galles (*Meloidogyne*), dans la mesure où il y a toujours formation de cellules géantes dans les racines. La multiplication des nématodes diffère selon les espèces d'*Acacia*. Celles où la pénétration et le développement sont élevés sont considérées comme sensibles et inversement pour les espèces résistantes. Dans le premier groupe se trouvent *A. holosericea*, *A. mangium*, *A. hilliana*, *A. nilotica* et dans le second : *A. tumida*, *A. lysipholia*, *A. albida* et *A. senegal*. Mais, pour toutes ces espèces, la résistance augmente avec l'âge de la plante, apparemment suite au durcissement du cortex racinaire : il s'agirait donc d'une résistance mécanique. Dans le cas de *Faidherbia albida*, ce processus se double de l'apparition de cellules phénoliques dans les tissus racinaires. Leur existence suggère qu'un mécanisme de résistance physiologique pourrait également intervenir. En revanche, la classification des *Acacia* en espèces tolérantes, résistantes ou sensibles, sur la base de la réponse végétative de la plante en présence des nématodes, est beaucoup plus délicate, en raison de l'interférence de la symbiose rhizobienne. Une espèce résistante peut paraître sensible si l'attaque des parasites inhibe la nodulation. Une espèce sensible peut paraître résistante si l'attaque des parasites stimule la nodulation, l'arbre parasité se développe alors beaucoup mieux que celui qui ne l'est pas. On est en présence d'une sorte de "symbiose" à trois partenaires. Pour *A. tumida* et *A. hilliana*, dans nos conditions expérimentales, les nodules n'apparaissent que si les arbres sont infestés par les nématodes. Dans ce cas, il est possible de calculer un rendement végétal des nodules qui, alors, s'est élevé à environ 90 mg de matière végétale par mg de nodule.

Mots clés : *Meloidogyne* — Nématodes phytoparasites — Nodulation — Résistance — Sensibilité.

Robin Duponnois, Khadidiatou Senghor, Amadou Moustapha Bâ, Marc Ducouso, Patrice Cadet : « Interactions entre les symbioses bactériennes et fongiques et les nématodes à galles chez *Acacia holosericea* ».

Afin d'améliorer les reboisements, certaines espèces d'*Acacia* d'origine australienne comme *A. holosericea* ou *A. mangium* ont été introduites au Sénégal. Toutefois, il s'est avéré que ces 2 espèces étaient très sensibles aux nématodes du genre *Meloidogyne* et plus particulièrement à *M. javanica*, espèce prédominante au Sénégal. Cette sensibilité entraîne 3 inconvénients majeurs dans l'utilisation de ces 2 essences : (i) une inhibition de la croissance de l'arbre en plantation, (ii) une inhibition de la fixation biologique de l'azote et enfin (iii) la création d'un réservoir permanent pour ces nématodes phytoparasites susceptibles ainsi d'attaquer les cultures légumières adjacentes. En conséquence, il est nécessaire d'équiper les jeunes plants de microorganismes capables d'agir contre ces pathogènes. Les champignons mycorhiziens peuvent résoudre ce problème en contrôlant le développement des nématodes. Les acacias australiens peuvent présenter 2 types de symbioses mycorhiziennes : des endomycorhizes à vésicules et à arbuscules et des ectomycorhizes. Nous avons étudié l'effet de la symbiose ectomycorhizienne sur le cycle de développement de *M. javanica*. Des souches de *Pisolithus* sp. (champignon ectomycorhizogène) ont été isolées et mises en culture pure à partir de carpophores collectés dans les régions centre et sud du Sénégal. Ensuite, des tests de compatibilité entre ces isolats fongiques et de jeunes *A. holosericea* ont été réalisés en conditions axéniques. Sur 33 isolats fongiques, seulement 4 ont la capacité d'infecter *A. holosericea*. Ces souches ont été étudiées pour leur impact sur 2 étapes du cycle de développement de *Meloidogyne* : éclosion des œufs et pénétration des juvéniles dans la racine. Les exsudats de 2 isolats (COI 019 et COI 032) induisent une toxicité vis-à-vis de la viabilité des œufs et inhibent la pénétration des juvéniles dans la racine. L'utilisation de ces champignons ectomycorhiziens dans des programmes agroforestiers est discutée.

Mots clés : Rhizobium — Meloidogyne — Mycorhize.

Tahir Abdoulaye Diop, Philippe Simoneau, Yolande Dalpé, Christian Plenchette, Désiré Goeorges Strullu : « Biodiversité et variabilité génétique des Glomales associés à *Acacia albida* Del. au Sénégal ».

La biodiversité des Glomales associés à *Acacia albida* est étudiée en fonction de l'âge de l'arbre, des saisons et des propriétés physicochimiques du sol. Les Glomales sont récoltées jusqu'à 1,5 et 4,5 m dans les régions soudano-guinéennes et jusqu'à 16 et 35 m dans les régions sahéliennes. La culture *in vitro* de la forme intraracinaire des Glomales en présence de racines isolées a montré une diversité morphologique des souches. En complément à cette taxonomie morphologique, des marqueurs moléculaires ont permis d'étudier la variabilité génétique des Glomales en comparant les variations de séquences d'ADN extrait de spores et de fragments mycorhiziens.

Mots clés : Biodiversité — Culture *in vitro* continue — PCR — RFLP.

Liste des auteurs

AHEE Jeanne, biotechnologue, Orstom, Biotechnologie des Symbioses Forestières Tropicales, 45 bis Avenue de la Belle Gabrielle, 94736 Nogent/Marne, France.

AKPO Elie, botaniste-écologue, université Cheikh Anta Diop, et Département de Biologie Végétale, BP 5005, Dakar, Sénégal.

BA Amadou Moustapha, microbiologiste, Isra, Isra-PF et laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal, Tél. : (221) 832 16 72.
Fax : (221) 832 16 75

BA Saïf, microbiologiste, étudiant Université Cheikh Anta Diop et laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

BERGER André, métrologue/électronicien, CNRS, CEFE L. Emberger BP 5051, 34033 Montpellier Cedex, France.

BERNHARD-REVERSAT France, écologue, Orstom, Centre d'Île de France, 32 Av. Henri-Varagnat, 93143 Bondy Cedex, France. Email : freversat@bondy.orstom.fr

BOIVIN Catherine, microbiologiste, Orstom, laboratoire de Microbiologie, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 16 72. Fax : (221) 832 16 75

BORGEL Alain, généticien, Orstom, laboratoire de Ressources Génétiques et Amélioration des Plantes Tropicales, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 01, France. Email : borgel@mpl.orstom.fr

BRIZARD Jean-Paul, généticien, Orstom, laboratoire de Génétique, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

CADET Patrice, nématologiste, Orstom, laboratoire de Nématologie, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal. Email : cadet@belair.orstom.sn

CAMPA Claudine, physiologiste/biotechnologue végétal, Orstom, laboratoire de Génétique, Centre de Bel-Air, BP1386, Dakar, Sénégal.
Email : camp@belair.orstom.sn

CARDOSO Catherine, généticienne, allocataire Orstom, Orstom, laboratoire de Génétique, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

CHEVALLIER Marie-Hélène, généticienne, Cirad-Forêt, BP5035, 34032 Montpellier Cedex 01, France.
Email : chevallier@cirad.fr

DALPE Yolande, mycologue/taxonomiste, Centre de Recherches de l'Est sur les céréales et oléagineux, Édifice Wm. Saunders, Ferme expérimentale, 960 Avenue Carling, Ottawa, Canada K1A 0C6, Tél. : (613) 759 1599.
Fax : (613) 759 1599

DANTHU Pascal, agroforestier, Cirad-Forêt, Isra-PF, BP2312, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 32 19

DE LAJUDIE Philippe, taxonomiste microbien, Orstom, Laboratorium voor Microbiologie, Université de Gentand, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, Belgique,
Email : philippe.delajudie@rug.ac.be

DEPOMMIER Denis, écologue, Cirad-Forêt, 01 BP 1759. Ouagadougou 01, Burkina Faso,
Email : depommie@oua-cirad.cirad.bf

DIAGNE Amadou Lamine, écophysiologiste, étudiant Université Cheikh Anta Diop et Orstom, laboratoire d'Écologie Végétale, Orstom, Centre de Hann, BP 1386. Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 34 80.
Fax : (221) 832 43 07

DIAW-GUENE Fatou, microbiologiste, étudiant Université Cheikh Anta Diop et Orstom, laboratoire de Microbiologie, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

DIONE Mamadou, agroforestier, Isra, Isra-PF, BP 2312, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 32 19 (Dakar), (221) 968 61 11 (Dahra)

DIOP Tahir Abdoulaye, microbiologiste, Université Cheikh Anta Diop, et Département de Biologie Végétale, BP 5005. Dakar, Sénégal. Email : diopt@belair.orstom.sn

DIOUF Diégane, physiologiste végétal, étudiant Université Cheikh Anta Diop et Orstom, laboratoire de Génétique, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.
Email : campaa@belair.orstom.sn

DIOUF Macoumba, écophysiologiste, Université Cheikh Anta Diop et Orstom, laboratoire d'Écologie Végétale, Orstom, Centre de Hann, BP 1386. Dakar, Sénégal.
Tél. : (221) 832 34 80. Fax : (221) 832 43 07

DIOUF Mahécor, biotechnologue, Orstom, laboratoire de Génétique/URCI, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

DO Frédéric, écophysiologiste, Orstom, laboratoire d'Écologie Végétale, Centre de Hann, BP 1386. Dakar, Sénégal. Email : do@dakar.orstom.sn

DREYER Erwin, écophysiologiste, Inra, laboratoire d'Écophysiologie Forestière, Inra-Nancy, 54280 Champenoux, France. Email : dreyer@nancy.inra.fr

DREYFUS Bernard, microbiologiste, Orstom, LS/M, Biotechnologie des Symbioses Forestières Tropicales, Campus International de Baillarguet, Cirad-Forêt, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 01, France.

DUCOUSSO Marc, microbiologiste, Cirad, laboratoire de Recherches sur les symbiotes des racines, ENSA-M/INRA, 2 Place Viala, 34060 Montpellier Cedex 1, France.

DUHOUX Emile, biotechnologue, Orstom, GeneTrop, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 01, France.
Email : duhoux@mpl.orstom.fr

DUPONNOIS Robin, nématologiste et microbiologiste, Orstom, laboratoire de Nématologie, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 16 72.
Fax : (221) 832 16 75

DUPUY Nicolas, microbiologiste, allocataire Orstom, laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

FENYO Jean Claude, physiochimiste, CNRS, laboratoire de Physiologie Cellulaire et Université de Rouen, 76821 Mont Saint Aignan Cedex, France.
Email : feny@crihan.fr

FERHI André, géologue, Centre de Recherches Géodynamiques, Paris VI, 74203 Thonon-les-Bains, France.

FERRO Myriam, biochimiste, CNRS, laboratoire de Pharmacologie et Toxicologie Fondamentales, 31077 Toulouse, France.

FRANCHE Claudine, biotechnologue, Orstom, GeneTrop, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 01, France.

GALIANA Antoine, microbiologiste et biotechnologue, Cirad, Biotechnologie des Symbioses Forestières Tropicales, 45 bis avenue de la Belle Gabrielle, 94736 Nogent/Marne, France.

GAYE Abibou, agroforestier, Isra, Isra-PF, BP 2312, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 32 19

GILLIS Moniek, microbiologiste, Laboratorium voor Microbiologie, Université de Gent, K. L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, Belgique

GRANIER André, écophysiologiste, Inra, laboratoire d'Écophysiologie Forestière Inra-Nancy, 54280. Champenoux, France. Tél. : (33) 03 83 39 40 41, Fax : (33) 03 83 39 40 69

GRIGNON Claude, biochimiste et physiologiste moléculaire des plantes, Inra, laboratoire de Biochimie et Physiologie Moléculaire des Plantes, Ensa-M, Inra, 2 place Viala, 34060. Montpellier Cedex 1, France. Email : grignon@ensam.inra.fr

GROUZIS Michel, écologue, Orstom, BP 434, 101 Antananarivo, Madagascar. Email : grouzis@represent.orstom.mg

GUEYE Mamadou, microbiologiste, Isra, laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal. Email : mamadou.gueye@orstom.sn

HARMAND Jean Michel, agroforestier, Cirad-Forêt/IRA, BP 222, Maroua, Cameroun

HIPPOLYTE Isabelle, biotechnologue, Université Cheikh Anta Diop, Département de Biologie Végétale, BP 5005, Dakar, Sénégal.

JOLY Hélène I, généticienne, Cirad-Forêt, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 01, France.

KPARE Yamba, biotechnologue, étudiant Université Cheikh Anta Diop et Orstom, laboratoire de Génétique/URCI, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

LEBLANC Jean-Marc, généticien, Orstom, 213 rue La Fayette, 75 480 Paris Cedex 10, France.

LORQUIN Jean, biochimiste, laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

LORTET Gilles, microbiologiste, allocataire Orstom, Orstom, laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

MALLET Bernard, agroforestier, Cirad Forêt, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 01, France. Email : mallet @cirad.fr

MEAR Nathalie, microbiologiste, laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

NDIAYE Amadou, microbiologiste, étudiant Université Cheikh Anta Diop et Orstom, laboratoire de Microbiologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

NDIAYE SAMBA Amadou, agroforestier, Isra, Isra-PF, BP 2312, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 32 19

NDOUR Paul, agroforestier, biologiste végétal, étudiant Université Cheikh Anta Diop et Isra-PF/Cirad-Forêt, BP 2312, Dakar, Sénégal.

NDOYE Ibrahima, microbiologiste, Université Cheikh Anta Diop, et Département de Biologie Végétale BP 5005, Dakar, Sénégal.

NEYRA Marc, microbiologiste, Orstom, laboratoire de Microbiologie, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

PALLO François, pédologue, INERA-Productions Forestières, 03 BP 7047 03 Ouagadougou, Burkina Faso

PLENCHETTE Christian, agronome, INRA, Station d'Agronomie, 17 rue Sully, 21034 Dijon Cedex, France. Tél. : (33) 80 63 30 32. Fax : (33) 80 63 32 22

PROME Jean-Claude, biochimiste, CNRS, laboratoire de Pharmacologie et Toxicologie Fondamentales, 31077 Toulouse, France.

ROCHETEAU Alain, métrologue/électronicien, Orstom, laboratoire d'Écologie Végétale, Centre de Hann, BP 1386. Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 34 80. Fax : (221) 832 43 07

ROUPSARD Olivier, écophysiologiste, Inra, Inra-Nancy, laboratoire d'Écophysiologie Forestière, 54280 Champenoux, France. Email : rounsard@nancy.inra.fr

SALL Pape Ndiengou, écophysiologiste, Isra, Isra-PF, BP 2312, Dakar, Sénégal. Tél. : (221) 832 32 19

SANE Djibril, biotechnologue, étudiant Université Cheikh Anta Diop, et Orstom, laboratoire de Génétique/URCI, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386, Dakar, Sénégal.

SENGHOR Khadidiatou, nématologiste, étudiante Université Cheikh Anta Diop et laboratoire de

Nématologie, Orstom, Centre de Bel-Air, BP 1386,
Dakar, Sénégal.

SERVANT-DUVALLET Sylvie, physiochimiste, université de
Rouen, laboratoire de Physiologie Cellulaire,
76821 Mont Saint Aignan Cedex, France.

SIMONEAU Philippe, biologiste moléculaire, LIPM,
Université d'Angers, Faculté des Sciences, 2 boulevard
Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France.
Tél. : (33) 02 41 73 53 54. Fax : (33) 02 41 73 53 52

STRULLU Désiré Georges, physiologiste, laboratoire de
Biologie et Physiologie Cellulaires et Université d'Angers,
Faculté des Sciences, 2 boulevard Lavoisier,
49045 Angers Cedex, France.
Tél. : (33) 02 41 73 53 56.
Fax : (33) 02 41 73 53 52

UGUEN Katell, écologue, allocataire Orstom, Centre d'île
de France, Orstom, 32 Avenue Henri-Varagnat,
93143 Bondy Cedex, France.

VANDEVELDE Marie Claude, physicochimiste, université
de Rouen et laboratoire de Physiologie Cellulaire,
76821 Mont Saint Aignan Cedex, France.
Tél. 02 35 14 67 58. Fax : 02 35 70 55 20

VASSAL Jacques, botaniste et écologue, université
P. Sabatier, Institut de la carte de la Végétation,
39 Allées Jules Guesde, 31062 Toulouse Cedex, France.
Tél. : (33) 05 61 53 02 35. Fax : (33) 05 61 32 832

achevé d'imprimer sur les presses de :



LAVAUZELLE GRAPHIC
IMPRIMERIE A. BONTEMPS
87350 PANAZOL (FRANCE)
N° Imprimeur : 8076125-98
Dépôt légal : Août 1998



Du 3 au 5 décembre 1996, à l'initiative de la commission scientifique du Monde végétal de l'Orstom et en association avec l'Institut sénégalais de recherche agricole (Isra), une quarantaine de chercheurs de disciplines et d'organismes divers se réunissaient à Dakar (Sénégal) afin de rassembler les résultats acquis et de confronter leurs expériences sur l'étude des acacias.


Après une partie introductive relative à la taxonomie et aux usages des principaux acacias présents au Sénégal, vingt-cinq contributions, réparties en six grands thèmes, sont rédigées par des écologues, écophysiologistes, agroforestiers, physiologistes, agronomes, biotechnologistes, généticiens, chimistes, microbiologistes, nématologistes et mycologues. Chaque thème est introduit par une synthèse des travaux effectués dans la thématique abordée. Ces contributions révèlent l'intense activité scientifique menée autour de l'acacia.

Les six thèmes rassemblent les recherches menées en écologie/écophysiologie en relation avec la contrainte hydrique (1^{re} partie), en agroforesterie (2^e partie), en physiologie/agronomie sur le cycle de l'azote (3^e partie), en biotechnologies (4^e partie), en génétique sur la diversité des populations (5^e partie) et dans l'étude des organismes associés (6^e partie).

Une partie de conclusion, directement inspirée des tables rondes qui ont eu lieu lors de ces journées, fait le point sur les recherches à développer en priorité dans le cadre d'un programme pluridisciplinaire.

Cet ouvrage s'adresse aux lecteurs de niveau universitaire, aux chercheurs, aux enseignants, aux organismes de développement et de financement qui s'intéressent en particulier aux zones arides et semi-arides.

Acacia – Écologie – Diversité génétique – Fixation d'azote – Biotechnologies.



Orstom éditions

213, rue La Fayette
75480 Paris cedex 10

Diffusion

32, avenue Henri-Varagnat
93143 Bondy cedex
fax : 01 48 02 79 09
email : diffusion@bondy.orstom.fr

95 FF t.t.c.

ISSN : 0767-2896

ISBN : 2-7099-1423-9