



**REPONSES A LA CONTRAINTE HYDRIQUE DE  
*INDIGOFERA OBLONGIFOLIA* FORSSK ET  
*INDIGOFERA TINCTORIA* L. DEUX  
SUFFRUTESCENTES DE LA ZONE SAHELIENNE AU  
SENEGAL**

Par

**Ibrahima DIEDHIOU**

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

ST 6578

## **DEDICACES**

**A mon père Sékou DIEDHIOU, ma mère Sadio BODIAN, mes frères et sœurs**

**A mon épouse Maïmouna SOW et à ma fille Sadio**

**A la mémoire de mon oncle Diéré et à celle de ma tante Aïssatou  
DIEDHIOU**

**A la mémoire de mon grand père Ibrahima Solo BODIAN**

**A la mémoire de mon oncle Mamadou Salif SANE**

**A mon oncle Younous SANE**

**Aux familles DIEDHIOU, BODIAN, SANE et  
SOW**

**A mes amis Makhfous SARR, Cheikh  
Anta DIENG et Ibrahima GOUDIABY**

**A Cheikh Al Islam El Hadji  
Ibrahima Abdoulaye NIASS**

## AVANT-PROPOS

Ce travail se situe dans le cadre du programme « *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour le rétablissement des formations pluristrates* ». Ce programme de recherche initié par le Département « Milieux et Activités Agricoles » du Centre Orstom de Dakar regroupe des partenaires de l'Isra / DRPF (Sénégal), de l'IRA (Tunisie), de l'Université de Viterbo (Italie), du CEFEC/CNRS (France), de l'Ucad (Dakar) et de l'Orstom (Sénégal/Tunisie). Il est financé par l'Union Européenne dans le cadre de son programme STD III.

Au terme de ce travail, nous tenons à exprimer notre profonde gratitude et à remercier toutes les personnes ou institutions qui ont contribué de près ou de loin à sa réalisation. Nos remerciements s'adressent particulièrement à :

Monsieur Amadou Tidiane BA, Professeur titulaire, Directeur de l'Institut des Sciences de l'Environnement (Ucad) pour l'attention particulière qu'il a toujours réservée à ce travail. Les entretiens qu'il nous a accordés, malgré ses multiples occupations et tâches, ont été l'occasion de discussions fort enrichissantes et déterminantes pour l'orientation de ce travail. Sa rigueur scientifique et son esprit critique nous ont fortement marqués. Il nous fait un grand honneur en acceptant non seulement de juger ce travail mais aussi de présider le jury. Qu'il soit assuré de notre profonde reconnaissance ;

Monsieur Michel GROUZIS, Directeur de Recherche, ce travail est aussi le vôtre. Vous nous avez accueilli au laboratoire d'Ecologie de l'Orstom où vous avez su guider nos premiers pas dans la recherche scientifique en nous assurant de votre soutien matériel, scientifique et moral. Rigueur et honnêteté scientifiques, esprit de méthode, ténacité, perspicacité, attachement au travail bien fait et grand sens des relations humaines sont les qualités que nous garderons de vous en souvenir. Plus qu'un encadreur, vous resterez pour nous un guide, un conseiller et pourquoi pas un ami. Trouvez ici, toute notre reconnaissance pour la confiance que vous avez placée en notre modeste personne pour conduire ce travail ;

Monsieur Bienvenu SAMBOU, Maître-Assistant à l'Institut des Sciences de l'Environnement (Ucad) qui a suivi ce travail avec grande disponibilité et modestie, patience, rigueur et beaucoup d'intérêt. En nous faisant découvrir les Sciences de l'Environnement avec la recherche mais aussi à travers les missions de mise en oeuvre du programme collaboratif avec les Danois au Parc national du Niokolo Koba, il catalysait alors, notre mariage avec l'écologie fonctionnelle dont le résultat est ce mémoire. Qu'il soit assuré de notre profonde reconnaissance ;

Monsieur Kandiora NOBA, Maître-Assistant au département de Biologie Végétale (Ucad). Nous sommes très sensible à l'honneur qu'il nous fait en acceptant de participer au jury. Qu'il trouve ici l'expression de notre profonde gratitude ;

Monsieur Roger PONTANIER, Directeur de Recherche à l'Orstom. Il a montré une grande bienveillance au bon déroulement de ce travail. Son engagement personnel, malgré ses nombreuses tâches, nous a été utile pour la finalisation de ce travail. En plus, il nous fait l'honneur d'accepter de juger ce travail. Qu'il trouve ici l'expression de nos sincères remerciements et de notre profonde gratitude ;

Monsieur Philippe MATHIEU, Représentant de l'Orstom au Sénégal pour avoir facilité notre séjour au sein de son Institut ;

Monsieur Antoine CORNET, Directeur délégué - Chef du département « Milieux et Activités Agricoles » qui nous a montré une grande bienveillance en nous assurant un soutien financier sans lequel ce travail aurait difficilement abouti ;

Monsieur Pape Ndiengou SALL, Directeur de la DRPF/ISRA. Il nous a permis de conduire dans de bonnes conditions l'expérience relative à la réponse des plantules à la contrainte hydrique simulée au PEG 400 au laboratoire des semences. Qu'il trouve ici nos sincères remerciements. A ces remerciements, nous associons Monsieur Pascal DANTHU, Chercheur Cirad en accueil à la DRPF/ISRA dont l'aide a été très précieuse dans la réalisation de cet aspect de notre travail ;

Monsieur Malainy DIATTA, Chercheur à l'Isra, Coordinateur national du projet régional Jachère, 7 ACP RPR 269 qui n'a jamais cessé de nous prodiguer de bons conseils et d'avoir pour nous une attention particulière qui s'est traduite par notre intégration au dit programme. Son soutien scientifique et fraternel a été plus qu'utile dans la finalisation de ce travail. Plus qu'un collègue, vous êtes un grand frère et un ami pour toujours. Soyez assuré de notre reconnaissance pour toujours.

Monsieur Christian FLORET, Directeur de Recherche, Coordinateur régional du Projet Jachère pour ses encouragements et ses conseils mais aussi pour avoir facilité notre insertion au dit programme. En cela nous lui adressons nos vives remerciements.

X Monsieur Léonard-Elie AKPO, Maître-Assistant au département de Biologie végétale (Ucad) pour nous avoir soutenu et conseillé quand il s'est agi de collecter et de traiter les données relatives à l'écologie. Nous associons votre épouse à ces remerciements ;

Monsieur Macoumba DIOUF, chercheur au CERAAS dont les critiques et suggestions m'ont permis de mieux aborder les aspects relatifs à l'écophysiologie. Ceci témoigne, si besoin en est, de notre amitié indéfectible.

Monsieur Alain ROCHETEAU, pour son précieux concours dans l'initiation aux différents logiciels de traitement de données et pour sa disponibilité à chaque fois que le besoin s'est fait sentir ;

Monsieur Alassane DIOUF. La collecte des données en partie et leur saisie ont été réalisées grâce à sa bienveillance et à son aide précieuse. Son sérieux et sa dextérité nous ont vraiment marqué. Qu'il trouve ici l'assurance de notre reconnaissance et sincère amitié.

Dr Frédéric DO, Dr Dominique MASSE, Dr Ibrahima KANE, Dr Adrien COLY, Dr Honoré DACOSTA, Dr Raymond MALLOU, Monsieur Alfoussény BODIAN et aux stagiaires DIAGNE L., GOUDIABY V., KOITA B., SARR M., MANLAY R., KAIRE M., TAMBA S., Mme DIAITE née SANOGO D., DIOP M. S., DIOUCK D. et FAYE E.H. pour les discussions fort enrichissantes que nous avons eues tant de fois ;

Tous les techniciens du Laboratoire d'Ecologie : LY B., YOUM M., TENDENG Y., et SAMB A. pour les moments difficiles que nous avons partagés sur le terrain mais aussi pour votre attention particulière. Soyez rassurés que je n'oublierai pas tout cela. J'associe à ces remerciements SAGNA TRAORE Y., et BADJI S. et DIAGNE M. de la « Jachère ».

Mes soeurs Ndèye F. FALL et Mme DIATTA née Awa BADJI. Leur sympathie et leur soutien constant nous ont profondément marqué. En cela nous leur sommes redevable. Qu'elles soient assurées de notre reconnaissance ;

Mme Valérie ROTIVAL, Maurice NDONG et Fulgence SECK du Centre Régional de Documentation de l'ORSTOM pour leur disponibilité ;

Monsieur Younouss SANE et famille à Balinghore pour m'avoir mis à l'école, encadré et soutenu avec une très grande affection durant toute ma scolarité. Qu'il soit rassuré que je lui resterai reconnaissant et profondément attaché ;

Monsieur le Chef du village de Bokhol (Dagana) et à Monsieur Pierre THIAW de Lam-Lam pour l'octroi des parcelles où nous avons installé nos essais. Qu'ils trouvent ici l'assurance de ma profonde gratitude et à travers eux tous les deux villages ;

Monsieur BODIAN et son épouse Khady GOUDIABY et Monsieur Pierre NDIOLÉ et son épouse Thérèse FAYE pour leur hospitalité fraternelle durant nos séjours respectifs à Dagana et Thiofatjie. Je leur suis reconnaissant et leur exprime ma profonde gratitude

M. Abdoulaye DIOUF et Mme, M. Cheikh M. DIENG et Mme, M. Moustapha BADJI et Mme, M. Saliou SANE et Mme. Qu'ils soient rassurés de ma profonde gratitude pour les services rendus tout le long de ma scolarité. Je leur suis très reconnaissant.

M. et Mme SEMBENE née Doufi DIOUF, M. Et Mme Cheikh A. DIENG, M. et Mme Mballo NDIAYE pour leur amitié. Il me plaît de leur exprimer mon profond attachement

Monsieur Désiré Y. SARR, Chef de l'UR SBA, d'une part pour avoir accepté de lire ce travail malgré son profil de sociologue et d'autre part pour nous avoir toujours encouragé et conseillé. Pour cela, nous lui sommes reconnaissant ;

Tous les enseignants de l'ISE pour m'avoir initié aux Sciences de l'Environnement mais aussi au personnel de l'ISE en pensant surtout à Messieurs CISSE et NDIAYE pour leur disponibilité ;

Toute la treizième promotion de l'ISE pour sa solidarité exemplaire ;

Monsieur Victor Emmanuel CABRITA et au personnel de son établissement pour l'expérience de l'enseignement que j'ai pu acquérir grâce à leur bienveillance ;

Toute la grande famille du Centre de Recherches Agricoles de l'Isra Kaolack mais surtout aux familles DIATTA, COLY et DIAITÉ pour leur attention toute particulière ;

Mon épouse née Maimouna SOW. Je lui demande pardon pour mes longues absences ;

Monsieur Makhfouss SARR et Mine née Amy SOW pour leur amitié fraternelle. Dieu seul sait combien je leur dois. Seul ce dernier pourra me donner les moyens de traduire en actes tout ce que je leur souhaite. Soyez rassuré que le sens de la fidélité et de la reconnaissance qu'on nous a enseigné au bois sacré me permettra de soigner notre amitié

Monsieur Moussa BAKHAYOKHO pour m'avoir accepté dans son Institut. l'Isra comme chercheur et Coordinateur adjoint du Projet Régional Jachère ;

Je ne saurais terminer sans remercier mes parents Sékou et Sadio BODIAN qui n'ont cessé de me soutenir et qui ont supporté tout au long de ces nombreuses années mon absence de la maison. Que Dieu m'aide à ne pas faillir à mes devoirs envers vous.

## RESUME

Cette étude porte sur l'analyse des réponses à la contrainte hydrique d'*Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*, deux légumineuses suffrutescentes, prometteuses pour la réhabilitation des terres dégradées en zone sahélienne du Sénégal.

Au préalable, une analyse de la diversité des légumineuses dans la flore ainsi que dans les écosystèmes semi-arides du Sénégal a été réalisée dans le but de connaître le pool des espèces utilisables dans les opérations de réhabilitation. Les résultats montrent que les légumineuses représentent 16 % de la flore du Sénégal et 15 à 25 % de la richesse spécifique dans les écosystèmes semi-arides. *Indigofera* (41 espèces) et *Crotalaria* (33 espèces) sont les genres les mieux représentés. Environ 75 % des légumineuses appartiennent aux types biologiques qui offrent le maximum d'adaptation à l'aridité et/ou à l'évitement de la sécheresse. Environ 50 % d'entre elles, présentant des nodules, ont des potentialités de fixation de l'azote atmosphérique et de relever ainsi le niveau de fertilité des sols. Leur proportion augmente des zones sahéliennes *sensu stricto*, passe à un maximum dans les zones sahélo-soudaniennes et diminue de nouveau lorsqu'on passe dans les bioclimats humides.

En conditions expérimentales, les deux *Indigofera* apparaissent résistantes à la contrainte hydrique simulée au PEG 400 pendant la germination. Toutefois, *Indigofera tinctoria* s'est révélée plus résistante à ce facteur contrairement au stade plantule, pour lequel *Indigofera oblongifolia* supporte mieux la contrainte hydrique.

En conditions naturelles, le suivi des paramètres physiologiques et microclimatiques a permis de montrer que les deux espèces mettent en œuvre une stratégie d'évitement de la déshydratation pendant les conditions extrêmes de saison sèche. Cependant, *Indigofera tinctoria* apparaît plus efficace pour l'utilisation de l'eau donc plus compétitrice. Cette espèce semble plus apte que *Indigofera oblongifolia* à résister à un déficit hydrique de courte durée. En revanche, cette dernière pourrait mieux supporter un déficit hydrique de longue durée en raison d'une bonne régulation stomatique et d'un bon ajustement de la surface foliaire à la disponibilité en eau du milieu.

Ce comportement hydrique différent est discuté en relation avec les conditions écologiques où les deux taxa se développent : sols limono-argileux à pH neutre et à  $pF_{4.2}$  élevé pour *Indigofera oblongifolia* et sols limono-sableux moyennement acides à faible  $pF_{4.2}$  pour *Indigofera tinctoria*.

Mots-clés : légumineuse, *Indigofera oblongifolia* Forsk., *Indigofera tinctoria* L., Diversité, Nodulation, germination, plantule, Relations hydriques, Conductance, Tension de sève, zone sahélienne, Sénégal.

## SUMMARY

This study is about the analysis of answers to water constraint of *Indigofera oblongifolia* and *Indigofera tinctoria*, two sub-ligneous legumes promising for the restoration or rehabilitation of sahelian degraded lands, in Senegal.

Beforehand, an analysis of legumes diversity in the flora as well as in the semiarid ecosystems of Senegal has been achieved in order to know species usable in the rehabilitation operations. Results show that the legumes represent 16 % of senegalese flora and 15 to 25 % of the species richness in the semiarid ecosystems. *Indigofera* (41 species), *Crotalaria* (33 species) are the better represented generas. About 75 % of legumes belong to the biological types that offer the maximum adaptatio<sup>n</sup> to aridity. About 50 % of legumes present nodules, have potentialities of fixing atmospheric nitrogen and can raise therefore the level of soils fertility. Legumes proportion increases from the *sensu stricto* Sahelian zones, goes to a maximum in the Sahelo-Sudanian zones and decreases once again in the humid bioclimates.

In experimental conditions, the two *Indigofera* appear resistant to the water constraint simulated with PEG 400 during germination. However, *Indigofera tinctoria* has appeared more resistant to this factor. Contrarily, seedlings of *Indigofera oblongifolia* better support the water constraint than those of *Indigofera tinctoria*.

In natural conditions, the survey of physiological and microclimatical parameters has allowed to show that the two species put up an avoidance strategy to dehydration during the extreme conditions of the dry season. However, *Indigofera oblongifolia* appears more efficient for the water use. therefore more competitor. This species seems more capable than *Indigofera oblongifolia* to resist to a water deficit of short duration. However this latter would better support a water deficit of long duration because of a good stomatic regulation and a good adjustment of the leaf surface. to the water availability in the soil.

That water different behaviour has been discussed in relation with the ecological conditions where the two taxa develop : muddy and clayey soils with neutral pH and  $pF_{4.2}$  increased for *Indigofera oblongifolia* and muddy and sandy soils averagely acid with a low  $pF_{4.2}$  for *Indigofera tinctoria*.

Key-words : Legumes, *Indigofera oblongifolia*, *Indigofera tinctoria*, diversity, nodulation, germination, seedling, water relations, Conductance, xylem pressure potential, Sahelian Zone, Senegal.

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Carte des isohyètes du Sénégal établie par Krigeage avec les données homogénéisées de 67 stations sur la période 1951-1980 (Laboratoire d'Hydrologie, ORSTOM-Dakar).

Figure 2 : Répartition des légumineuses spontanées en fonction des types biologiques. Ph : Phanérophytes, Nph : Nanophanérophytes, Ch : Chaméphytes, Hcr : Hémicryptophytes, Cr : Cryptophytes, Th : Thérophytes).

Figure 3 : Répartition des légumineuses spontanées en fonction des zones écologiques.

Figure 4 : Répartition des légumineuses spontanées en fonction des types biologiques par zone écologique.

Figure 5 : Variations de la teneur en carbone, azote et phosphore et du pH du sol en fonction de la latitude.

Figure 6 : Proportion des légumineuses dans la strate herbacée en fonction de la latitude.

Figure 7 : Proportion des légumineuses dans la strate ligneuse en fonction de la latitude.

Figure 8 : Proportion des légumineuses dans l'unité de végétation en fonction de la latitude.

Figure 9 : Place des légumineuses dans les systèmes écologiques nord et sud sahariens.

Figure 10 : AFC de la matrice 17 stations x 41 espèces pour l'horizon 0-10 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des espèces (B) dans le plan factoriel 1-2.

Figure 11 : ACP de la matrice 17 stations x 18 variables pour l'horizon 10-30 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des variables (B) dans le plan factoriel 1-2.

Figure 12 : ACP de la matrice 17 stations x 18 variables pour l'horizon 10-30 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des variables (B) dans le plan factoriel 1-2.

Figure 13 : ACP de la matrice 17 stations x 18 variables pour l'horizon 30-50 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des variables (B) dans le plan factoriel 1-2.

Figure 14 : Analyse de Co-Inertie des tableaux floristique (17 stations x 41 espèces) et écologique (17 stations x 18 variables). Cartes factorielles des espèces (A), des stations (A et D) et des variables (C) dans le plan factoriel 1-2.

Figure 15 : Evolution du pourcentage de germination en fonction du temps chez *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B) pour différentes températures.



Figure 16 : Evolution du pourcentage de germination en fonction du temps, à 30°C, chez *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B) pour différents prétraitements (1 : témoin ; 2 : immersion dans l'eau à la température ambiante ; 3 : immersion dans l'eau bouillante ; 4 : immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 15 mn ; 5 : immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 30 mn ; 6 : immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 60 mn ; 7 : scarification manuelle).

Figure 17 : Evolution du pourcentage de germination en fonction du temps, à 30°C, chez *Indigofera oblongifera* (A) et *Indigofera tinctoria* (B) pour différents potentiels hydriques développés par le PEG 400 (1 : -0.11MPa ; 2 : -0.29MPa ; 3 : -0.58 MPa ; 4 : -0.81 MPa ;

5 : -1.01 MPa ; 6 : -1.38 MPa ; 7 : -1.74 Mpa ; 8 : -2.07 MPa).

Figure 18 : Schémas du dispositif expérimental.

Figure 19 : Disposition des boîtes dans l'étuve (première étagère).

Figure 20 : Variations des variables microclimatiques au cours d'un cycle journalier.

Figure 21 : Variations du taux de survie des plantules en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 22 : Variations du taux de survie en fonction du temps pour différents potentiels hydriques (A : -0,18 MPa ; B : -0,30 MPa ; C : -0,62 MPa).

Figure 23 : Variations du poids de matière sèche aérienne de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 24 : Variations du poids de matière sèche racinaire de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 25 : Variations du poids total de matière sèche de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 26 : Variations du rapport PMSA/PMSA de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 27 : Variations de la surface foliaire de la plantule moyenne (exprimée en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 28 : Variations de la longueur racinaire totale de la plantule moyenne (exprimée en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Figure 29 : Localisation des stations d'étude.

Figure 30 : Evolution des profils de teneur en eau du sol dans la station de Bokhol.

Figure 31 : Evolution des profils de teneur en eau du sol dans la station de Lam-Lam.

Figure 32 : Evolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol chez *Indigofera oblongifolia* à Bokhol.

Figure 33 : Evolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol chez *Indigofera tinctoria* à Lam-Lam.

Figure 34 : Cinétiques journalières moyennes de la tension de sève (Ts) et de la conductance stomatique (Gs) en relation avec le déficit de pression de vapeur de l'air (D.P.V.S.) pour deux saisons de l'année : saison humide (SH) et saison sèche (SS) chez *Indigofera oblongifolia*.

Figure 35 : Cinétiques journalières moyennes de la tension de sève (Ts) et de la conductance stomatique (Gs) en relation avec le déficit de pression de vapeur de l'air (D.P.V.S.) pour deux saisons de l'année : saison humide (SH) et saison sèche (SS) chez *Indigofera tinctoria*.

Figure 36 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

Figure 37 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et la température foliaire (Tf) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

Figure 38 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et le gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air (D.P.V.S.) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

Figure 39 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et la tension de sève (Ts) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

Figure 40 : Relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à partir du modèle chez *Indigofera oblongifolia* (A) et chez *Indigofera tinctoria* (B). En trait plein, la bissectrice (1 : 1) et en tirets, la régression linéaire entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées par le modèle.

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Proportion des légumineuses spontanées nodulées dans chaque type biologique.

Tableau 2 : Proportion des légumineuses spontanées nodulées dans chaque zone écologique.

Tableau 3 : Caractéristiques des stations d'évaluation de la place des légumineuses pérennes dans les systèmes écologiques arides et semi-arides du Sénégal.

Tableau 4 : Groupes floristiques mis en évidence par l'AFC de la matrice 17 stations X 41 espèces dans le plan principal (1x2).

Tableau 5 : Variance des données expliquée par les axes 1 et 2 des ACP (Stations x Variables) des trois horizons.

Tableau 6 : Potentiel hydrique de la solution d'incubation à 30° C en fonction de la concentration en PEG 400.

Tableau 7 : Influence de la température sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Tableau 8 : Influence du prétraitement sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* à 30° C. Avec TE : témoin ; E<sub>ta</sub> : immersion dans l'eau à la température ambiante pendant 24 heure ; E<sub>b</sub> : immersion dans l'eau bouillante et refroidissement pendant 24 heures ; A<sub>15</sub> : immersion dans l'acide sulfurique 90% pendant 15 minutes ; A<sub>30</sub> : pendant 30 minutes ; A<sub>60</sub> : pendant 60 minutes ; SM : scarification manuelle.

Tableau 9 : Influence du déficit hydrique sur simulé au PEG400 sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* à 30°C.

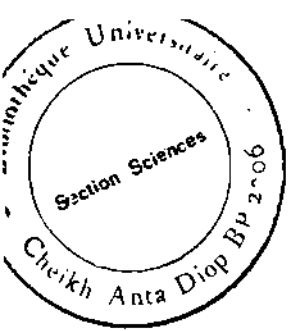
Tableau 10 : Composition de la solution nutritive de Hoagland modifiée, utilisée pour la culture hydroponique.

Tableau 11 : Potentiel hydrique de la solution de culture à 30° C en fonction de la concentration en PEG 400.

Tableau 12 : Caractéristiques pédologiques des stations d'étude de Bokhol (*Indigofera oblongifolia*) et Lam-Lam (*Indigofera tinctoria*).

Tableau 13 : Gammes des valeurs expérimentales utilisées dans le modèle.

Tableau 14 : Principales grandeurs écophysiologiques caractéristiques du fonctionnement hydrique de *Indigofera oblongifolia* à Bokhol et *Indigofera tinctoria* à Lam-Lam.



## INTRODUCTION GENERALE

La dégradation des terres arides est un problème environnemental d'envergure mondiale, au même titre que les changements climatiques et l'appauvrissement de la couche d'ozone (Pontanier *et al.*, 1995). Le Sénégal n'est pas épargné (Stancioff *et al.*, 1985).

De nombreux auteurs imputent ce processus de dégradation au climat. En effet, la plupart des études consacrées à l'analyse de la pluviométrie au Sénégal (Olivry, 1983 ; Dacosta, 1992 ; Tine, 1994) révèlent un régime pluviométrique déficitaire et une sécheresse persistante et généralisée depuis la fin des années soixante. Les températures moyennes mensuelles élevées, le rayonnement global très important, les vents (harmattan) desséchants déterminent des niveaux d'évapotranspiration très défavorables aux réserves hydriques disponibles pour les plantes (Diatta, 1994). Dans ces conditions de péjoration climatique, les taxons peu adaptés aux conditions d'aridité se raréfient, voire disparaissent (Poupon, 1980 ; Fournier, 1995).

Cependant, il est admis que ce contexte écologique défavorable se combine avec une anthropisation croissante pour accentuer la destruction du couvert végétal, fragilisant ainsi les écosystèmes. En effet, la croissance rapide de la population (taux de croissance de l'ordre de 3 %) a accru, au Sénégal, les besoins en ressources ligneuses et en terres de culture. Ngom (1996) rapporte qu'entre 1946 et 1996, la production contrôlée de charbon de bois a été multipliée par un facteur de 10. Le charbon de bois produit avec le bois de chauffe représente 90 % de l'énergie domestique. Entre 1981 et 1990, les surfaces boisées ont régressé au Sénégal de 800 000 hectares suite au déboisement et à l'action des feux de brousse (CONSERE, 1995). Ces données reflètent parfaitement l'importance de la pression humaine sur les ressources végétales.

X La régression du couvert végétal a mis à nu la plupart des sols <sup>les</sup> l'exposant à la dégradation. On distingue deux types de dégradation des sols : une dégradation physique due à l'érosion éolienne et hydrique et une dégradation chimique.

L'importance du processus de dégradation des sols au Sénégal a été largement abordée par Sadio (1988). L'érosion éolienne affecte la plus grande partie du pays, depuis la vallée du fleuve Sénégal jusqu'au Sine-Saloum, soit toute la partie située au nord de la latitude 14° 30' Nord. Cette zone correspond à des sols peu évolués d'apports alluviaux dans la vallée du fleuve, des sols bruns subarides et brun-rouge subarides dans le ferlo sableux, et des sols

ferrugineux tropicaux sableux dits « dior » occupant tout le bassin arachidier. L'érosion hydrique domine dans les sols sablo-argileux ou argilo-sableux formés sur des matériaux du Continental Terminal dans les régions du nord-est, est, centre-sud et sud, depuis le Ferlo cuirassé jusqu'en Casamance. La dégradation chimique des sols se traduit par une diminution de la fertilité. En effet, les conséquences liées à la perte des colloïdes engendrées par l'érosion éolienne et hydrique sont la baisse de la capacité de rétention en eau et des éléments nutritifs des sols. La dégradation de la fertilité des sols a surtout affecté les sols diors du bassin arachidier. Ces sols qui jadis offraient des rendements agricoles de l'ordre de 1500 kg/ha, n'en donnent plus que 600 kg/ha.

La restauration et/ou la réhabilitation des terres agricoles dégradées devient donc un impératif si l'on veut accroître les productions agricoles et contribuer ainsi au relèvement du niveau de vie des populations.

L'utilisation des espèces-clefs de voûte (légumineuses pérennes) pour réhabiliter les terres dégradées a été préconisée (Bradbury, 1990 ; Coughenour, 1989 ; Aronson *et al.*, 1993). En effet, les légumineuses figurent parmi les taxons qui se maintiennent relativement bien dans ce contexte de dégradation (Virginia, 1986). Leur maintien s'expliquerait d'une part par leur capacité à fixer l'azote atmosphérique (Allen et Allen, 1981) et par les modalités d'adaptation à l'aridité qu'elles développent (Diouf, 1996) et, d'autre part, par la sélection effectuée par les populations (Ndiaye, 1994). En effet ces taxons sont largement utilisés dans les systèmes agroforestiers et pastoraux et fournissent des produits de cueillette (fruits, fourrage, bois etc.) tout en exerçant des effets bénéfiques sur le milieu.

Une telle application nécessite cependant de :

- connaître l'importance des légumineuses (rapport de fréquence, de densité, de biomasse avec les autres espèces) dans les différents systèmes écologiques sénégalais ;
- déterminer leurs modalités d'adaptation aux conditions d'aridité ;
- caractériser les micro-organismes associés et d'acquérir une bonne connaissance du fonctionnement de la symbiose en milieu naturel.

Ce sont là les objectifs visés par un programme de recherche initié par le Département M.A.A. du centre Orstom de Dakar. Ce programme intitulé « *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour le rétablissement des formations pluristrates* » regroupe des partenaires de l'Isra / DRPF (Sénégal), de l'IRA (Tunisie), de l'Université de Viterbo (Italie).

du CEFEC/CNRS (France), de l'Ucad (Dakar) et de l'Orstom (Sénégal/Tunisie). Il est financé par l'Union Européenne dans le cadre de son programme STD III.

Ce travail s'inscrit dans le cadre de ce programme. Il concerne plus particulièrement l'étude prospective des réponses adaptatives à la contrainte hydrique de petites légumineuses potentiellement utilisables dans la réhabilitation.

Il s'articule en cinq chapitres répartis dans trois parties. Dans la première qui comprend deux chapitres, nous analysons la diversité des légumineuses au Sénégal. Cette partie répond à la nécessité de connaître le potentiel de légumineuses qui existent dans les écosystèmes afin de dégager un ensemble d'espèces utilisables ; le premier chapitre analyse la diversité et l'aptitude à la nodulation des légumineuses ; le deuxième précise l'importance des légumineuses dans les systèmes écologiques en relation avec le gradient d'aridité et quelques caractéristiques chimiques du sol. La deuxième partie décrit les caractéristiques écologiques, en particulier les exigences édaphiques des petites légumineuses. Le premier chapitre de la troisième partie est consacré à l'analyse des réponses adaptatives des petites légumineuses à la contrainte hydrique au cours de la phase d'établissement. Le deuxième chapitre aborde les relations plante/eau au stade adulte. Enfin, nous avons tenté de réunir et de synthétiser les résultats de ces expériences dans la discussion générale et la conclusion.

## **PREMIERE PARTIE : PLACE DES LEGUMINEUSES DANS LA FLORE ET LES SYSTEMES ECOLOGIQUES DU SENEGAL**

Les chercheurs accordent un intérêt croissant aux légumineuses en raison des nombreux avantages qu'on leur reconnaît. Elles constituent un matériel de choix pour la réhabilitation des terres dégradées.

Toutefois, au Sénégal les travaux relatifs aux légumineuses sont généralement très spécialisés et concernent la caractérisation des microorganismes associés (Grouzis, 1994 ; De Lajudie *et al.*, 1995) et le fonctionnement hydrique (Diouf, 1996 ; Kâne, 1996 ; Berger *et al.*, 1996 ; Sy, 1995). Cette première partie de notre travail qui porte sur l'analyse de la diversité des légumineuses et leur importance dans les systèmes écologiques répond à la nécessité de connaître le potentiel de légumineuses qui existent dans les écosystèmes dans le but d'accroître le pool des espèces potentiellement utilisables.

# CHAPITRE 1 : DIVERSITE ET NODULATION EN FONCTION DES TYPES BIOLOGIQUES ET DES ZONES ECOLOGIQUES<sup>1</sup>

En s'appuyant sur des données bibliographiques, nous avons tenté d'apprécier la diversité floristique et l'aptitude à la nodulation des légumineuses au Sénégal en fonction des zones écologiques et des types biologiques.

## 1.1. Matériel et méthodes

### 1.1.1. Les zones écologiques

Le Sénégal est situé entre les latitudes Nord 12° 30' et 16° 30' et les longitudes Ouest 11° 30' et 17° 30'. En appliquant les critères donnés par Le Houérou (1989) aux données pluviométriques de la série 1951-1980, on peut subdiviser le Sénégal en trois grandes zones bioclimatiques qui sont : la zone sahélienne, la zone soudanienne et la zone guinéenne (figure 1).

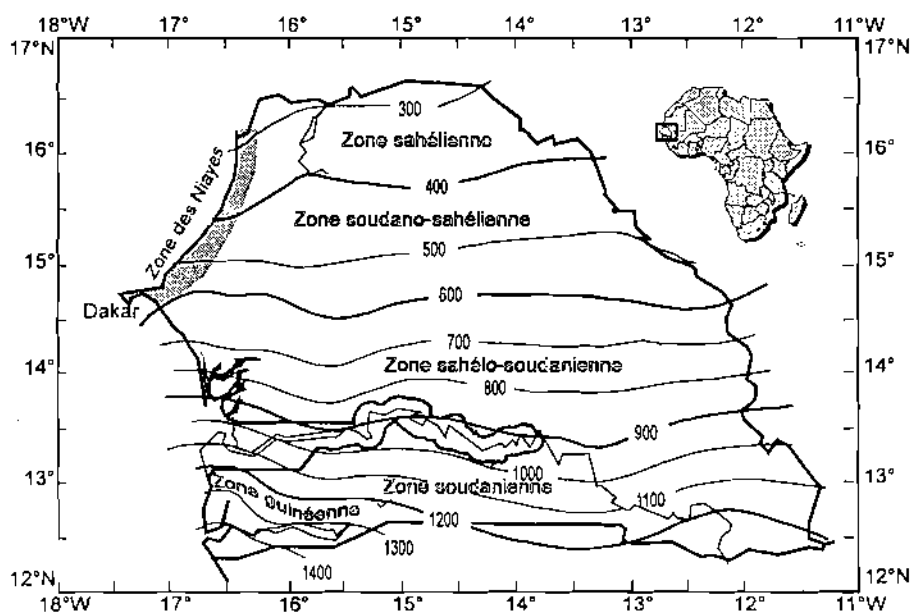


Figure 1: Carte des isohyètes du Sénégal établie par Krigeage avec les données homogénéisées de 67 stations sur la période 1951-1980 (Laboratoire d'Hydrologie, ORSTOM-Dakar).

<sup>1</sup>Cette partie a fait l'objet d'une publication soumise à *South African Journal of Botany*.

Diédhiou I., Grouzis M., 1996.- Diversity and nodulation versus life forms and ecological distribution among legumes in Senegal (West Africa). *South African Journal of Botany* (révisé)



La zone sahélienne est définie par les isohyètes 200 et 600 mm. Elle se subdivise en deux zones biogéographiques : la zone sahélienne *sensu stricto* (200 à 400 mm) et la zone soudano-sahélienne (400 à 600 mm). La zone sahélienne *sensu stricto* se caractérise par une savane à *Mimosaceae* (*Acacia senegal*, *Acacia tortilis*, *Acacia nilotica*) caractérisée par une strate herbacée essentiellement composée d'annuelles (*Aristida mutabilis*., *Schoenefeldia gracilis*, *Indigofera senegalensis*., *Alysicarpus ovalifolius*, *Zornia glochidiata*). En zone, soudano-sahélienne la végétation est une savane composée principalement d'arbustes (*Combretum micranthum*, *Combretum glutinosum*, *Combretum aculeatum*, *Guiera senegalensis*) et d'annuelles (*Cenchrus biflorus*., *Eragrostis tremula*, *Crotalaria macrocalyx*, *Indigofera macrocalyx*)

La zone soudanienne occupe les régions comprises entre les isohyètes 600 et 1200 mm. On y distingue : la zone sahélo-soudanienne (600 à 900 mm) et la zone soudanienne *sensu stricto* (900 à 1200 mm). La végétation sahélo-soudanienne est une savane caractérisée par une strate arborée composée essentiellement de *Terminalia avicennoides*, *Anogeissus leiocarpus*, *Cordyla pinnata* et *Sterculia setigera*. La zone soudanienne *sensu stricto* est le domaine des savanes boisées où l'on rencontre les espèces que sont *Acacia macrostachya*, *Cassia sieberiana*, *Parkia biglobosa*, *Pterocarpus erinaceus*, *Strychnos spinosa* et *Combretum nigricans* pour la strate ligneuse, et *Indigofera nigriflora*, *Andropogon gayanus* et *Andropogon pseudapricus* pour la strate herbacée.

La zone guinéenne couvre les zones qui reçoivent plus de 1200 mm de précipitations moyennes annuelles. C'est le domaine des forêts claires et des graminées non pyrophitiques. A coté de ces trois grandes zones bioclimatiques, nous avons ajouté la zone des Niayes qui est située le long de la côte nord-ouest. Azonales, les Niayes sont caractérisées par des conditions édapho-climatiques particulières (Trochain, 1940). En effet, la proximité de la nappe phréatique, la nature du sol et la présence de l'alizé maritime atténuent le déficit hygrométrique de la saison sèche et permettent la survie d'espèces exigeant 1500 mm de pluviosité annuelle alors que la zone n'en reçoit que 500 à 600 mm.

### 1.1.2. Méthodes

Les Flores illustrées de Berhaut (1975, 1976) et « l'Énumération des plantes vasculaires du Sénégal » de Lebrun (1973) ont été utilisées comme principales sources de données, en particulier pour l'établissement de la liste complète des légumineuses du Sénégal.

Cette analyse s'est aussi référée à Hutchinson et Dalziel (1958). L'ouvrage de Lebrun et Stork (1992) a permis d'harmoniser la nomenclature.

Nous avons retenu les 5 types biologiques classiques de Raunkiaer (1934) à savoir : phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes, cryptophytes et thérophytes. Les phanérophytes ont été subdivisés en nanophanérophytes (bourgeons de renouvellement situés entre 25 cm et 2 m au-dessus du sol) et phanérophytes stricts (bourgeons de renouvellement situés à plus de 2 m de la surface du sol). La classification de Raunkiaer présente l'avantage d'être simple et claire. Elle reste aussi la plus utilisée et sa grande valeur écologique est reconnue par la plupart des auteurs (Morat, 1973, Grouzis, 1988).

L'aptitude à la nodulation a été appréciée pour certaines espèces par l'observation *in situ* du système racinaire au cours de prospections (Grouzis, 1994). Pour les autres, nous nous sommes référés aux listes de Corby (1974), Allen et Allen (1981) Ducusso (1991) et de Dreyfus *et al.* (1993).

## 1.2. Résultats

Au Sénégal, la super-famille des légumineuses compte 330 espèces réparties en 94 genres, ce qui représente 16% des espèces et 11% des genres de la Flore du pays.

271 espèces réparties en 75 genres sont autochtones tandis que 59 espèces regroupées en 40 genres sont allochtones. Les espèces autochtones sont celles qui, dans l'état actuel des connaissances, n'ont pas été introduites au Sénégal par l'homme (espèces locales) contrairement aux espèces allochtones.

Le nombre d'espèces spontanées, c'est-à-dire celles qui se propagent et se disséminent naturellement dans une aire géographique donnée " (Lacoste et Salanon, 1969), s'élève à 281. On y compte 76 genres. L'effectif des espèces non spontanées, c'est - à - dire les allochtones qui ne se sont pas encore naturalisées, est de 49. Elles sont regroupées en 32 genres.

Parmi les 76 genres qui constituent les espèces spontanées, 40 sont monospécifiques, 15 sont bispécifiques et 21 sont plurispécifiques.

Les genres les mieux représentés sont, dans la famille des *Caesalpinaceae* le genre *Cassia* (10 espèces), dans la famille des *Mimosaceae* les genres *Acacia* (10 espèces), *Albizia* (6 espèces), *Entada* (4 espèces) et dans la famille des *Fabaceae* les genres *Indigofera* (43 espèces), *Crotalaria* (31 espèces), *Tephrosia* (18 espèces), *Vigna* (14 espèces), *Desmodium* (12 espèces), *Aeschynomene* (10 espèces) et *Dalbergia* (9 espèces).

La majorité des légumineuses spontanées appartient à la famille des *Fabaceae* (77 %). Les *Caesalpinaceae* et les *Mimosaceae* ne représentent respectivement que 12 % et 11 % des espèces.

La figure 2 exprime la répartition des légumineuses spontanées en fonction des types biologiques au Sénégal.

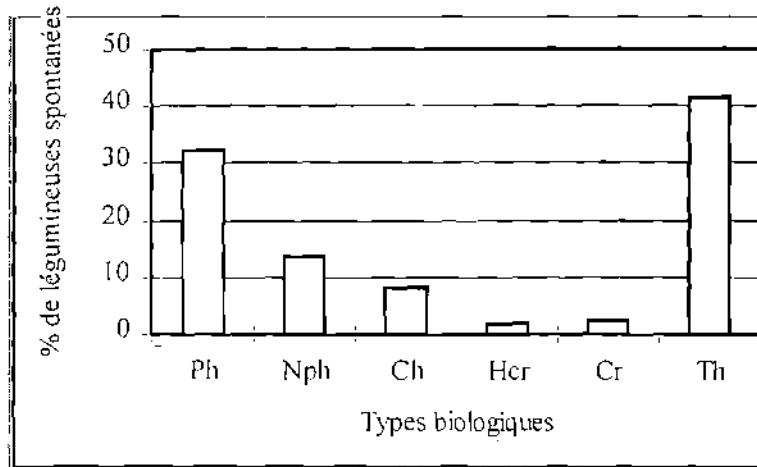


Figure 2 : Répartition des légumineuses spontanées en fonction des types biologiques. Ph : Phanérophytes, Nph : Nanophanérophytes, Ch : Chaméphytes, Hcr : Hémicryptophytes, Cr : Cryptophytes, Th : Thérophytes).

Il apparaît que les types biologiques dominants sont les thérophytes (42 %) et les phanérophytes (32 %). Les nanophanérophytes (14 %) sont moyennement représentés. Par contre, les proportions de chaméphytes (8 %), d'hémicryptophytes (2 %) et de cryptophytes (2 %) sont faibles dans l'ensemble.

La figure 3 indique la répartition des légumineuses spontanées en fonction des zones écologiques.

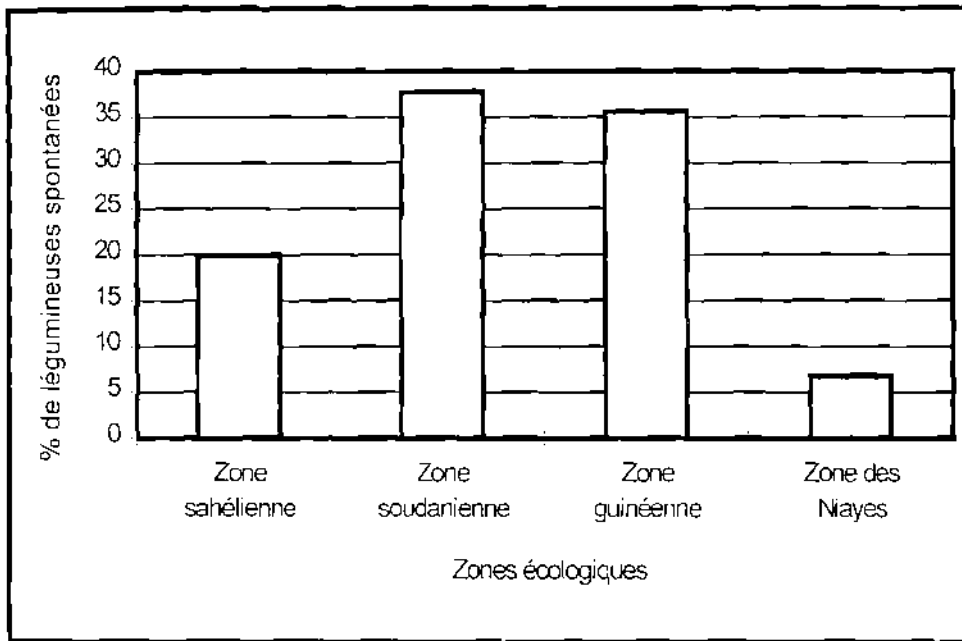


Figure 3 : Répartition des légumineuses spontanées en fonction des zones écologiques.

Il en ressort que les légumineuses spontanées sont plus fréquentes en zone soudanienne (38%) et guinéenne (35%) qu'en zone sahélienne (20%). Elles sont relativement plus rares dans les Niayes (7%).

La distribution des différents types biologiques de légumineuses spontanées en fonction des différentes zones écologiques est donnée par la figure 4.

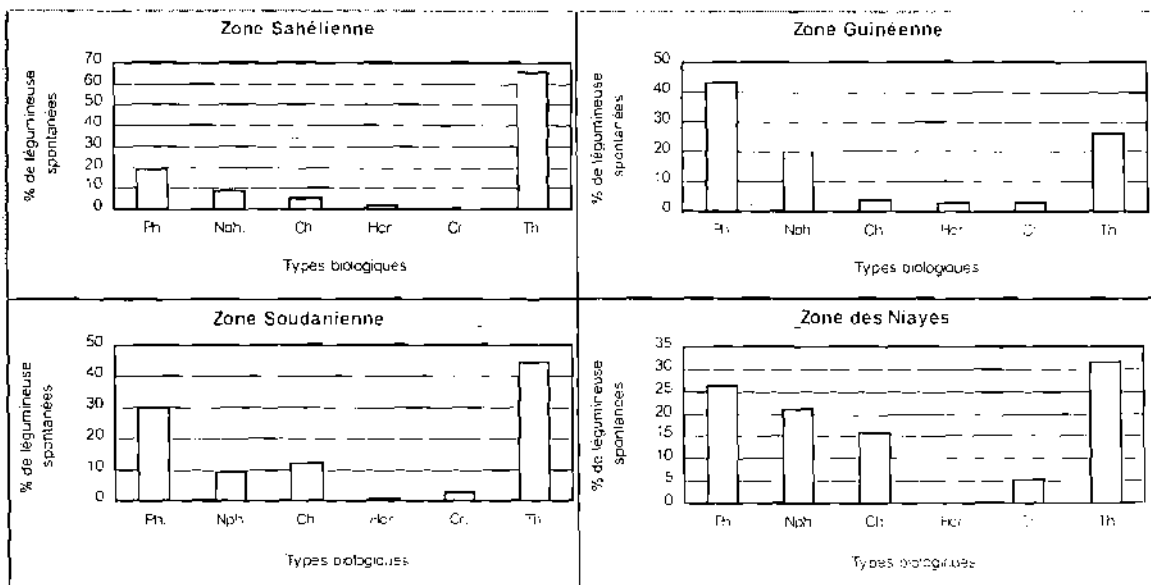


Figure 4 : Répartition des légumineuses spontanées en fonction des types biologiques par zone écologique.

Les résultats montrent que :

- les thérophytes sont largement dominants en zones sahélienne et soudanienne et dans les Niayes ;
- les phanérophytes et les thérophytes sont également représentés dans la zone soudanienne; la proportion des chaméphytes y est relativement importante par rapport aux autres zones écologiques ;
- les phanérophytes constituent le type biologique dominant en zone guinéenne.

Sur les 281 légumineuses spontanées que compte la Flore du Sénégal, 144 soit environ la moitié, sont nodulées. La proportion des espèces nodulées est plus élevée chez les *Mimosaceae* (59 % des espèces) et les *Fabaceae* (55 %). Elle n'est que de 18 % chez les *Caesalpiaceae*.

Le tableau 1 présente la proportion des légumineuses nodulées en fonction des types biologiques.

Tableau 1 : Proportion des légumineuses spontanées nodulées dans chaque type biologique.

Types biologiques	Effectif des légumineuses nodulées	Effectif total	% des légumineuses nodulées
Phanérophytes	36	91	39
Nanophanérophytes	16	38	42
Chaméphytes	14	23	61
Hémicryptophytes	4	5	80
Cryptophytes	1	7	14
Thérophytes	73	117	62

Il apparaît que la proportion d'espèces nodulées est plus élevée chez les hémicryptophytes (80 %), les thérophytes et les chaméphytes (60 %). La nodulation est aussi relativement importante chez les nanophanérophytes (42 % des espèces) et les phanérophytes (39 %). Elle est moins fréquente chez les cryptophytes puisque 14 % seulement des espèces portent des nodules.

Le tableau 2 indique la proportion des légumineuses nodulées dans chaque zone écologique.

Tableau 2 : Proportion des légumineuses spontanées nodulées dans chaque zone écologique.

Zones écologiques	Effectif des légumineuses nodulées	Effectif total	% des légumineuses nodulées
Zone sahélienne	40	56	71
Zone soudanienne	51	106	48
Zone guinéenne	41	100	41
Zone des Niayes	12	19	63

Il apparaît que la proportion d'espèces qui nodulent est plus élevée en zone sahélienne (71 %). Cette proportion atteint 48 % en zone soudanienne et seulement 41 % en zone guinéenne.

### 1.3. Discussion

Les légumineuses représentent 16 % des espèces de la Flore du Sénégal. Cette proportion est sensiblement supérieure à celle rapportée par Le Houérou (1991) (11 %). Cette différence s'explique par le fait que cet auteur a dénombré 240 espèces de légumineuses alors que nous en avons relevé 281 spontanées sur un total de 2100.

Les *Fabaceae* représentent la principale famille des légumineuses spontanées au Sénégal (77 % des espèces) alors que les *Caesalpinaceae* et les *Mimosaceae* ne représentent respectivement que 12 % et 11 %. Des valeurs quasi identiques ont été rapportées par Le Houérou (1991) pour l'ensemble de l'Afrique : 76 % de *Fabaceae*, 13 % de *Caesalpinaceae* et 11 % de *Mimosaceae*. Par ailleurs, la dominance des *Fabaceae* au niveau de la super-famille des Légumineuses a été notée par ce même auteur pour la Flore de l'Afrique de l'Ouest (78 %) ainsi que pour la Flore de l'Afrique de l'Est (66 %) et celle du Soudan (81 %).

La répartition des légumineuses au sein des différentes familles au Sénégal est donc très représentative de l'ensemble africain.

*Indigofera* est le genre le plus diversifié au Sénégal (45 espèces). Ce genre est aussi le mieux représenté au Soudan (60 espèces) et dans l'ensemble de la Flore de l'ouest Africain (83 espèces) (Le Houérou, 1991). *Crotalaria*, qui se situe au deuxième rang des *Fabaceae* au Sénégal (33 espèces), au Soudan (44 espèces), et en Afrique de l'Ouest (52 espèces), est le

genre dominant en Afrique de l'Est (195 espèces) (Le Houérou, 1991). Ces deux genres représentent à eux seuls 26 % des légumineuses spontanées au Sénégal et 29 % des légumineuses au Soudan.

Au Sénégal, les principaux types biologiques des légumineuses spontanées sont les thérophytes et les phanérophytes. Ils représentent 74 % des espèces. Ce résultat corrobore les observations relatives aux spectres biologiques effectués particulièrement dans différentes régions semi-arides sahéliennes (Cornet et Poupon, 1977 ; Grouzis, 1988) sur l'ensemble des taxons. Cette caractéristique peut être mise en relation avec la prédominance des conditions d'aridité au Sénégal. En effet, ces deux types biologiques représentent selon Grouzis (1988), la meilleure adaptation à ces conditions de milieu. Les thérophytes sont des arido-passives (Evenari *et al.*, 1975) qui passent la saison sèche défavorable sous forme de graines. Ils présentent donc des caractères d'évitement à la sécheresse (Levitt, 1980). Les légumineuses phanérophytes, arido-actives, développent souvent un système racinaire profond (Phillips, 1963 cité par Virginia, 1986) qui leur permet d'utiliser l'eau des nappes phréatiques. Par ailleurs la plupart de ces légumineuses sont des microphylls. Cette caractéristique leur permet de réduire les surfaces évaporantes, et de réguler la transpiration afin de mieux tolérer les conditions de déficit hydrique quasi permanent pendant la longue saison sèche.

Les légumineuses sont mieux représentées en zone soudanienne (38 %). Ce résultat peut s'expliquer notamment par les conditions pluviométriques relativement clémentes (600 à 1200 mm de précipitations moyennes annuelles) de cette zone qui permettent à la fois le développement des taxa herbacés vivaces et annuels. Dans les zones sahéliennes plus sèches seuls les taxa annuels sont favorisés tandis que ce sont les herbacées vivaces qui sont avantagées dans les zones guinéennes plus humides. Il semble donc que ce sont les légumineuses herbacées qui impriment leur caractère à l'ensemble des taxons.

La nodulation est plus fréquente chez les *Mimosaceae* et les *Fabaceae*. En Rhodésie, Corby (1974) constate qu'une large proportion de *Caesalpinaceae* ne nodulent pas (93 %) tandis que la quasi-totalité des *Mimosaceae* et des *Fabaceae* nodulent (90 à 99 %). Dans le sud-est du Brésil, De Faria *et al.* (1984) rapportent des résultats similaires : 83 % d'espèces nodulées chez les *Mimosaceae*, 68 % chez les *Fabaceae* et seulement 11 % chez les *Caesalpinaceae*. Nasim et Chaudry (1993) soulignent aussi que toutes les *Fabaceae* et *Mimosaceae* examinées en Azad Kashmir (Pakistan) présentent des nodules. Ils n'en ont cependant pas observé sur toutes les *Caesalpinaceae* étudiées. La faiblesse de la nodulation chez les *Caesalpinaceae* apparaît donc comme une caractéristique générale.

Au Sénégal, la nodulation diminue avec l'accroissement des précipitations. Ce résultat corrobore ceux de Högberg (1986) relatifs à une synthèse bibliographique sur les symbioses racinaires chez les arbres en Afrique tropicale et ceux de Corby (1990) sur les légumineuses de l'aire zambésienne d'Afrique.

La nodulation est plus importante chez les légumineuses annuelles que chez les pérennes. Akrimi *et al.* (1995) qui ont examiné l'aptitude à la nodulation de quelques légumineuses de la Tunisie présaharienne rapportent des résultats similaires. Ce résultat s'explique par la dominance des annuelles dans les zones arides où la nodulation est plus importante. En effet ce sont les espèces adaptées aux conditions de faible disponibilité en eau et en azote des sols sahéliens, notamment les thérophytes ou l'*Acacia* nodulés qui sont les plus compétitives.

### **Conclusion**

Au Sénégal, les légumineuses représentent 16 % de la flore. Elles sont à peu près équitablement réparties dans les grandes zones bioclimatiques. Environ 50 % d'entre elles, en présentant des nodules, ont des potentialités de fixation de l'azote atmosphérique et de relever ainsi le niveau de fertilité des sols. Environ 75 % des légumineuses du Sénégal appartiennent aux types biologiques qui offrent le maximum d'adaptation à l'aridité et / ou d'évitement à la sécheresse. Les légumineuses constituent donc un matériel de choix pour la réhabilitation des terres, caractérisées essentiellement par leur pauvreté en azote et des conditions de déficience hydrique.



## CHAPITRE 2 : DIVERSITE ET SYMBIOSES RACINAIRES LE LONG DU GRADIENT CLIMATIQUE NORD/SUD<sup>2</sup>

Nous nous proposons, dans ce deuxième chapitre, de préciser l'importance des légumineuses en termes de diversité dans les systèmes écologiques du Sénégal en relation avec les symbioses racinaires et quelques caractéristiques chimiques du sol.

### 2.1. Méthodes d'étude

#### 2.1.1. Echantillonnage et milieu

Au Sénégal la variation du régime des précipitations induit une variabilité climatique selon un gradient croissant nord/sud. Ceci se traduit par une distribution zonale des espèces et des types de végétation. Afin de cerner le maximum de variabilité du pays, on a procédé à un échantillonnage stratifié sur la base de la carte du couvert végétal du Sénégal au 1/500000<sup>ème</sup> (Stancioff *et al.*, 1985) et de la carte des isohyètes du Sénégal établie sur la période 1951/1980 (Anonyme, 1992).

Onze sites (trois en zones cultivées et huit en zones peu anthropisées) dans les formations végétales les plus représentées sur l'ensemble du pays ont été retenus. Le tableau 3 indique les caractéristiques des sites inventoriés.

<sup>2</sup>Cette partie a fait l'objet d'une publication dans *African Journal of Ecology* 1997, vol. 35

Girouzis M., Diéballo L., Rochereau A., 1997 - *Legumes diversity and root symbioses on an arid/semi-arid gradient in Senegal*, *Afr. J. Ecol.*, vol. 35

Tableau 3 : Caractéristiques des stations d'évaluation de la place des légumineuses pérennes dans les systèmes écologiques arides et semi-arides du Sénégal.

STATION	Coordonnées	Pluviométrie	Type de Sol <sup>(1)</sup>	Espèces dominantes ( Cycle 1993)	Utilisation
Ndiaouara AC14(3)	16°35' N 14° 51' O	< 300 mm (1) (< 200 mm)(2)	Sols vertiques et hydromorphes	<i>Acacia nilotica var tomentosa</i> , <i>Indigofera oblongifolia</i> associées à <i>Echinochloa colona</i> , <i>Panicum laetum</i> et <i>Eragrostis pilosa</i>	Parcours
Souilène ACm3	16°21' N 15°24' O	300 - 400 mm (< 200 mm)	Sols ferrugineux tropicaux peu lessivés et sols bruns intergrades	<i>Acacia tortilis subsp raddiana</i> , <i>Balanites aegyptiaca</i> et <i>Boscia senegalensis</i> associées à <i>Chloris prieurii</i> , <i>Eragrostis pilosa</i> et <i>Indigofera senegalensis</i>	Parcours
Fété Olé AC4	16°14' N 15°07' O	300 - 400 mm (< 200 mm)	Sols bruns rouge sub-arides dégradés et Sols ferrugineux tropicaux lessivés sur sables limoneux	<i>Balanites aegyptiaca</i> , <i>Boscia senegalensis</i> , <i>Grewia bicolor</i> et <i>Guiera senegalensis</i> associées à <i>Aristida mutabilis</i> , <i>Schoenefeldia gracilis</i> , <i>Eragrostis pilosa</i> , <i>Panicum laetum</i> et <i>Indigofera senegalensis</i>	Parcours
Dahra (Rotto) AE8	15°24' N. 15°23' O	400 - 600 mm (<400 mm)	Sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés ± drainés	<i>Acacia senegal</i> et <i>Balanites aegyptiaca</i> associées à <i>Dactyloctenium aegyptium</i> , <i>Chloris prieurii</i> , <i>Eragrostis pilosa</i> et <i>Tephrosia purpurea</i>	Parcours
Boulal AEc10	15°25' N 15°39' O	400 - 600 mm (<400 mm)	Sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés ± drainés	<i>Balanites aegyptiaca</i> et <i>Acacia tortilis subsp raddiana</i> associées à <i>Eragrostis pilosa</i> , <i>Dactyloctenium aegyptium</i> et <i>Alysicarpus ovalifolius</i>	Parcours
Boulal AEc10	15°25' N 15°39' O	400 - 600 mm (<400 mm)	Sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés ± drainés	<i>Acacia tortilis subsp raddiana</i>	Parc agroforestier
Linguère + 80 km VD4	15°13' N 14°29' O	400 - 600 mm (<400 mm)	Sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés sur colluvions	<i>Pterocarpus lucens</i> , <i>Guiera senegalensis</i> associées à <i>Zornia glochidiata</i> , <i>Andropogon pseudapricus</i> , <i>Schoenefeldia gracilis</i> et <i>Pennisetum pedicellatum</i>	Parcours
Khombole S2	14°46' N 16°41' O	500 - 600 mm (<500 mm)	Sols ferrugineux tropicaux non ou peu lessivés	<i>Faidherbia albida</i> et <i>Adansonia digitata</i>	Parc agroforestier
Doli VS2	14°39' N 15°05' O	600 - 700 mm (<500 mm)	Sols ferrugineux tropicaux faiblement lessivés, moins bien drainés	<i>Guiera senegalensis</i> , <i>Combretum glutinosum</i> et <i>Sterculia setigera</i> associées à <i>Zornia glochidiata</i> , <i>Schoenefeldia gracilis</i> , <i>Aristida mutabilis</i> et <i>Andropogon pseudapricus</i>	Parc agroforestier
Sonkonriong VS15	13°55' N 15°25' O	700 - 800 mm (<800 mm)	Lithosols sur cuirasses	<i>Combretum nigricans</i> , <i>Combretum glutinosum</i> , <i>Guiera senegalensis</i> et <i>Acacia macrostachya</i> associées à <i>Indigofera pilosa</i> , <i>Etionorus elegans</i> et <i>Pennisetum pedicellatum</i>	Parcours
Sonkonriong VS15	13°55' N 15°25' O	700 - 800 mm (<800 mm)	Lithosols sur cuirasses	<i>Cordyla pinnata</i> et <i>Pterocarpus ermacus</i>	Parc agroforestier

(1): Période 1951-1980 ; (2) Période 1980 - 1989 ; (3) : Stancioff *et al* (1985) ; 4 - Maignien (1965).

### **2.1.2. Analyse de la diversité**

Elle a porté sur la strate herbacée et la strate ligneuse. Les relevés relatifs à la strate herbacée ont été effectués dans les formations non cultivées. Dans chaque site, un inventaire exhaustif a été réalisé. Les espèces qui n'ont pu être identifiées sur le terrain ont été récoltées et mises en herbier. Elles ont ensuite été déterminées à l'aide de la Flore du Sénégal (Berhaut, 1967).

Pour la strate ligneuse, les échantillons ont été choisis, dans des zones homogènes (aspect de distribution des individus, micro milieu) et représentatives (aspect floristique). Selon la densité de la végétation, nous avons utilisé un relevé de forme carrée (forte densité) ou circulaire (faible densité). Le principe de l'aire circulaire consiste à choisir un repère fixe (arbre), pris comme centre d'un cercle, auquel on attache une corde. On tend cette corde d'une longueur de 56,4 ou 39,9 mètres en fonction de la surface retenue. On fixe un piquet au bout de la corde. En maintenant toujours la corde bien tendue, on décrit un cercle autour du point fixe. Au cours de ce trajet tous les arbres interceptés par le rayon sont comptabilisés (identification de l'espèce, effectif de l'espèce).

L'effectif de l'échantillon allait de 2 à 8 et les surfaces des relevés variaient de 900 m<sup>2</sup> à 1ha. Dans tous les cas, la surface des échantillons était supérieure à l'aire minimale préconisée par Boudet (1984). Celle-ci se situe à 2500 m<sup>2</sup> en steppe et 900 m<sup>2</sup> en savane.

Pour les espèces multicaules la notion d'individu était parfois difficile à apprécier en raison du nombre élevé de rejets; aussi toutes les tiges principales émergentes ont été comptabilisées (Mitja, 1990; Nouvellet, 1992).

## **2.2. Résultats**

### **2.2.1. Sol**

Des valeurs de teneur en carbone, azote et phosphore ainsi que de pH du sol correspondant aux horizons de surface des sols appartenant au même type que celui des sites inventoriés et situés à des latitudes similaires, voire identiques ont été extraites de Grouzis (1994) (figure 5).

Il apparaît que les teneurs en carbone et en azote diminuent du sud vers le nord. Cette caractéristique est à mettre en relation avec une production de biomasse plus élevée dans les régions méridionales, où les conditions hydriques sont favorables. Ces précipitations plus

abondantes des régions méridionales lessivent les sols et entraînent une saturation du complexe absorbant par des ions  $H^+$ . Il en résulte une plus grande acidité ( $pH = 6$ ). Les sols sont au contraire basiques avec des  $pH$  compris entre 8 et 9 dans les régions septentrionales. Il apparaît aussi nettement que la teneur en phosphore des sols des zones humides du sud est plus faible que celle des zones sèches du nord. En effet le phosphore y est fortement fixé sous forme de phosphate de fer et d'aluminium insoluble. Il est de ce fait difficilement mobilisable.

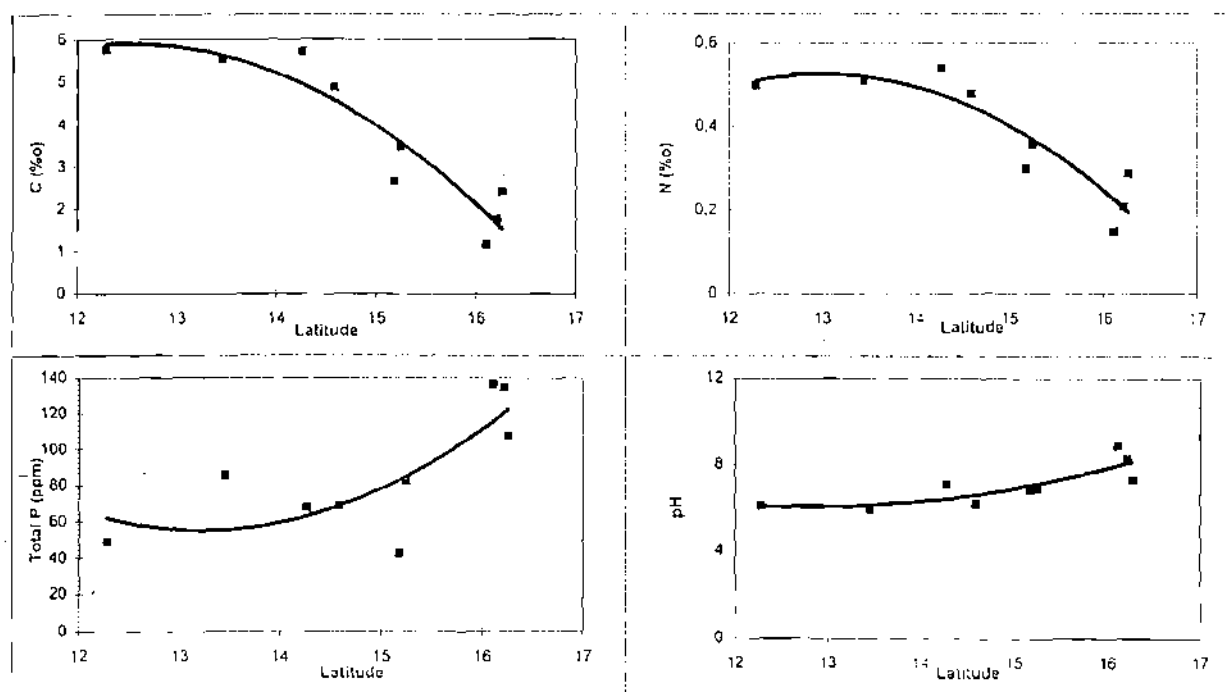


Figure 5 : Variations de la teneur en carbone, azote et phosphore et du  $pH$  du sol en fonction de la latitude.

### 2.2.2. La strate herbacée

La proportion des légumineuses dans la composition floristique de la strate herbacée des systèmes écologiques (Figure 6) varie globalement de 11 % (station de Lingère) à 30 % (station de Sonkorong).

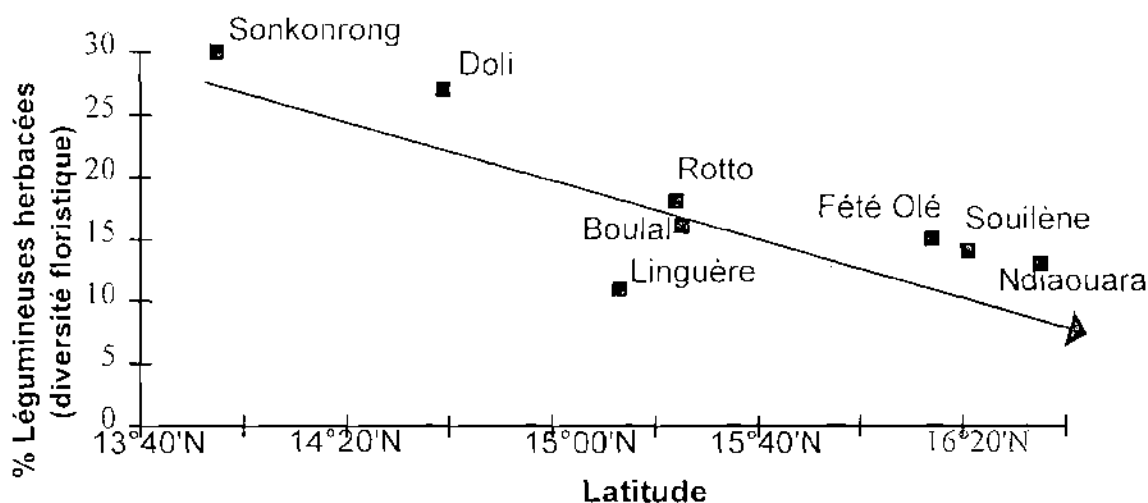


Figure 6 : Proportion des légumineuses dans la strate herbacée en fonction de la latitude.

Cette proportion est élevée au niveau des stations de Sonkorong et Doli où elle atteint respectivement 30 % et 27 %. Elle décroît du sud (Station de Sonkorong, 13° 55' Nord) vers le nord (station de Ndiaouara, 16° 35' Nord).

Pour une même zone écologique, il semble y avoir un effet de la nature du sol. Cela apparaît notamment pour les stations de Rotto, Boulal et Linguère. La proportion de légumineuses est respectivement de 16 % et 15 % pour Rotto et Boulal (sol à texture sableuse) contre 11 % pour Linguère (sol à texture gravillonnaire).

Dans les stations situées en zones sahéliennes et soudano-sahéliennes (Ndiaouara, Souilène, Fété-Olé, Boulal, Rotto et Linguère), la proportion des légumineuses dans la flore herbacée varie de 11 à 18 %. Ces résultats se situent dans la gamme des valeurs tirées des travaux se rapportant à la zone sahélienne: 14 % au Burkina Faso (Zoungana, 1993) et 18 % au Niger (Renard *et al.*, 1991). En zone sahélo-soudanienne (Stations de Doli et Sonkorong), les résultats sont supérieurs à ceux de Seghieri (1990) relatifs à une strate herbacée de la zone sahélo-soudanienne (800 mm) du nord Cameroun (17 %).

### 2.2.3. La strate ligneuse

La figure 7 représente les variations de la proportion des légumineuses de la flore ligneuse des parcs agroforestiers (carrés blancs) et des formations peu anthropisées (carrés noirs) en fonction de la latitude.

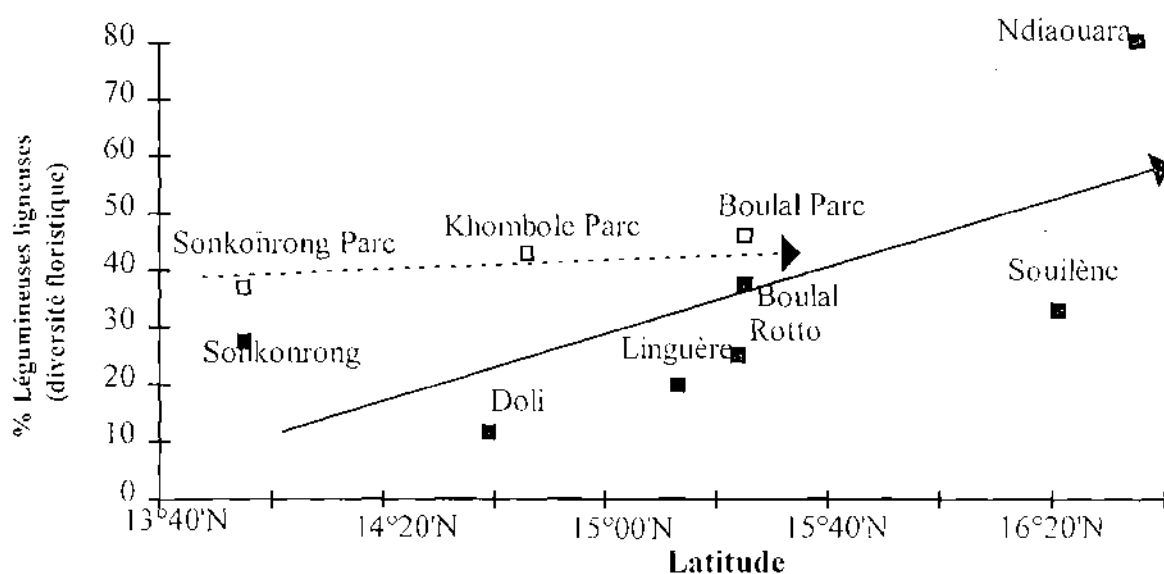


Figure 7 : Proportion des légumineuses dans la strate ligneuse en fonction de la latitude.

Si l'on ne tient pas compte de la station de Fété-Olé (non représentée), très atypique sur laquelle nous reviendrons ultérieurement, il apparaît que la proportion des légumineuses dans la flore ligneuse varie de 11 % (station de Doli) à 80 % (station de Ndiaouara). Contrairement à la strate herbacée, la proportion des légumineuses de la strate ligneuse s'accroît du sud vers le nord.

Il convient de souligner la position atypique de Fété-Olé (11 %) que nous attribuons à une forte anthropisation illustrée par l'abondance de *Calotropis procera*. L'effectif de cette espèce s'est accru considérablement en vingt ans. Il représente actuellement 5 % du peuplement ligneux (Grouzis *et al.*, 1995). En effet cette espèce est considérée comme indicatrice d'une artificialisation poussée (Lawesson, 1990).

La valeur obtenue pour Sonkorong, relativement élevée compte tenu de la zone, semble être en relation avec l'anthropisation très accentuée de ce secteur. C'est une zone de jachères qui favorise l'abondance d'espèces telles que *Cordyla pinnata*, *Pilostigma reticulatum*, *Pilostigma thoningii* et *Pterocarpus erinaceus*, toutes des légumineuses.

Dans les parcs agroforestiers, on constate la quasi-stabilité de la proportion des légumineuses dans la composition floristique de la strate ligneuse quelle que soit la zone écologique. En outre, pour une même zone écologique, la proportion des légumineuses ligneuses est plus élevée dans les parcs agroforestiers que dans les formations naturelles. Ce résultat montre le rôle de l'homme dans la gestion des ressources naturelles. Il sélectionne les

espèces intéressantes pour le maintien de la fertilité des champs, mais aussi pour l'alimentation humaine et du cheptel, et ses besoins technologiques (charpente, ustensiles...).

Les résultats obtenus dans les stations sahéliennes et soudano-sahéliennes des formations peu anthropisées varient de 20 % (station de Linguère) à 80 % (station de Ndiaouara). Ils s'inscrivent globalement dans l'intervalle des valeurs que nous avons établies dans les systèmes écologiques d'autres régions sahéliennes à partir des listes floristiques publiées. C'est ainsi que le calcul effectué à partir des relevés de Cornet et Poupon (1977) au Sénégal (492 mm) fait apparaître une proportion de légumineuses de 27 % dans la flore ligneuse. Hiernaux *et al* (1989) dénombre 32 % des légumineuses dans la liste des espèces ligneuses inventoriées dans le Gourma malien (390 mm).

La valeur obtenue sur la station soudano-sahélienne de Sonkorong (37 %) est comparable à celle obtenue à partir des travaux de Devineau (1986) au Burkina Faso (750-800 mm).

Globalement, la proportion des légumineuses est de 8 à 10 % plus faible lorsque le critère densité est pris en considération. Cependant les tendances sont similaires à celles notées pour la proportion des légumineuses dans la flore ligneuse des systèmes écologiques, à savoir:

- la proportion des légumineuses dans la densité ligneuse des formations peu anthropisées tend à augmenter du sud vers le nord;
- pour une même zone écologique, le potentiel des légumineuses est plus élevé dans les parcs agroforestiers que dans les formations peu anthropisées; ce résultat confirme le rôle important joué par l'homme dans la sélection des espèces.

#### ***2.2.4. L'unité de végétation***

La figure 8 résume les variations de la proportion de l'ensemble des légumineuses (herbacées et ligneuses) sur l'unité de végétation inventoriée en termes de diversité dans les formations peu anthropisées.

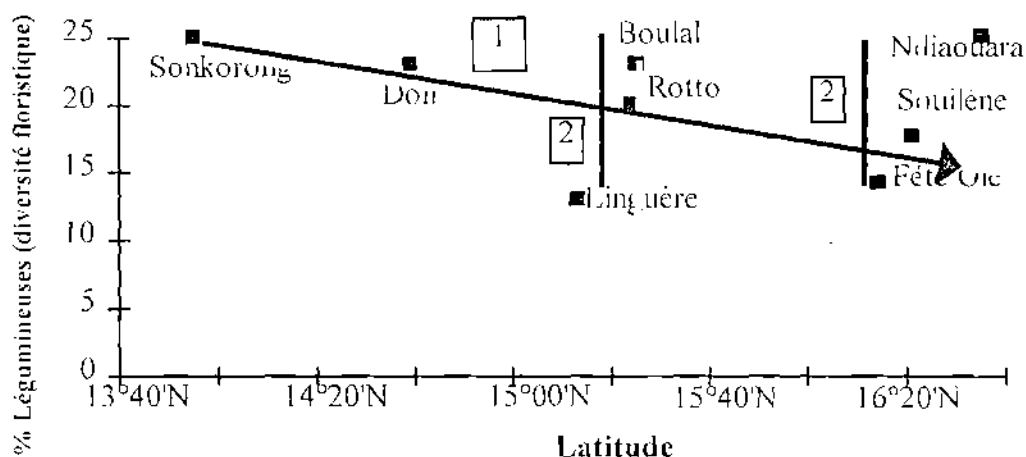


Figure 8 : Proportion des légumineuses dans l'unité de végétation en fonction de la latitude.

La prise en compte de l'ensemble des légumineuses montre que leur importance tend à diminuer lorsqu'on passe des zones sahélo-soudaniennes (25 %) aux zones sahéliennes (18,6%) comme l'indique la tendance 1 de la figure 4. Ce sont donc les légumineuses herbacées qui impriment leur caractère à l'ensemble des taxons.

Pour une même zone géographique, on observe une certaine variabilité (tendance 2 de la figure 4) due soit à la nature du sol (Linguère/Boulal; Souilène/NDiaouara) soit au stade de dégradation avancée de certaines stations inventoriées (Fété-Olé).

### 2.3. Discussion

La figure 9 synthétise les variations de la proportion des légumineuses dans la flore de différents systèmes écologiques au nord et au sud du Sahara en fonction des précipitations moyennes annuelles. Nous y avons par ailleurs porté les zones biogéographiques (Le Houérou, 1989) qui reflètent les types physionomiques de la végétation et les types biologiques dominants.



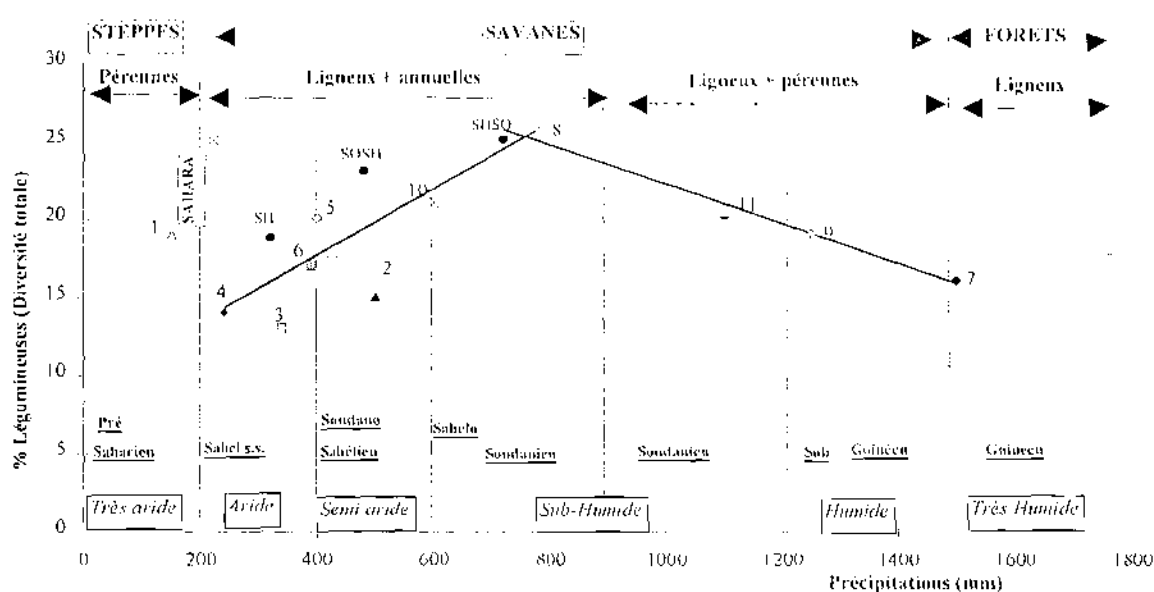


Figure 9 : Place des légumineuses dans les systèmes écologiques nord et sud sahariens.

- valeurs moyennes des stations par zone écologique (Sénégal)

1 : Floret et Pontanier (1982), Tunisie ; 2 : Raynal (1964), Sénégal ; 3 : Poupon (1980). Sénégal ; 4 : Carrière (1984), Mauritanie ; 5 : Grouzis (1988), Burkina Faso ; 6 : Boudet (1971), Mali ; 7 : Mitja (1990), Côte d'Ivoire ; 8 : Nouvellet (1992), Burkina Faso ; 9 : Blanfort (1991), Sénégal ; 10 : De Miranda (1980), Niger ; 11 : Fournier, (1990). Côte d'Ivoire.

Ces données permettent de situer nos résultats dans un contexte régional. Ces derniers (SH, SOSH et SHSO) sont largement conformes à la tendance générale mais sont légèrement plus élevés. Notons que les résultats issus des observations de Raynal (1964) et de Poupon (1980) sont en particulier bas par rapport à cette tendance générale. Ces valeurs sont cependant facilement interprétables. Elles sont dues d'une part à la dégradation de la végétation de certaines stations (Fété-Olé) et, d'autre part, à la dominance dans les zones plus sèches de plantes annuelles qui épousent fidèlement la forte variabilité interannuelle des précipitations.

A l'exception des formations steppiques situées au nord du Sahara et caractérisées par des pérennes (Floret et Pontanier, 1982), la proportion des légumineuses augmente des zones sahéliennes *sensu stricto*, passe par un maximum dans les zones sahélo-soudaniennes recevant 800 mm de précipitations annuelles et diminue de nouveau lorsque l'on passe dans les bioclimats humides à très humides.

Dans les bioclimats plutôt secs (200 à 800 mm de précipitations annuelles), la proportion des légumineuses augmente des zones sahéliennes *sensu stricto* (15 %) aux zones sahélo-soudaniennes (25 %). Cette évolution est semblable à celle observée pour la strate

herbacée. Ce sont donc les espèces herbacées qui impriment leur caractère à l'ensemble des taxons. Deux hypothèses peuvent expliquer cette caractéristique :

- dans les zones sahélo-soudaniennes, les conditions hydriques plus favorables permettent le développement d'une plus grande diversité des types biologiques (Diédhiou et Grouzis, 1996). Aux espèces herbacées annuelles, s'ajoute donc un certain nombre d'espèces pérennes appartenant notamment aux genres *Indigofera*, *Crotalaria*, *Tephrosia* et *Stylosanthes* (Le Houérou, 1991);
- le pâturage très intense dans les zones sahéliennes éliminerait préférentiellement les légumineuses, ce qui tendrait à réduire leur proportion (Ritchie et Tilman, 1995).

Dans les bioclimats les plus humides (800 à 1600 mm de précipitations annuelles), la proportion de légumineuses diminue des zones sahélo-soudaniennes (25 %) aux zones guinéennes (15 %). Comme les phanérophytes deviennent dominants au fur et à mesure que l'on descend dans les forêts guinéennes du sud, on doit admettre que cette évolution est imputable aux ligneux. La prépondérance des légumineuses dans les savanes sahélo-soudaniennes par rapport aux zones forestières guinéennes s'explique à la fois par des caractères climatiques et édaphiques.

Dans les zones recevant environ 800 mm de pluie annuelle, les phanérophytes sont des espèces arido-actives (Evenari *et al.*, 1975), qui passent la saison sèche munies d'organes photosynthétiques. Afin d'esquiver la sécheresse (Levitt, 1980) il leur est nécessaire de réduire au maximum leurs surfaces transpirantes : ce sont les espèces microphylls (pour la plupart des *Mimosaceae* du genre *Acacia*) qui offrent ce caractère.

Par ailleurs, la disponibilité en éléments nutritifs du sol et les symbioses racinaires interagissent et affectent fortement la composition des communautés végétales (Högberg, 1986). Ainsi les teneurs élevées en azote, associées à la déficience en phosphore et à l'acidité des sols des zones méridionales humides sont peu favorables au développement des espèces nodulantes (Dommergues *et al.*, 1984 ; Högberg, 1986 ; 1989). Ces conditions sont par contre favorables à la dominance d'espèces ectomycorhizées (*Azelia africana*) ou endomycorhizées appartenant à la famille des *Caesalpinaceae* (*Daniellia oliveri*, *Cordyla pinnata*, *Detarium senegalense*, *Piliostigma reticulatum*) ou des *Combretaceae* (*Combretum nigricans*, *Terminalia macroptera*) (Thoen & Ba, 1989; Ducusso, 1991). Les arbres fixateurs d'azote appartenant notamment au genre *Acacia* sont dominants dans les savanes sèches, caractérisées par des sols neutres ou basiques, déficients en azote et relativement mieux pourvus en phosphore. Dans ces zones sèches où le cortège floristique des ligneux est dominé par les légumineuses fixatrices d'azote, Ducusso (1991) rapporte une

fréquence élevée de la double symbiose nodule-VAM, dans laquelle VAM contribuerait à améliorer l'absorption de l'eau, d'oligo-éléments, la nutrition minérale phosphatée et la production d'hormones (Gianinazzi-Pearson, 1982).

Ce caractère d'accroissement de la proportion des légumineuses fixatrices des zones humides aux zones sèches au Sénégal, a aussi été observé en Australie, au Brésil, en Afrique de l'est et du sud (Högberg 1986, 1989). La plus faible proportion d'espèces nodulées dans les zones humides guinéennes s'expliquerait notamment par l'acidité plus grande et la faible disponibilité en phosphore et en bases échangeables des sols. Ce sont là des caractéristiques des milieux peu favorables à la nodulation, mais aux symbioses mycorhiziennes (Högberg, 1986 ; Högberg, 1992).

### **Conclusion**

Cette étude générale nous a permis de préciser la place des légumineuses dans les systèmes écologiques semi-arides du Sénégal. Celles-ci représentent 15 à 25 % de la flore, et environ 50 % d'entre elles nodulent. Par ailleurs, aussi bien par leur importance, leur aptitude à noduler que par leur répartition le long d'un gradient climat nord-sud, les légumineuses au Sénégal sont représentatives de l'ensemble africain.

---

## DEUXIEME PARTIE : ECOLOGIE DES INDIGOFERA ETUDIEES : INDIGOFERA OBLONGIFOLIA ET INDIGOFERA TINCTORIA

La première partie de ce travail a permis de mettre en évidence l'importance du genre *Indigofera* au Sénégal : grande diversité spécifique, variété de types biologiques et large amplitude écologique. Néanmoins, les connaissances acquises jusqu'à présent sur l'utilisation des *Indigofera* sont encore très rudimentaires (Naegele, 1977). Un petit nombre d'espèces a fait l'objet d'essais dans des stations agricoles ou a été vulgarisé en vue d'une utilisation comme plantes améliorantes (engrais vert, plante de couverture) ou comme plantes fourragères (Coughénour *et al.*, 1989).

Parmi les espèces du genre, *Indigofera*, très prometteur pour la revégétalisation des terres dégradées, notre attention a été particulièrement retenue par le caractère pionnier de *Indigofera tinctoria* et de *Indigofera oblongifolia*. Cette dernière espèce se rencontre sur les sols plus ou moins argileux dans la vallée du fleuve Sénégal alors que *Indigofera tinctoria* occupe les sols légers sablonneux dans les régions centrales et cultivées du pays (Berhaut, 1976). Ces deux espèces qui sont fourragères, buissonnantes et fixatrices d'azote peuvent jouer un rôle important dans l'alimentation du bétail mais aussi dans la fixation des sols et l'amélioration de leur fertilité. Par ailleurs, ces espèces fournissent des ressources appréciables à l'économie rurale (combustible, pharmacopée, etc.). compte tenu de ces propriétés, ces deux espèces apparaissent intéressantes pour une utilisation dans les opérations de réhabilitation. Une telle utilisation doit reposer sur une bonne connaissance de leurs réponses adaptatives à la contrainte hydrique, principal facteur limitant du fonctionnement de la végétation en zone sahélienne (Adam, 1957 ; Poupon, 1979), ainsi que de leurs caractéristiques écologiques, en particulier édaphiques, pour mieux comprendre et expliquer les relations plante /eau. Cette deuxième partie de notre travail répond à cet objectif.

## CHAPITRE 3 : ECOLOGIE DE *INDIGOFERA* *OBLONGIFOLIA* ET *INDIGOFERA TINCTORIA*

En s'appuyant sur des caractéristiques floristiques et édaphiques, nous nous proposons dans ce chapitre, de caractériser les stations où se développent les deux espèces. Les résultats permettront par ailleurs d'identifier deux stations représentatives sur lesquelles porteront les observations relatives aux relations plante / eau chez les deux espèces, en milieu naturel.

### 3.1. Matériel et méthodes

#### 3.1.1. Matériel végétal

Les deux espèces appartiennent au genre *Indigofera*, à la super-famille des Légumineuses, à l'ordre des Rosales, à la série des Caliciflores, à la classe des Dicotylédones, au sous-embranchement des Angiospermes et à l'embranchement des Spermaphytes (ou phanérogames).

Le genre *Indigofera* regroupe plusieurs centaines d'espèces réparties dans les régions tropicales et tempérées. Il est particulièrement bien représenté en Afrique tropicale : environ 83 espèces en Afrique de l'Ouest et 145 espèces en Afrique de l'Est (Le Houérou, 1991).

#### 3.1.1.1. Description du genre *Indigofera*

Le genre *Indigofera* englobe des herbacées, des sous-arbrisseaux et des arbrisseaux.

Les feuilles sont alternes, pennées (imparipennées), plus rarement trifoliolées ou unifoliolées. Les folioles sont alternes, subopposées ou opposées ; stipules généralement grêles, stipelles petites ou absentes.

Les inflorescences sont généralement en racèmes axillaires, parfois capituliformes ou réduites à des fleurs solitaires ou semblant former des panicules par réduction des feuilles sous-tendantes.

Les fleurs sont blanchâtres, rosées, pourpres ou violettes, quelquefois jaunes. Le calice est petit, campanulé ou tubulaire. La corolle est généralement petite. Elle se compose d'un étendard ové ou orbiculaire, sessile ou substipité (onguiculé), d'ailes oblongues et un peu adhérentes et d'une carène obtuse, rarement acuminée, gibbeuse ou éperonnée. L'androcée est constitué d'étamines diadelphes dont la vexillaire est libre alors que les neuf autres sont

soudées. Le pistil comprend un ovaire sessile, rarement stipité, le plus souvent pluriovulé, rarement avec seulement un ou deux ovules. Cet ovaire supporte un style glabre qui se termine par un stigmate capité.

Les fruits sont des gousses déhiscentes, linéaires, cylindriques ou oblongues, turgides plus rarement petites et globuleuses ou subglobuleuses, parfois fortement aplaties ou falciformes, cloisonnées entre les graines.

Les graines sont globuleuses ou cubiques par compression, sans arille et sans albumen.

### 3.1.1.2. Présentation des espèces

#### *Indigofera oblongifolia*

C'est une plante vivace, suffrutescente, pouvant atteindre 1 à 2 m de hauteur, de couleur gris glauque ou argentée.

Les feuilles qui sont imparipennées et alternes sont constituées de 3 à 5 folioles alternes ou subopposées, la terminale étant un peu plus développée. Ces folioles sont oblongues, elliptiques, longues de 10 à 25 mm, large de 5 à 10 mm et le sommet mucroné. Leur surface est blanchâtre avec des poils naviculaires. Les stipules sont courtes et appliquées contre le bourgeon axillaire.

Les inflorescences sont en racèmes axillaires plus longs que les feuilles. Les fleurs sont roses ou rougeâtres.

Les gousses légèrement arquées, longues de 10 à 15 mm, larges de 2 à 3 mm, sont recouvertes de poils aprimés. Elles peuvent persister longtemps desséchées.

En Afrique, *Indigofera oblongifolia* est signalée en Mauritanie, au Sénégal, au Soudan, en Ethiopie, en Somalie, en Egypte et en Angola. En Asie, elle est présente en Arabie, en Inde, au Ceylan, et à Java.

*Indigofera oblongifolia* peut former des peuplements importants sur les terrains compacts argileux. Elle se rencontre très souvent dans les zones à *Acacia nilotica* plus ou moins dégradées de la vallée du fleuve Sénégal. Elle s'accommoderait d'une certaine salinité du sol. La plante est appréciée par les dromadaires, les bovins, les ovins et les caprins.

#### *Indigofera tinctoria*

C'est une plante vivace, haute de 1 à 1 m 50, à feuilles imparipennées alternes.

Le rachis porte 4 à 6 paires de folioles généralement bien opposées. Ces dernières sont obovales, à base en coin large ou arrondi.

Fleurs en racèmes axillaires long de 3 à 10 cm, les ailes de la corolle sont roses alors que l'étendard et la carène sont verdâtres. Le calice et les boutons floraux ont une pubescence blanchâtre.

Les gousses sont légèrement arquées, longues de 25 à 30 mm, larges de 2 à 2,5 mm ; elles contiennent 12 à 13 graines.

*Indigofera tinctoria* se rencontre dans plusieurs pays de l'Afrique de l'Ouest mais aussi en Inde et aux Philippines.

### **3.1.2. Méthodes**

#### **3.1.2.1. Les observations**

Un inventaire phyto-écologique a été réalisé au niveau de 17 stations situées entre les latitudes 16° 36' et 14° 25' Nord en zone sahélienne *sensu lato* (Le Houérou, 1989). Le principe de la méthode des relevés phyto-écologiques consiste à noter sur le terrain, sur une surface donnée, les variables du milieu et les caractéristiques de la végétation.

#### *Données floristiques*

Les relevés floristiques portent sur 3 à 5 échantillons de forme rectangulaire. La surface de chaque échantillon est de 200 m<sup>2</sup> (10 x 20 m). Cette unité d'inventaire est largement supérieure à celle préconisée par de nombreux auteurs. C'est ainsi que pour les formations sahélicennes, Dièye (1978) et Akpo (1993) préconisent respectivement des surfaces de 45 et 50 m<sup>2</sup> alors que Poissonnet et César (1972) les limitent à 16 m<sup>2</sup> pour l'étude des végétations tropicales.

L'aire minimale d'investigation est parcourue entièrement deux fois à partir d'un point nettement repérable :

- une première fois pour effectuer un relevé exhaustif de la flore ;
- une deuxième fois pour estimer le recouvrement de chaque espèce sur une échelle allant de 0 à 100 %.

La notion de recouvrement au sens large est le pourcentage de la surface du sol qui serait recouvert si on projetait verticalement sur le sol les organes aériens des individus d'une espèce (Gounot, 1969).

Les espèces qui n'ont pas pu être identifiées sur le terrain ont été récoltées et mises en herbier. Elles ont ensuite été déterminées à l'aide de la flore du Sénégal (Berhaut, 1967). Les

synonymies ont été réactualisées sur la base de l'ouvrage de Lebrun et Stork (1992) relatif à l'énumération des plantes à fleur d'Afrique tropicale.

#### *Données pédologiques*

Un descripteur écologique représente un attribut, une variable ou un caractère au moyen duquel sont comparés ou décrits les objets d'étude (Legendre et Legendre, 1984). En général, le nombre de descripteurs est important et ceux qu'il faut prendre en compte ne sont pas toujours connus *a priori*. Cependant, une de nos préoccupations essentielles étant d'appréhender l'influence des caractéristiques édaphiques sur la répartition spatiale d'*Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*, seuls les descripteurs pédologiques ont été pris en considération.

Dans chaque unité d'inventaire floristique, trois échantillons de sol correspondant à trois horizons (0-10 cm, 10-30 cm et 30-50 cm) ont été prélevés. Ensuite des échantillons moyens (composites) par horizon sont réalisés. Ces échantillons ont été soumis à une analyse physico-chimique au niveau du laboratoire de chimie du Centre Orstom de Dakar. Ces analyses ont porté sur l'acidité (pH eau), la teneur en matière organique, la granulométrie (argiles, limons fins, limons grossiers, sables fins, sables grossiers), le carbone, l'azote, le phosphore assimilable, la capacité d'échange cationique, le taux de saturation, la conductivité électrique, l'humidité du sol à  $pF_{4,2}$  et à  $pF_{2,2}$ , les bases échangeables (calcium, magnésium, sodium et potassium).

#### **3.1.2.2. Traitement des données**

L'analyse des données a été abordée d'une part à l'aide des méthodes classiques de l'écologie factorielle (Benzecri, 1970 ; Romane, 1972 ; Dagnélie, 1980), telles que l'analyse factorielle des correspondances (AFC), l'analyse en composantes principales (ACP) et d'autre part grâce aux méthodes de couplage de tableaux comme l'analyse de Co-Inertie (Thioulouse et Chessel, 1987). Ces analyses multivariées ont été réalisées à l'aide du logiciel ADE-4 mis au point par l'Université de Lyon I (France).

Les analyses factorielles décrivent et mettent en évidence, en particulier sous forme de graphiques (plans factoriels), les différences qui existent au sein d'un ensemble d'un tableau de données. Ce tableau comprend des caractères disposés les uns en lignes (appelés individus ou  $n$  relevés) et les autres en colonnes (appelés variables ou espèces).



L'AFC effectuée sur les données floristiques a permis d'ordonner les relevés en fonction de la proximité de leur composition floristique. Elle est destinée à analyser les tables de contingence (tableaux d'effectifs) dans lesquels les colonnes correspondent à des espèces et les lignes correspondent à des relevés.

L'ACP réalisée sur les données du milieu permet de mettre en évidence les corrélations entre les variables mais aussi entre les groupes de relevés.

L'analyse de Co-Inertie permet de rechercher les relations existant entre les deux tableaux portant sur les mêmes relevés : le tableau floristique et le tableau des variables. Le principe est de construire des facteurs dans chaque tableau dont la covariance est maximale.

L'interprétation des résultats relatifs aux AFC ou ACP se fait en comparant les plans factoriels des relevés et des espèces (AFC) ou des variables (ACP), ou les cartes factorielles des espèces, des variables et des relevés (Co-Inertie).

## **3.2. Résultats**

### ***3.2.1. L'analyse floristique par analyse factorielle des correspondances (AFC)***

L'AFC a d'abord porté sur la matrice globale (17 stations x 140 espèces). Cependant, la superposition des espèces a rendu les plans factoriels peu lisibles. Ainsi, nous avons été conduits à reprendre l'analyse en ne représentant que les espèces dont la contribution à la formation des axes 1 et 2 est supérieure ou égale à la contribution moyenne (7). Les résultats de cette nouvelle analyse portant sur la matrice réduite (17 stations x 41) espèces sont reportés dans les figures 10A et 10B.

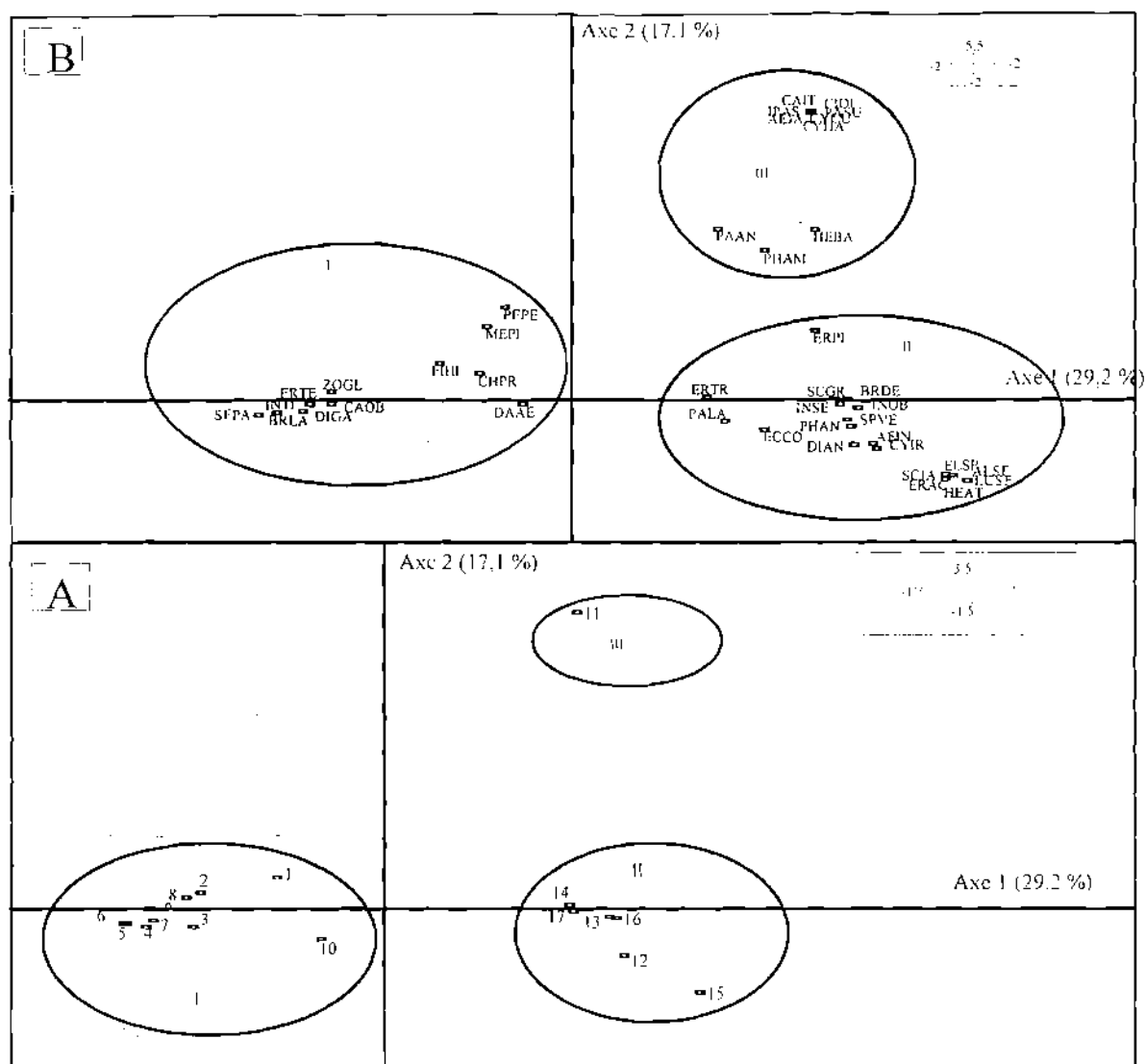


Figure 10 : AFC de la matrice 17 stations x 41 espèces pour l'horizon 0-10 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des espèces (B) dans le plan factoriel 1-2.

La figure 10A représente la carte factorielle des relevés dans le plan principal (1x2). Les axes 1 et 2 absorbent respectivement 29,2 % et 17,1 % de la variabilité totale. C'est sur ce plan factoriel que nous allons établir l'analyse.

Sur l'axe 1, les stations relatives à *Indigofera oblongifolia* situées en abscisses positives (11, 12, 13, 14, 15, 16 et 17) s'opposent nettement aux stations relatives à *Indigofera tinctoria* placées en abscisses négatives (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 et 10).

L'axe 2 distingue au sein des stations relatives à *Indigofera oblongifolia* la station 11, située en ordonnées positives, des autres (12, 13, 14, 15, 16 et 17) localisées en ordonnées négatives.

La figure 10B représente la carte factorielle des espèces dans le plan principal (1x2).

Son analyse permet de dégager trois groupes d'espèces consignées dans le tableau 4.

Tableau 4 : Groupes floristiques mis en évidence par l'AFC de la matrice 17 stations X 41 espèces dans le plan principal (1x2).

Groupe I		Groupe II		Groupe III	
Codes	Noms scientifiques	Codes	Noms scientifiques	Codes	Noms scientifiques
BRLA	<i>Brachiaria lata</i>	AEIN	<i>Aeschynomene indica</i>	AEJA	<i>Aerva javanica</i>
CAOB	<i>Cassia obtusifolia</i>	ALSE	<i>Alternanthera sessilis</i>	CAIT	<i>Cassia italica</i>
CHPR	<i>Chloris prierii</i>	BRDE	<i>Brachiaria deflexa</i>	CIDI	<i>Ctenfuegosia digitata</i>
DAAE	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	CYIR	<i>Cyperus iria</i>	CYCU	<i>Cyperus cuspidatus</i>
DIGA	<i>Digitaria gayana</i>	DIAN	<i>Dicanthium annulatum</i>	CYHA	<i>Cyperus haspan</i>
ERTE	<i>Eragrostis tenella</i>	ECCO	<i>Echinochloa colona</i>	HEBA	<i>Heliotropium bacciferum</i>
FIHI	<i>Fimbristylis hispidula</i>	ELSP	<i>Elytrophorus spicatus</i>	IPAS	<i>Ipomea asarifolia</i>
INTI	<i>Indigofera tinctoria</i>	ERAC	<i>Eriochloa acrotricha</i>	PAAN	<i>Pandiaka angustifolia</i>
MEPI	<i>Merremia pinnata</i>	ERPI	<i>Eragrostis pilosa</i>	PASU	<i>Panicum subalbidum</i>
PEPE	<i>Pennisetum pedicellatum</i>	ERTR	<i>Eragrostis tremula</i>	PHAM	<i>Phyllanthus amarus</i>
SEPA	<i>Setaria pallide-fusca</i>	HEAT	<i>Heleocharis atropurpurea</i>		
ZOGL	<i>Zornia glochidiata</i>	INOB	<i>Indigofera oblongifolia</i>		
		INSE	<i>Indigofera senegalensis</i>		
		LUSE	<i>Ludwigia senegalensis</i>		
		PALA	<i>Panicum laetum</i>		
		PHAN	<i>Physalis angulata</i>		
		SCGR	<i>Schoenefeldia gracilis</i>		
		SCJA	<i>Scirpus jacobii</i>		
		SPVE	<i>Spermacoce verticillata</i>		

Sur l'axe 1, le groupe I en abscisses négatives s'oppose aux groupes II et III en abscisses positives. L'axe 2 oppose le groupe II en ordonnées négatives et le groupe III en ordonnées positives.

La comparaison de la carte factorielle des espèces avec celle des relevés permet de noter que les espèces des groupes II et III sont caractéristiques des stations à *Indigofera oblongifolia*. Parmi elles, le groupe III semble davantage lié à la station 11 alors que le groupe II est surtout associé aux autres stations relatives à *Indigofera oblongifolia* (12, 13, 14, 15, 16 et 17). Les espèces du groupe I sont caractéristiques des stations occupées par *Indigofera tinctoria*.

### 3.2.2. L'analyse des données écologiques par analyse en composantes principales (ACP)

Les axes 1 et 2 définis par les analyses en composantes principales expliquent plus de 70 % (environ  $\frac{3}{4}$ ) de la variabilité totale quel que soit l'horizon considéré (tableau 5). Même si le taux d'inertie absorbé par les axes 1 et 2 est plus élevé pour l'horizon 10-30 cm (73,3%), les différences entre horizons apparaissent négligeables.

Tableau 5 : Variance des données expliquée par les axes 1 et 2 des ACP (Stations x Variables) des trois horizons.

Horizons (cm)	Axe 1 (%)	Axe 2 (%)	Cumul (%)
0-10	45,7	24,8	70,5
10-30	47,6	25,7	73,3
30-50	43,1	28,5	71,6

La figure 11 représente les cartes factorielles des relevés (A) et des variables pédologiques (B) dans le plan principal (1 x 2) pour l'horizon 0-10 cm.

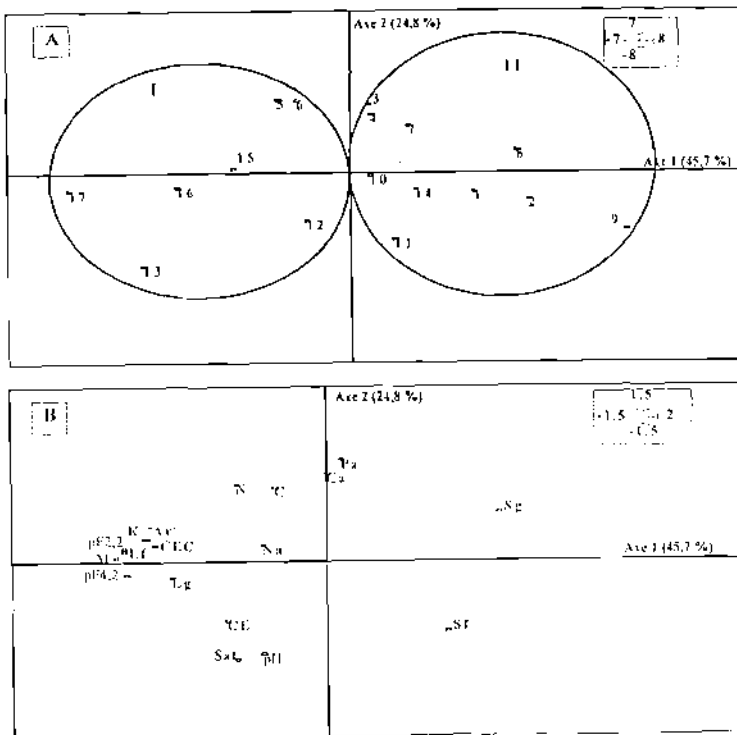


Figure 11: ACP de la matrice 17 stations x 18 variables pour l'horizon 10-30 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des variables (B) dans le plan factoriel 1-2.

Il apparaît que le long du premier axe, deux groupes de stations se distinguent nettement. Le premier groupe se positionne en abscisses négatives et se compose essentiellement de stations relatives à *Indigofera oblongifolia* (12, 13, 15, 16, 17) auxquelles s'ajoutent deux stations à *Indigofera tinctoria* (5 et 6). Le deuxième groupe se situe en abscisses positives et comprend principalement des stations relatives à *Indigofera tinctoria* (1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10) auxquelles s'associent les stations 11 et 14 se rapportant à *Indigofera oblongifolia*. Les stations qui forment le premier groupe représentent des sols riches en particules fines (limons et argiles), une teneur élevée en magnésium et en potassium. De même la capacité d'échange cationique ainsi que le taux d'humidité à la capacité au champ ( $pF_{2,2}$ ) ou au point de flétrissement permanent ( $pF_{4,2}$ ) sont élevés. Les sols du groupe II sont riches en éléments grossiers (sables fins et grossiers) avec des teneurs relativement élevées en carbone total et azote total. L'axe 1 semble refléter un gradient granulométrique.

Sur l'axe 2, les stations (3, 4, 5, 6, 7 et 8) à *Indigofera tinctoria* qui sont riches en phosphore assimilable et en calcium et qui présentent un pH faible s'opposent aux autres stations (1, 2, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 16 et 17) : pH plus élevé, faible en phosphore assimilable. Cet axe 2 exprimerait donc un gradient de teneur en phosphore assimilable et de pH.(acidophosphore).

Les figures 12 et 13 indiquent les cartes factorielles des relevés (A) et des variables pédologiques (B) respectivement pour les horizons 10-30 cm et 30-50 cm.

Quel que soit l'axe considéré, les tendances observées se rapprochent de celles notées pour le premier horizon (0-10 cm). Les axes 1 et 2 conservent donc la même signification.

Cependant, on note une inversion de l'axe 2 pour le deuxième horizon (figure 12) et de l'axe 1 pour le troisième horizon (figure 13). En plus, pour ce dernier horizon, le nuage de points apparaît moins structuré sur l'axe 1. Ainsi, le groupe I apparaît plus hétérogène puisqu'il se compose de 4 stations à *Indigofera oblongifolia* et 5 stations à *Indigofera tinctoria*.

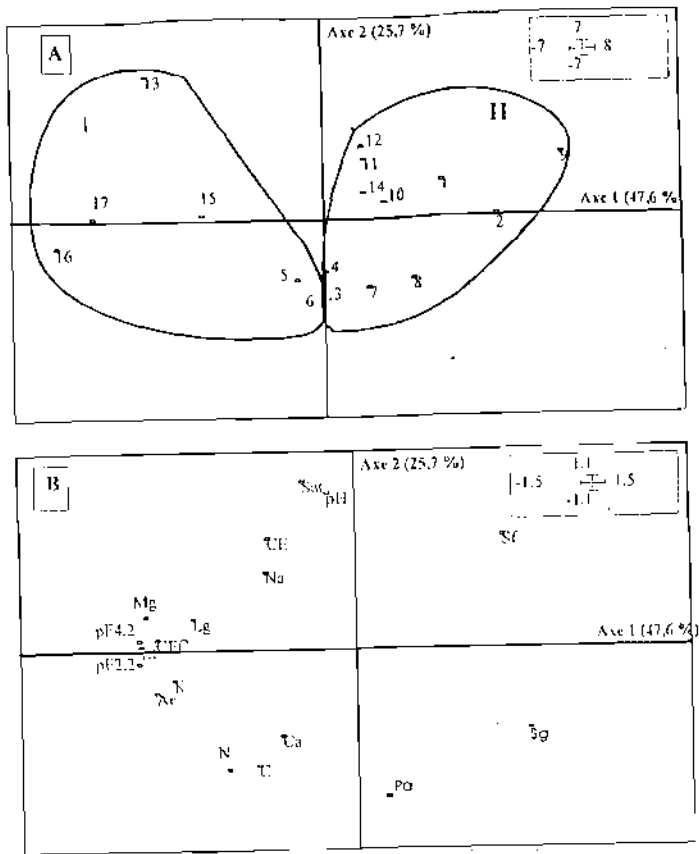


Figure 12: ACP de la matrice 17 stations x 18 variables pour l'horizon 10-30 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des variables (B) dans le plan factoriel 1-2.

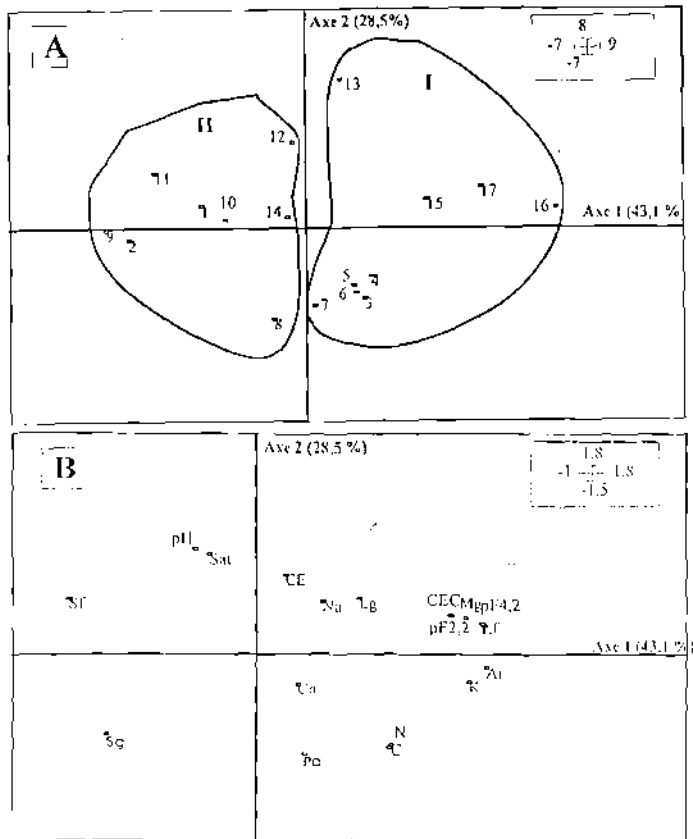


Figure 13: ACP de la matrice 17 stations x 18 variables pour l'horizon 30-50 cm. Cartes factorielles des stations (A) et des variables (B) dans le plan factoriel 1-2.

### 3.2.3. Les déterminants écologiques des données floristiques : l'analyse de co-Inertie

Les résultats des ACP effectuées sur les données pédologiques sont similaires quel que soit l'horizon considéré. En conséquence, nous nous sommes contenté du premier horizon (0-10 cm) pour rechercher à l'aide d'une analyse de Co-Inertie les relations existant entre les données floristiques et les variables du milieu.

L'analyse de Co-Inertie a permis de mieux cerner les relations qui existent entre ces deux types de variables. Elle a surtout permis de mieux structurer les nuages de points (Figure 14). De ce fait, le taux d'inertie total (86 %) absorbé par les axes 1 et 2 apparaît plus élevé comparé aux traitements antérieurs (AFC : 46,3 % ; et ACP : 70,5 %).

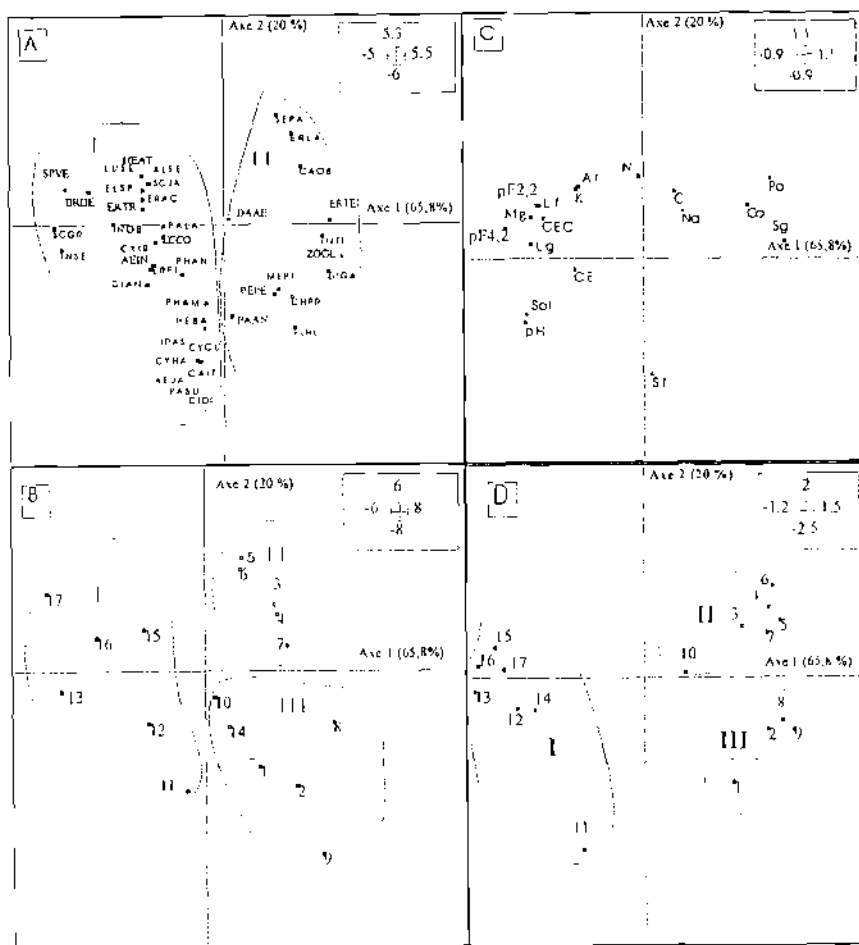


Figure 14: Analyse de Co-Inertie des tableaux floristique (17 stations x 41 espèces) et écologique (17 stations x 18 variables). Cartes factorielles des espèces (A), des stations (A et D) et des variables (C) dans le plan factoriel 1-2 (horizon 0-10 cm).

L'axe 1 sépare nettement les stations du groupe I (11, 12, 13, 15, 16, 17) relatives à *Indigofera oblongifolia* en abscisses négatives de celles des groupes II (3, 4, 5, 6, 7) et III (1, 2, 8, 9) relatives à *Indigofera tinctoria*, en abscisses positives (figures 14B et 14D).

Les stations occupées par *Indigofera oblongifolia* sont bien corrélées aux variables suivantes : taux d'argiles, limons fins, limons grossiers,  $pF_{2,2}$  et  $pF_{4,2}$ , conductivité électrique, capacité d'échange cationique, taux de saturation et pH (figure 14C). *Indigofera oblongifolia* y est associée aux espèces du groupe I (figure 14A) dont la plupart sont indicatrices de sols lourds humides : *Echinochloa colona*, *Echinochloa stagnina*, *Panicum laetum*, *Sporobolus robustus*, *Sporobolus helvolus*, *Dicanthium annulatum*, *Brachiara deflexa*, *Oryza barthii* (Poaceae), *Cyperus macrostachys*, *Cyperus iria*, *Scirpus maritimus*, *Heleocharis atropurpurea* (Cyperaceae), *Aeschynomene indica* (Fabaceae), *Spermacoce verticillata* (Rubiaceae).

Les stations relatives à *Indigofera tinctoria* sont bien corrélées aux variables pédologiques suivantes : taux de sables fins, taux de sables grossiers, teneur en phosphore assimilable et en calcium (figure 14C). Au plan floristique, ces milieux sont associés aux espèces du groupe II (figure 14A). Dans ce groupe, on note une forte présence d'espèces communes sur les sols sableux : *Indigofera aspera*, *Indigofera pilosa*, *Indigofera colutea*, *Indigofera astragalina*, *Zornia glochidiata*, *Crotalaria podocarpa*, *Rothia hirsuta*, *Tephrosia purpurea* (Fabaceae), *Cassia mimosoides* (Caesalpinaceae), *Ipomea vagans*, *Ipomea eriocarpa*, *Ipomea pes-tigridis*, *Merremia tridentata* (Convolvulaceae), *Mitracarpus scaber* (Rubiaceae), *Cleome gynandra* (Capparidaceae), *Polycarpea corymbosa* (Caryophyllaceae), *Gisekia pharnacioides* (Molluginaceae). On note aussi dans ce groupe des rudérales : *Cassia obtusifolia*, *Cassia occidentalis* (Caesalpinaceae), *Trianthema portulacastrum* (Aizoaceae) et *Amaranthus graecizans* (Amaranthaceae).

La station 14 relative à *Indigofera oblongifolia* est plus proche au plan floristique des stations relatives à *Indigofera tinctoria*.

L'axe 1 traduit donc un gradient de texture. Il sépare les milieux caractérisés par des sols à texture fine de ceux dont la texture est grossière.

L'axe 2 scinde nettement l'ensemble des stations relatives à *Indigofera tinctoria* en deux groupes : le groupe III constitué des stations (1, 2, 8, 9) positionnées en ordonnées négatives et qui sont caractérisées par des teneurs en phosphore assimilable plus faibles et le groupe II composé des stations (3, 4, 5, 6, 7) situées en ordonnées positives et qui présentent des teneurs en phosphore assimilable plus élevées. La station 10 dont la teneur en phosphore assimilable est la plus faible parmi les stations relatives à *Indigofera tinctoria*



occupe une position intermédiaire. L'axe 2 peut donc être considéré comme un gradient de phosphore assimilable.

### 3.4. Discussion

Cette étude a permis de montrer que les deux espèces d'*Indigofera* occupent des sols contrastés. *Indigofera oblongifolia* colonise préférentiellement les sols limono-argileux à pH neutre. Ceux-ci sont aussi caractérisés par une capacité d'échange cationique élevée (9,7 méq %), un taux de saturation et des  $pF_{2,2}$  et  $pF_{4,2}$  élevés. Les propriétés chimiques sont relativement médiocres : carbone total (0,6 %), azote total (0,06 %) et phosphore assimilable (23 ppm). La présence d'un cortège floristique fortement marqué par des *Cyperaceae* des sols suggère que la présence de vertisols. Nos résultats confirment les observations de Naegele (1977) en ce qui concerne la forte représentation de la fraction argileuse dans les sols où cette espèce se rencontre. Cependant ils sont plutôt contradictoires pour ce qui concerne la capacité de cette espèce à supporter une submersion temporaire. En effet, Neägele (1977) rapporte que *Indigofera oblongifolia* ne supporte pas la submersion même temporaire.

*Indigofera tinctoria* occupe surtout les sols limono-sableux, moyennement acides. La capacité d'échange cationique (6,8 méq %), le taux de saturation (68 %) et les  $pF_{2,2}$  et  $pF_{4,2}$  sont relativement bas. Les taux de carbone total (0,7 %), azote total (0,06 %) restent faibles alors que la teneur en phosphore assimilable (488 ppm) apparaît forte. Cette valeur extrême est due aux stations du secteur de Lam-lam dans la région de Thiès qui sont riches en phosphates. Le fait que *Indigofera tinctoria* soit associée pour l'essentiel à des espèces communes aux milieux sableux et des rudérales conforte nos résultats. Ceux-ci corroborent les observations de Berhaut (1976) qui révèlent que l'espèce se rencontre aux environs des villages.

Compte tenu du rôle prépondérant des propriétés physiques des sols sur leur aptitude à emmagasiner l'eau et à la rendre disponible pour les plantes, il est évident que la contrainte hydrique va s'exprimer de façon différente pour les deux espèces.

Les sols argileux retiennent mieux l'eau que les sols sableux (filtrants) et présentent donc une réserve d'eau qui peut être importante. Cependant selon Rognon (1996), au Sahel, les sols sableux perméables et meubles sont favorables à une pénétration profonde des

racines. Ils présentent plus d'avantage pour les plantes que les argileux qui retiennent très fortement l'eau. Cet auteur indique que l'extraction de l'eau est possible pour une teneur en eau de 2,5 à 3 % dans les sables alors qu'elle s'arrête dès 20 % dans les argiles. Tout ceci nous fait penser que même si *Indigofera oblongifolia* doit subir moins de contrainte hydrique que *Indigofera tinctoria* pendant la saison humide, pendant la phase de dessèchement, elle devrait faire face à des contraintes hydriques stationnelles plus fortes.

## **TROISIEME PARTIE : REPONSES ADAPTATIVES DES DEUX ESPECES A LA CONTRAINTE HYDRIQUE**

L'utilisation des légumineuses en réhabilitation ne peut être faite uniquement sur la base d'une connaissance de leur écologie mais aussi une connaissance de leur comportement intrinsèque vis-à-vis de la contrainte hydrique, principal facteur limitant de la dynamique des taxons au Sahel. Cette troisième partie de notre travail qui répond à cette nécessité aborde ainsi les relations plante/eau chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* par une approche globale prenant en compte l'ensemble des stades de développement (germination, plantule et population adulte). Cette étude s'avère importante pour mieux cerner les performances de ces espèces et leurs possibilités d'utilisation en réhabilitation.

## CHAPITRE 4 : REPONSES ADAPTATIVES DES DEUX ESPECES D'*INDIGOFERA* AU COURS DE LA PHASE D'ETABLISSEMENT

En zone sahélienne, le caractère erratique des conditions pluviométriques fait de l'établissement (germination et premiers stades de développement) une phase critique du cycle de vie des plantes. En particulier, les précipitations par leur faiblesse et leur forte variabilité spatio-temporelle constituent la principale contrainte à l'établissement des plantes (Grouzis, 1992).

Cependant, peu de travaux font mention en zone sahélienne de l'influence du déficit hydrique sur cette phase déterminante de la reconstitution de la végétation. Les données expérimentales disponibles se sont plus focalisées sur la germination des plantes herbacées tandis que les observations relatives aux plantules sont quasi-inexistantes. Il ressort de ces travaux (Saint-Clair, 1980 ; Grouzis, 1992 ; Sy, 1995) que la tolérance à la contrainte hydrique varie selon les espèces en fonction de leurs adaptations particulières. En outre, il n'existe pas de relation particulière entre la tolérance à la sécheresse pendant la germination et les stades ultérieurs de croissance.

Ainsi, nous nous proposons dans ce chapitre, d'analyser et de comparer les réponses à la contrainte hydrique simulée au polyéthylène glycol 400 de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* non seulement au cours de la phase de germination, mais aussi au cours des premiers stades de développement. Les deux espèces occupant des conditions pédologiques contrastées : sols limono-argileux (texture fine) pour *Indigofera oblongifolia* et sols sableux (texture grossière) pour *Indigofera tinctoria* ; il est pensable qu'elles présentent des différences dans leurs réponses à la sécheresse. Ces différences pourront être mises en évidence par des mesures de l'effet de la contrainte hydrique sur la capacité et la vitesse de germination des graines d'une part et le taux de survie des plantules, la phytomasse produite et sa répartition dans la plante d'autre part. Ces résultats contribueront à une meilleure connaissance des modes d'installation de ces espèces en conditions marginales.

---

## 4.1. Germination

### 4.1.1. Quelques définitions

Les auteurs ne donnant pas toujours le même sens à certains termes relatifs à la germination, nous précisons que la terminologie utilisée dans ce travail est empruntée à Côme (1970) et Chaussat et Le Deunf (1975). Nous appellerons ainsi :

- germination : une graine est considérée comme germée lorsqu'elle a perforé les enveloppes séminales (Evenari, 1957) ;
- dormance : une graine est dite dormante lorsqu'elle est incapable de germer même morphologiquement mûre et placée dans des conditions favorables à la germination. La dormance est due soit à des facteurs externes à l'embryon, on parle dans ce cas de quiescence (ou d'inhibition de la germination) soit à des facteurs endogènes, c'est la dormance embryonnaire ou dormance réelle ;
- inhibition tégumentaire : elle correspond à une inhibition de la germination induite par les téguments ;
- post-maturation : c'est la maturation physiologique d'une graine morphologiquement mûre. Elle correspond à une levée de dormance embryonnaire ou une levée d'inhibition tégumentaire ;
- prétraitement : il s'agit de tout traitement appliqué à la graine pour lui permettre d'atteindre sa maturation physiologique ou post-maturation ;
- graine : c'est une semence qui représente l'étape finale de l'évolution de l'ovule fécondé.

### 4.1.2. Matériel et méthodes

#### 4.1.2.1. Conditions expérimentales

Des fruits secs en phase de dissémination de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* ont été collectés entre décembre 1994 et février 1995 sur les stations de Bokhol (département de Dagana, 16° 31' Nord et 15° 24' Ouest) et Lam-Lam (département de Thiès, 14° 52' Nord et 16° 52' Ouest). Ces fruits ont été décortiqués et le lot de graines obtenu a fait l'objet d'un tri. Ainsi, les graines cassées ou parasitées ont été éliminées. Les graines restantes ont ensuite été traitées à l'hexapoudre contenant 6 % d'hexachloro cyclohexane pour éviter l'attaque des insectes et conservées à la température ambiante du laboratoire (25 à 35° C).

Les essais de germination ont été conduits dans une étuve thermorégulée Liebherr de précision  $\pm 1^\circ \text{C}$  et à l'obscurité sauf lors du bref temps nécessaire au dénombrement des germinations. Ce comptage est effectué toutes les 24 heures. Les graines sont placées sur un papier filtre imbibé d'eau désionisée ou de solution de PEG 400 dans des boîtes de Pétri de 9 centimètres de diamètre. Au niveau de chaque traitement, 4 répétitions de 50 graines ont été effectuées pour tester l'homogénéité de l'essai qui dure 15 jours. En effet le maximum de germination est atteint généralement au cours de cette période.

Par ailleurs, notre objectif étant surtout d'étudier l'effet du déficit hydrique sur les stades d'établissement des espèces, nous avons tenté de travailler dans des conditions optimales. Nous avons ainsi recherché préalablement la température optimale de germination et la présence ou l'absence de dormance (inhibition de la germination ou dormance embryonnaire).

Pour ce qui concerne la lumière, nous n'avons pas étudié son effet sur la germination. Toutefois, de nombreux auteurs parmi lesquels on peut citer Miquel (1985) et Youmbi *et al.* (1994) ont montré que les semences tropicales germent mieux et plus vite sous ombrage. Aussi avons-nous conduit les essais à l'obscurité.

#### **4.1.2.2. Recherche de la température optimale de germination**

De nombreux travaux réalisés en zone sahélienne montrent que les températures au niveau des couches superficielles du sol (10 premiers centimètres) varient de 25 à 42° C (Grouzis, 1992). Pour cette raison, nous avons retenu les 5 températures constantes suivantes : 20°, 25°, 30°, 35° et 40° C. La quantité d'eau adjointe aux boîtes de Pétri est de 15 ml.

#### **4.1.2.3. Mise en évidence de l'inhibition tégumentaire**

Il existe une panoplie de prétraitements : ceux à action mécanique qui visent à diminuer la résistance des enveloppes à la pénétration de l'eau et d'autres à action physiologique telle que la chaleur sèche simulant l'action de l'augmentation de la température du sol sur les semences. Il n'est pas question dans ce travail de les passer toutes en revue.

Nous n'en retenons que quelques unes inspirées des travaux de Grouzis (1992) :

- témoin : aucun traitement (TE), germination dans l'eau désionisée ;
- scarification manuelle (SM) : petite entaille du tégument de la graine avec un scalpel sans léser l'embryon ;

- immersion dans l'eau à la température ambiante pendant 24 heures ( $E_{10}$ ) ;
- immersion dans l'eau bouillante et refroidissement pendant 24 heures ( $E_0$ ) ;
- immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 15 minutes ( $A_{15}$ ), 30 minutes ( $A_{30}$ ) et 60 minutes ( $A_{60}$ ).

Les semences sont ensuite abondamment rincées à l'eau désionisée, et immédiatement mises à germer à 30° C, dans 15 ml d'eau désionisée.

#### 4.1.2.4. Sécheresse simulée et germination

Quoique controversée (Lagerwerff et *al.*, 1961 cité par Slavik, 1975), la simulation de la sécheresse par le polyéthylène glycol (PEG) représente l'une des méthodes les plus utilisées pour étudier la résistance à la sécheresse des plantes aux stades d'établissement (Sharma, 1973 ; Saint-Clair, 1980 ; Coughenour et Delting, 1986 ; Grouzis, 1988 ; Palma *et al.*, 1995). Le PEG présente les avantages d'être inerte au point de vue métabolique et non fermentescible. En outre, il n'est ni consommé par les microorganismes, ni absorbé par les plantes. Toutefois, le PEG de poids moléculaire élevé peut être à l'origine de complications physiologiques plus complexes que l'effet de la sécheresse (Sharma, 1973). Tout cela fait que nous avons retenu le PEG 400 qui d'ailleurs a été utilisé avec succès par de nombreux auteurs (Saint-Clair, 1980 ; Grouzis, 1992 ; Sy, 1995) au Sahel.

Les gammes de concentrations en PEG suivantes, inspirées des travaux de Grouzis (1992), Sy (1995) ont été retenues : 0 %, 4 %, 7 %, 10 %, 12 %, 15 %, 17.5 % et 20 %. Les potentiels hydriques correspondant à ces différentes concentrations en PEG qui sont indiqués dans le tableau 6 ont été déterminés à l'aide d'un osmomètre Wescor 5500 VPO.

Tableau 6: Potentiel hydrique de la solution d'incubation à 30° C en fonction de la concentration en PEG 400.

Concentration en PEG 400 (%)	0	4	7	10	12	15	17.5	20
Potentiel hydrique (MPa)	-0.11	-0.29	-0.58	-0.81	-1.01	-1.38	-1.74	-2.07

Les essais ont été menés à la température optimale de 30° C. Les graines scarifiées mécaniquement sont mises à germer sur un papier filtre Whatman imbibé de 15 ml de solution de PEG 400 en boîte de Pétri.

Pour compenser l'évaporation et maintenir constant le potentiel hydrique dans les boîtes de Pétri, nous avons tenté de déterminer les quantités d'eau à additionner et la fréquence de cette opération en procédant à des essais à blanc. Pour chaque traitement, 4 boîtes renfermant 15 ml de solution de PEG 400 ont été placées dans l'étuve dans les conditions expérimentales déjà évoquées. Nous avons ensuite suivi la quantité d'eau évaporée dans les boîtes toutes les 24 heures et l'évolution du potentiel hydrique toutes les 48 heures pendant 10 jours. La quantité d'eau évaporée a été ainsi évaluée à 0.5 ml d'eau/jour. Cependant la baisse de potentiel hydrique dans les boîtes pour tous les traitements n'est notable qu'après 48 heures. Compte tenu de ces observations, nous avons ajouté toutes les 48 heures 1 ml d'eau dans toutes les boîtes.

#### 4.1.2.5. Expression des résultats

Côme (1970) fournit une synthèse bibliographique relativement exhaustive sur les diverses méthodes d'expression des résultats et d'analyse des données relatives à la germination. Le choix de l'une ou de l'autre méthode dépend de l'information recherchée. Notre étude consistant à comparer le comportement germinatif des espèces en condition de déficit hydrique et à définir leurs seuils de tolérance à ce facteur, les courbes, la capacité et la vitesse de germination nous paraissent suffisantes pour exprimer au mieux nos résultats :

- les courbes de germination sont tracées à partir des dénombrements quotidiens des semences germées. Elles représentent les taux de germination cumulés en fonction du temps ;
- la capacité de germination (%) correspond au pourcentage de semences qui germent dans des conditions données ;
- la vitesse ou énergie de germination peut être exprimée de plusieurs façons (Côme, 1970). Nous utilisons dans cette étude le taux de germination obtenu 2 jours après le semis, d'interprétation plus facile que le temps moyen de germination Kotowski (1926) ou le temps nécessaire pour atteindre 50 % de la germination.

Les pourcentages de germination relatifs à la capacité comme à la vitesse de germination ont subi la transformation angulaire suivant la formule :  $y(x) = 2 \cdot \arcsin(\sqrt{x/n})$  avec  $x$  : pourcentage de germination,  $n$  : nombre de graines par répétition (Dagnélie, 1980). Pour les valeurs extrêmes, la transformation est différente :  $y(0) = 1/4n$  et  $y(100) = 1 - (1/4n)$ . Les transformations permettent de conserver le cadre de l'analyse de la variance (Champely, 1997).



Les données ainsi transformées ont été soumises à des analyses de variance afin de tester les effets des facteurs étudiés (température, prétraitement, contrainte hydrique) sur la germination des semences des espèces étudiées. Le test de comparaison des moyennes de Newman-Keuls leur a été également appliqué afin de rechercher les groupes de traitements homogènes sur le plan statistique. Les traitements appartenant à un groupe homogène donné sont considérés comme non différents au seuil de 5 %. Ils sont repérés dans les tableaux de résultats par une même lettre.

Toutes ces analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel STATITCF mis au point par l'Institut Technique des Céréales et Fourages de France.

### 4.1.3. Résultats

#### 4.1.3.1. Effet de la Température

Les résultats de l'étude de l'influence de la température sur la germination sont consignés dans la figure 15 (A et B) et le tableau 7.

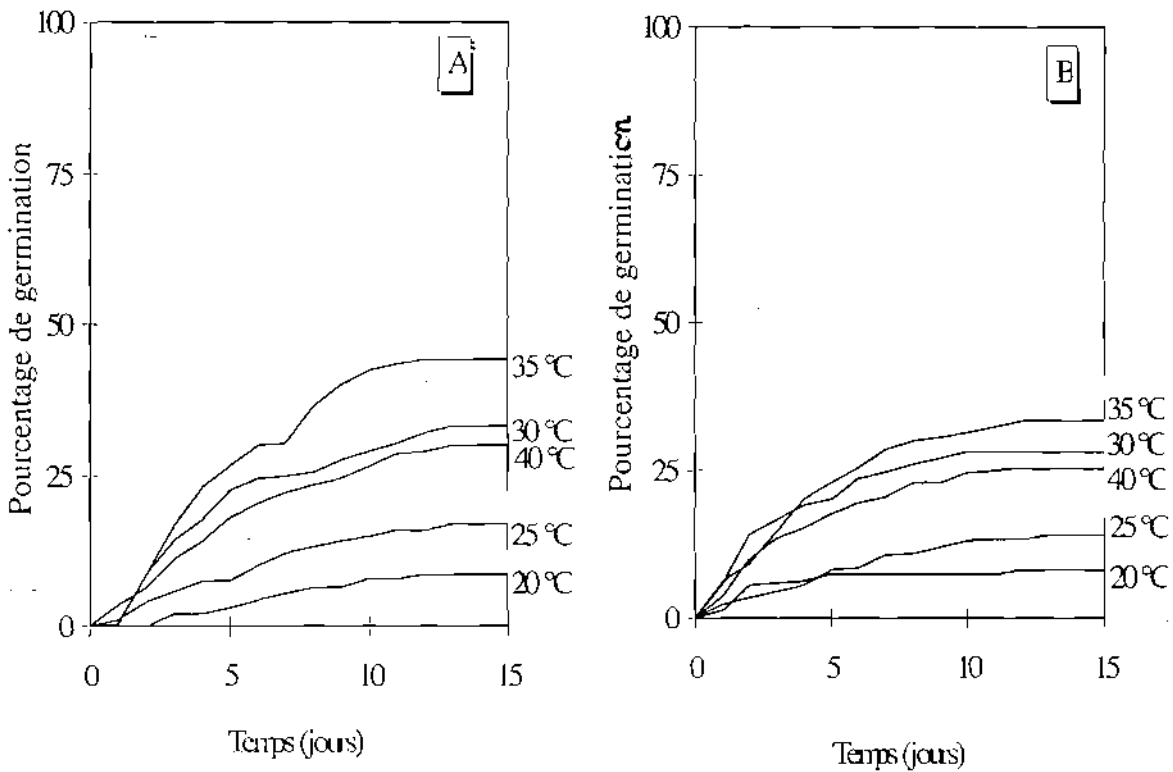


Figure 15: Evolution du pourcentage de germination en fonction du temps chez *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B) pour différentes températures.

Tableau 7 : Influence de la température sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Températures (° C)	Capacité de germination (%)		Vitesse de germination (%)	
	<i>Indigofera oblongifolia</i>	<i>Indigofera tinctoria</i>	<i>Indigofera oblongifolia</i>	<i>Indigofera tinctoria</i>
20	8 <sup>f</sup>	8 <sup>f</sup>	4,50 <sup>cd</sup>	0 <sup>e</sup>
25	17 <sup>e</sup>	14 <sup>e</sup>	3,50 <sup>d</sup>	4 <sup>d</sup>
30	37 <sup>a</sup>	30 <sup>b</sup>	14 <sup>a</sup>	8,50 <sup>bc</sup>
35	38 <sup>a</sup>	31 <sup>b</sup>	9 <sup>b</sup>	8,50 <sup>bc</sup>
40	30 <sup>a</sup>	25 <sup>c</sup>	10 <sup>b</sup>	6,50 <sup>bcd</sup>

L'examen des courbes de germination (figure 15 : A et B) montre que le pourcentage de germination augmente avec la température jusqu'à 35° C qui semble être la température optimale.

Les résultats de l'analyse de variance appliquée aux caractéristiques des courbes de germination sont consignés dans le tableau 7. Il apparaît que l'effet de la température sur la capacité de germination est globalement positif. Les différences ne sont pas significatives entre les températures 30° C et 35° C pour une même espèce. Il en est de même entre espèces pour les températures 20° C et 25° C. Les capacités de germination qui ne dépassent pas 38 % chez *Indigofera oblongifolia* et 33 % chez *Indigofera tinctoria* aux températures optimales (30° C et 35° C) apparaissent relativement faibles.

L'effet de la température sur la vitesse de germination apparaît également significatif. La vitesse maximale de germination est atteinte pour toutes les espèces aux températures optimales. La vitesse de germination de *Indigofera oblongifolia* est significativement plus élevée que celle de *Indigofera tinctoria* entre les températures 20 et 25° C. Pour les températures plus élevées (35° et 40° C), les différences ne sont pas significatives entre espèces.

#### 4.1.3.2. Effet des Prétraitements

La figure 16 (A et B) et le tableau 8 indiquent les résultats relatifs à l'analyse de l'influence du prétraitement sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* à 30°C.

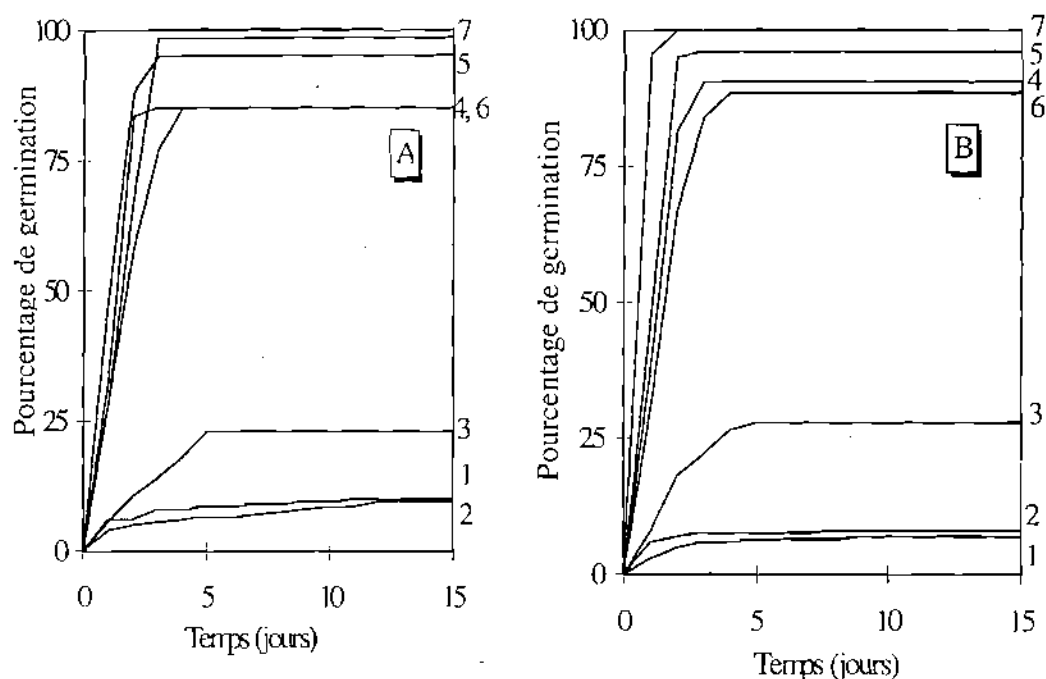


Figure 16: Evolution du pourcentage de germination en fonction du temps, à 30°C, chez *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B) pour différents prétraitements (1 : témoin ; 2 : immersion dans l'eau à la température ambiante ; 3 : immersion dans l'eau bouillante ; 4 : immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 15 mn ; 5 : immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 30 mn ; 6 : immersion dans l'acide sulfurique 90 % pendant 60 mn ; 7 : scarification manuelle).

Tableau 8: Influence du prétraitement sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* à 30° C. Avec TE: témoin ; E<sub>ta</sub> : immersion dans l'eau à la température ambiante pendant 24 heure ; E<sub>b</sub> : immersion dans l'eau bouillante et refroidissement pendant 24 heures ; A<sub>15</sub> : immersion dans l'acide sulfurique 90% pendant 15 minutes ; A<sub>30</sub> : pendant 30 minutes ; A<sub>60</sub> : pendant 60 minutes ; SM : scarification manuelle.

Prétraitements	Capacité de germination (%)		Vitesse de germination (%)	
	<i>Indigofera oblongifolia</i>	<i>Indigofera tinctoria</i>	<i>Indigofera oblongifolia</i>	<i>Indigofera tinctoria</i>
TE	10 <sup>i</sup>	7 <sup>s</sup>	6 <sup>i</sup>	5 <sup>i</sup>
E <sub>ta</sub>	9 <sup>s</sup>	7 <sup>s</sup>	5 <sup>i</sup>	7 <sup>hi</sup>
E <sub>b</sub>	23 <sup>i</sup>	28 <sup>c</sup>	10 <sup>h</sup>	18 <sup>s</sup>
A <sub>15</sub>	85 <sup>d</sup>	90 <sup>c</sup>	83 <sup>d</sup>	81 <sup>d</sup>
A <sub>30</sub>	95 <sup>b</sup>	90 <sup>c</sup>	88 <sup>c</sup>	95 <sup>b</sup>
A <sub>60</sub>	85 <sup>d</sup>	88 <sup>c</sup>	58 <sup>i</sup>	67 <sup>c</sup>
SM	98 <sup>a</sup>	100 <sup>a</sup>	67 <sup>c</sup>	100 <sup>a</sup>

Leur analyse permet de noter que tous les prétraitements appliqués aux graines permettent d'améliorer significativement leur capacité de germination à l'exception de l'immersion dans l'eau à la température ambiante pendant 24 heures. En ce qui concerne les traitements à l'acide sulfurique, la durée optimale d'immersion est de 30 minutes. La scarification manuelle donne les meilleures capacités de germination (98 % chez *Indigofera oblongifolia* et 100 % chez *Indigofera tinctoria*). Entre espèces, les différences ne sont significatives que pour les prétraitements suivants : ébullantage, immersion dans l'acide sulfurique

#### 4.1.3.3. Influence du déficit hydrique

L'examen des résultats relatif à l'effet du déficit hydrique sur les graines des espèces étudiées montre que l'abaissement du potentiel hydrique diminue la capacité de germination (figure 17 et tableau 9)

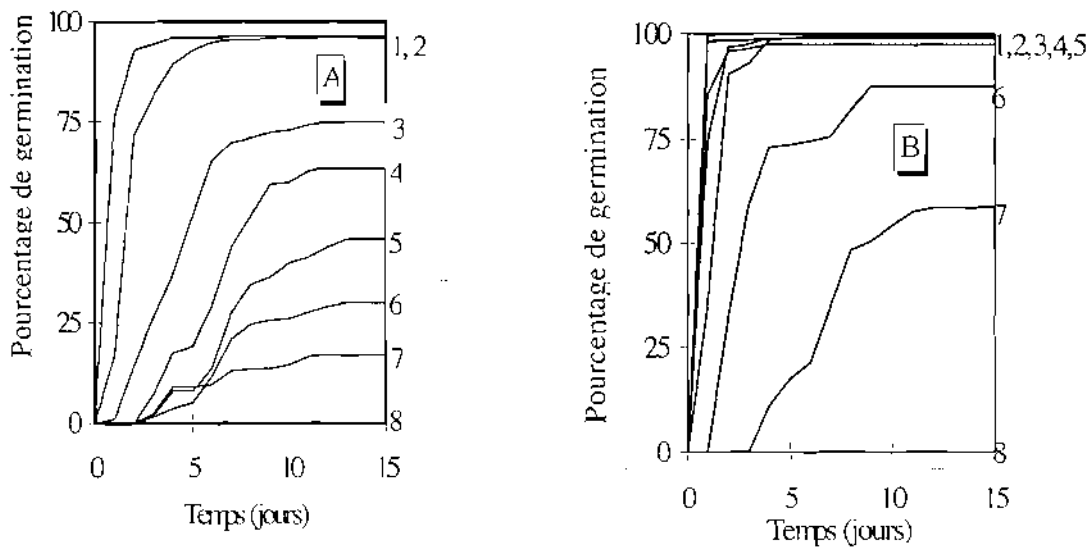


Figure 17: Evolution du pourcentage de germination en fonction du temps, à 30°C, chez *Indigofera oblongifera* (A) et *Indigofera tinctoria* (B) pour différents potentiels hydriques développés par le PEG 400 (1 : -0,11 MPa ; 2 : -0,29 MPa ; 3 : -0,58 MPa ; 4 : -0,81 MPa ; 5 : -1,01 MPa ; 6 : -1,38 MPa ; 7 : -1,74 MPa ; 8 : -2,07 MPa).

Tableau 9 : Influence du déficit hydrique sur simulé au PEG 400 sur la germination des graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* à 30°C.

Potentiel hydrique (MPa)	Capacité de germination		Vitesse de germination	
	<i>Indigofera oblongifolia</i>	<i>Indigofera tinctoria</i>	<i>Indigofera oblongifolia</i>	<i>Indigofera tinctoria</i>
-0,11	96 <sup>a</sup>	100 <sup>a</sup>	93 <sup>a</sup>	100 <sup>a</sup>
-0,29	96 <sup>a</sup>	99 <sup>a</sup>	72 <sup>b</sup>	98 <sup>a</sup>
-0,58	75 <sup>bc</sup>	97 <sup>a</sup>	14 <sup>d</sup>	96 <sup>a</sup>
-0,81	63 <sup>cd</sup>	95 <sup>a</sup>	0 <sup>e</sup>	97 <sup>a</sup>
-1,01	46 <sup>d</sup>	90 <sup>ab</sup>	0 <sup>e</sup>	90 <sup>a</sup>
-1,38	30 <sup>e</sup>	87 <sup>ab</sup>	0 <sup>e</sup>	32 <sup>c</sup>
-1,74	11 <sup>f</sup>	58 <sup>cd</sup>	0 <sup>e</sup>	0 <sup>e</sup>
-2,07	0 <sup>f</sup>	0 <sup>f</sup>	0 <sup>e</sup>	0 <sup>e</sup>

Chez *Indigofera oblongifolia* la capacité de germination passe de 96 % à -0,11 MPa à 11 % à -1,74 MPa et 0 % à -2,73 MPa. Les capacités obtenues à -0,11 MPa et -0,29 MPa ne sont pas significativement différentes. Il en est de même pour d'une part les potentiels hydriques -0,29 MPa et -0,58 MPa et d'autre part -1,74 MPa et -2,73 MPa. La valeur limite de potentiel hydrique permettant une germination des graines chez *Indigofera oblongifolia* semble donc être -1,74 MPa.

Chez *Indigofera tinctoria*, l'abaissement du potentiel hydrique ne réduit pas de façon significative la capacité de germination pour la gamme de potentiels hydriques situés entre -1,38 et -0,11 MPa. La diminution de la capacité de germination devient hautement significative à partir du potentiel hydrique -1,74 MPa. Au-delà de cette dernière valeur (seuil de tolérance), aucune germination ne se manifeste au bout de 15 jours.

Entre espèces, à l'exception des traitements -0,11 MPa, -0,29 MPa et -2,73 MPa, les autres diffèrent significativement. *Indigofera tinctoria* présente des capacités de germination plus élevées par rapport à *Indigofera oblongifolia* dès que le potentiel hydrique passe à des valeurs inférieures à -0,29 MPa. A -1,74 MPa, elle germe encore et sa capacité de germination est 5 fois plus élevée que celle de *Indigofera oblongifolia*.

#### 4.1.4. Discussion

##### 4.1.4.1. Température

Les réponses de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* sont identiques pour l'optimum de température (entre 30 et 35° C). Cet optimum est très voisin des températures moyennes mensuelles des régions d'origine des espèces qui sont respectivement Thiès et Dagana. Ainsi les températures moyennes mensuelles varient au cours de l'année entre 24 et

29° C à Thiès (Tine, 1994 ; Diouf, 1996) et entre 25 et 30° C à Dagana (Akpo *et al.*, 1995). Ces résultats confirment ceux déjà mentionnés par certains auteurs (Went, 1953 cité par Neffati *et al.*, 1991 ; Abulfatih, 1995) qui considèrent que la température optimale de germination d'une espèce correspond à la température moyenne nécessaire pour son développement. Par ailleurs, les résultats montrent que la température n'est généralement pas un facteur limitant de la germination au champ. En présence d'événements pluvieux et en l'absence de dormance, la germination devrait être possible quelle que soit la période de l'année. La valeur relativement élevée de l'optimum thermique obtenue pour les deux espèces coïncident avec les observations faites par de nombreux auteurs sur les semences de plantes tropicales de zones aride ou semi-aride. Grouzis (1992) rapporte pour quelques légumineuses herbacées et des graminées de la mare d'Oursi au Burkina Faso, une température optimale de germination située entre 35 et 40° C. Craufurd *et al.* (1996) indiquent que la température optimale de germination des graines de *Vigna unguiculata* est comprise entre 30 et 36° C. L'optimum thermique de germination des *Acacia* du sud ouest de l'Arabie Saoudite étudiées par Abulfatih (1995) est de 30° C. Pour le Safoutier (*Dacryodes edulis*), Youmbi *et al.* (1994) trouvent une température optimale de germination de 35° C.

La vitesse maximale de germination est obtenue pour les deux espèces aux températures optimales. Ce résultat est en accord avec les observations de Neffati *et al.* (1991) mais aussi de Sy (1995). L'incidence de la vitesse de germination sur l'aptitude des végétaux à l'installation en zone aride a été diversement appréciée. Selon Neffati *et al.* (1991), une vitesse de germination rapide notée chez les espèces qui ont un optimum thermique élevé leur permet d'échapper à la dessiccation rapide des horizons superficiels du sol pendant les périodes probables de germination. Ces mêmes auteurs considèrent la vitesse rapide de germination observée au niveau de l'espèce *Salsola vermiculata* comme une stratégie adaptative permettant à cette espèce de pallier la courte viabilité de ses semences. En tout état de cause, les auteurs (Grouzis, 1992 ; Neffati *et al.*, 1991), retiennent qu'une vitesse rapide de germination n'est bénéfique pour l'espèce que si elle est associée à une forte résistance des plantules au stress hydrique.

#### 4.1.4.2. Prétraitement

Les résultats relatifs à l'étude de l'effet des prétraitements sur les graines de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* permettent de conclure que les faibles taux de germination observés au cours des tests de température sont dus à l'imperméabilité des enveloppes séminales. L'inhibition tégumentaire qui se manifeste par une imperméabilité des téguments à

l'eau ou à l'oxygène est un phénomène courant chez les légumineuses. Elle est signalée par exemple chez des légumineuses de régions arides (Grouzis, 1992 ; Sy, 1995 ; Diallo *et al.*, 1996), semi-arides comme *Leucaena pulverulenta* (Owens *et al.*, 1995) ou humides telle que *Desmodium barbatum* (Siqueira et Valio, 1992). Toutefois, l'absence d'inhibition tégumentaire peut être rencontrée chez certaines légumineuses tropicales de zones sèches. Danthu *et al.* (1992) notent que les graines de *Acacia senegal* germent sans traitement (90 %) en cinq jours. Sy (1995) rapporte qu'en absence de traitement, les graines de *Cassia obtusifolia* germent à 95 %. Owens *et al.* (1995) signalent également que les graines de *Acacia berlandieri* ne sont pas dures. En zones semi-arides froides, l'absence d'inhibition tégumentaire a été observée par Perez-García *et al.* (1995) chez *Onobrychis peduncularis*, légumineuse endémique de la péninsule ibérique. Comme le soulignent Kramer et Kozlowski (1979), l'inhibition tégumentaire permet aux plantes des zones sèches de se maintenir même après plusieurs années de sécheresse ou lorsque leur production annuelle de graines est faible au sein de la communauté végétale. En outre, elle empêche les graines de germer en cas d'événements pluvieux isolés pendant la saison sèche (pluies de « heug »). Ces graines attendront la courte période humide pour germer maximisant ainsi les chances de survie des plantules.

L'inhibition tégumentaire est levée par les prétraitements tels que la scarification manuelle ou l'immersion dans l'acide sulfurique concentré pendant 15, 30 ou 60 minutes.

Les meilleurs résultats ont été obtenus avec la scarification manuelle. Ce résultat entre en parfait accord avec les observations effectuées par Sy (1995) sur sept légumineuses sahéliennes dont *Indigofera tinctoria* au Sénégal mais aussi par Catalan et Macchiavelli (1991) sur *Prosopis flexuosa* et *Prosopis alba* en Argentine. Quoique très laborieuse, la scarification manuelle est considérée comme la méthode permettant de se rapprocher le mieux du pouvoir germinatif d'un lot de graines (Cavanagh, 1975 cité par Sy, 1995).

L'efficacité de l'acide sulfurique pour lever l'inhibition tégumentaire chez les légumineuses est reconnue par de nombreux auteurs (Kramer et Kozlowski, 1979 ; Grouzis, 1992 ; Sy, 1995 ; Diallo *et al.*, 1996).

La durée optimale d'immersion dans l'acide sulfurique qui est de 30 minutes pour les deux espèces laisse supposer une dureté sensiblement identique des téguments. Nos espèces exigent une durée d'immersion identique à celles que proposent Sy (1995) pour quelques légumineuses herbacées sahéliennes au Sénégal. Siqueira et Valio (1992) pour *Desmodium barbatum* et enfin Dijk (1991) pour *Acacia auriculiformis*. Par contre les légumineuses herbacées (*Zornia glochidiata*, *Alysicarpus ovalifolius* et *Aeschynomene indica*) étudiées par

Grouzis (1992) au Burkina Faso nécessitent un temps d'immersion plus long, puisqu'elles germent encore après deux heures d'immersion dans l'acide.

L'immersion dans l'eau bouillante n'augmente que très peu la capacité de germination aussi bien chez *Indigofera oblongifolia* que chez *Indigofera tinctoria*. Ce résultat corrobore ceux de Sy (1995) et de Diallo *et al.* (1996). Il peut être lié à une grande sensibilité des espèces au réchauffement qui provoquerait la mort des embryons. En revanche l'absence d'amélioration de la capacité de germination après un trempage dans l'eau pendant 24 heures à la température ambiante semble être mise en relation avec une inhibition de la germination par manque d'oxygène.

#### 4.1.4.3. Contrainte hydrique

Les résultats relatifs à l'étude de l'effet de la contrainte hydrique sur la germination montrent que la capacité et la vitesse de germination diminuent avec l'abaissement du potentiel hydrique. De nombreux travaux réalisés dans des régions arides ou semi-arides mentionnent un résultat similaire aussi bien pour des plantes tropicales (Saint-Clair, 1980 ; Coughenour et Detling, 1986 ; Grouzis, 1992 ; Sy, 1995) que tempérées (Fady, 1992 ; Falleri, 1994 ; Bertiller *et al.*, 1996).

La valeur limite de potentiel hydrique nécessaire à la manifestation de la germination est de  $-2,07$  MPa. Ce seuil qui est inférieur à  $-1,6$  MPa, potentiel hydrique correspondant au PF4,2 (Neffati *et al.*, 1991) permet de conclure que *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* sont tolérantes au déficit hydrique au stade germination. Ce comportement est celui de la plupart des taxons des régions arides ou semi-arides. Des seuils similaires sont rapportés par Grouzis (1992) pour *Alysicarpus ovalifolius* et *Zornia glochidiata*, deux légumineuses sahéliennes ( $-2,17$  MPa), ainsi que par Fyfield et Gregory (1989) pour *Vigna radiata* ( $-2,2$  MPa). En revanche, d'autres auteurs tels que Sy (1995) ou Delachiave *et al.* (1994) mentionnent des seuils supérieurs à  $-2,07$  MPa respectivement pour quelques légumineuses sahéliennes dont *Indigofera tinctoria* ( $-1,8$  MPa) et *Stylosanthes guianensis* ( $-1,2$  MPa). Dans les régions froides, Fady (1992) trouve un seuil supérieur à celui de nos espèces de ( $-1,5$  MPa) pour *Abies cephalonica* alors que Blank *et al.* (1994) indiquent un seuil inférieur à celui de nos espèces ( $-3$  MPa) pour une *Chenopodiaceae* de l'Amérique du nord. Par ailleurs, le comportement de *Indigofera oblongifolia* vis-à-vis du déficit hydrique en phase de germination est très voisin de celui de *Acacia senegal*. En effet Palma *et al.* (1996) indiquent chez cette légumineuse, une capacité de germination de 70 %



sous un potentiel hydrique de  $-0,9$  MPa alors que nous trouvons un pourcentage de germination de 63 % pour *Indigofera oblongifolia* à  $-0,81$  MPa.

Sur le plan de la signification écologique, nos résultats sont en désaccord avec ceux obtenus par certains auteurs (Grouzis, 1992 ; Neffati *et al.*, 1991). Ces auteurs ont en effet mis en évidence une difficulté à mettre en relation la tolérance à la sécheresse au moment de la germination, avec l'écologie des espèces. *Indigofera oblongifolia* qui colonise préférentiellement les sols limono-argileux à réserve hydrique importante apparaît plus sensible au déficit hydrique que *Indigofera tinctoria* qui occupe davantage les sols sableux filtrants qui retiennent peu d'eau. Nous notons alors comme l'indiquent Fady (1992) et Briedé et McKell (1992), que la germination sur des milieux déficitaires peut être utilisée pour une sélection précoce de la résistance à la sécheresse ou un indice de tolérance à la sécheresse des plantes adultes (Sharma, 1973 ; Saint-Clair, 1980).

En tout état de cause, les auteurs (Grouzis, 1992 ; Neffati *et al.*, 1991) sont unanimes quant au fait que la faculté de germer à de bas potentiels hydriques représente un avantage ou un inconvénient selon les conditions qui succèdent la germination. Dans le cas de *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* qui s'avèrent tolérantes, elles seraient favorisées lorsque les conditions pluviométriques de germination sont limites et lorsque celles-ci sont suivies d'une bonne répartition temporelle des précipitations. Au contraire, lorsque des conditions limites de germination ne sont pas suivies d'événements pluvieux favorables à l'établissement des plantules, les taxons moins résistants au déficit hydrique sont favorisés. Ces derniers attendent qu'un certain seuil d'humidité soit atteint pour germer.

En ce qui concerne la relation qui pourrait exister entre la taille des graines et la tolérance aux contraintes hydriques en phase de germination, nous trouvons comme McGinnies (1960) mais contrairement à Kramer et Kozłowski (1979) et Neffati *et al.* (1991) que les graines de *Indigofera oblongifolia* plus petites sont plus sensibles à la sécheresse que les graines plus grosses de *Indigofera tinctoria*.

Par ailleurs, il faut souligner pour le cas de *Indigofera tinctoria* que nos résultats diffèrent de ceux obtenus par Sy (1995). Alors que nous notons un seuil de  $-2,07$  MPa pour cette espèce, cet auteur mentionne un potentiel limite de  $-1,8$  MPa. Plusieurs facteurs tels que l'origine et l'âge des graines, l'état phénologique au moment de la récolte pourraient être à l'origine de cet écart. Il faut ajouter que, les conditions d'observations ne sont pas rigoureusement identiques. Par exemple nos essais durent systématiquement 15 jours alors que Sy (1995) les arrête lorsqu'aucune graine ne germe plus pendant 3 jours.

## Conclusions

Les résultats des expériences sur l'effet de la contrainte hydrique sur la germination ont montré que les deux espèces sont tolérantes. Cette capacité de tolérance est en accord avec leur écologie.

Cependant, certains auteurs notent une absence de relation particulière entre la tolérance à la contrainte hydrique pendant la germination et pendant les stades ultérieurs de croissance. D'où une difficulté à relier l'aptitude des semences à tolérer la contrainte hydrique pendant la germination à l'écologie des espèces.

Aussi avons-nous jugé important de connaître les réponses à la contrainte hydrique des espèces au stade plantule et la relation avec leur écologie.

## 4.2. Plantules

Cette expérience a été conduite en conditions hydroponiques, très pratiques (L'Huillier, 1994), lorsqu'il s'agit de travailler sur le système racinaire en plus des parties aériennes.

### 4.2.1. Méthodes d'étude

#### 4.2.1.1. Dispositif expérimental (figure 18)

La figure 18 indique schématiquement le dispositif expérimental utilisé dans cette étude.

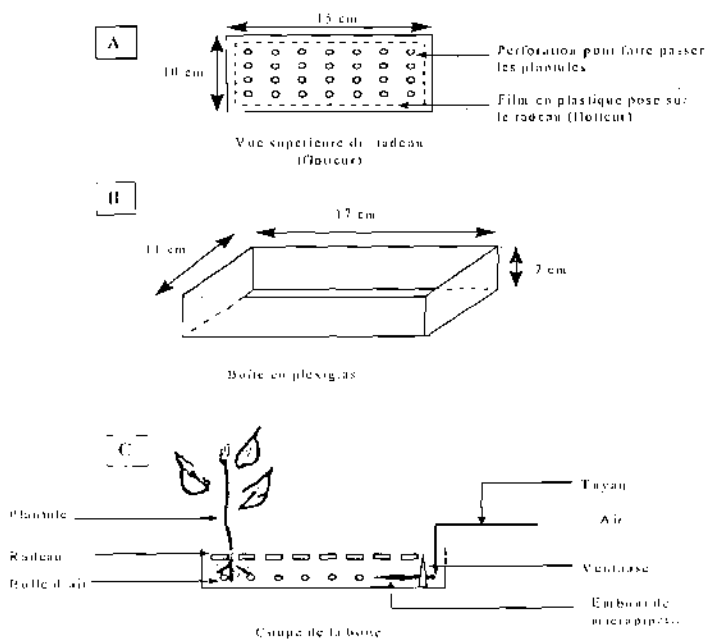


Figure 18: Schémas du dispositif expérimental.

Les graines sont trempées dans de l'acide sulfurique 95 % pendant 30 minutes pour lever l'inhibition tégumentaire. Après un rinçage abondant à l'eau distillée, elles sont mises à germer dans une étuve à 30° C pendant 48 heures sur de la gélose coulée dans des boîtes de Pétri hermétiquement fermées et renversées. Par géotropisme, on obtient ainsi des plantules avec des radicules quasi rectilignes. Ces plantules sont placées dans des trous faits sur des plaques en plastique (B) soutenues par un cadre rectangulaire en polystyrène, flotteur (C) à raison de 28 trous par plaque. Celles-ci sont posées à la surface du milieu de culture dans des bacs en plexiglas de 600 ml (A).

#### 4.2.1.2. Conditions nutritives

Le tableau 10 donne le détail de la solution de culture utilisée. Il s'agit d'une solution de Hoagland modifiée diluée 4 fois (Hoagland et Snyder, 1933 ; Hoagland et Arnon, 1938).

Tableau 10 : Composition de la solution nutritive de Hoagland modifiée, utilisée pour la culture hydroponique.

Produits ajoutés à la solution	Concentrations finales mg.l <sup>-1</sup>
<b>Macroéléments</b>	
KNO <sub>3</sub>	126
Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> 4H <sub>2</sub> O	295
MgSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	123
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	34
<b>Microéléments</b>	
MnCl <sub>2</sub> 2H <sub>2</sub> O	0,56
ZnSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	0,06
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	0,72
CuSO <sub>4</sub> 5H <sub>2</sub> O	0,02
H <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> II <sub>2</sub> O	0,03
FeSO <sub>4</sub> 7H <sub>2</sub> O	6,96
Na <sub>2</sub> EDTA 2H <sub>2</sub> O	9,31

Un trait a été fait sur chaque bac repérant le niveau du volume de la solution et des quantités de Hoagland diluée 4 fois ont été ajoutées tous les deux jours dans les bacs pour éviter les variations de potentiel dues à l'évaporation. Les plantules obtenues après prégermination croissent d'abord pendant 7 jours dans une solution nutritive de Hoagland

modifiée diluée 4 fois. Au huitième jour, elles sont mises en culture dans une solution osmotique composée de Hoagland diluée 4 fois et de PEG 400 pendant 12 jours. Les gammes de concentrations en PEG retenues sont les suivantes : 0 %, 2 %, 4 % et 6 %. Les valeurs de potentiel hydrique correspondant à ces différentes concentrations ont été obtenues grâce à un osmomètre Wescor 5500 (Tableau 11).

Tableau 11: Potentiel hydrique de la solution de culture à 30° C en fonction de la concentration en PEG 400.

Concentration en PEG 400 (%)	0	2	4	6
Potentiel hydrique (MPa)	-0,10	-0,18	-0,30	-0,62

L'aération des solutions est réalisée à l'aide d'une arrivée d'air comprimé assurant un débit de 200 litres /heure. Le bullage est assuré par un tube en polyéthylène fixé au fond du bac par des ventouses. Le pH des solutions est de 5,9. Il n'est pas modifié par les additions de PEG 400 et n'a pas varié notablement toute la durée de l'expérience (5,9 à 6,1).

#### 4.2.1.3. Echantillonnage

Pour chaque espèce, chaque traitement comporte 4 répétitions de 28 plantules chacune. La position des bacs dans l'étuve a été déterminée après une randomisation totale (figure 19).

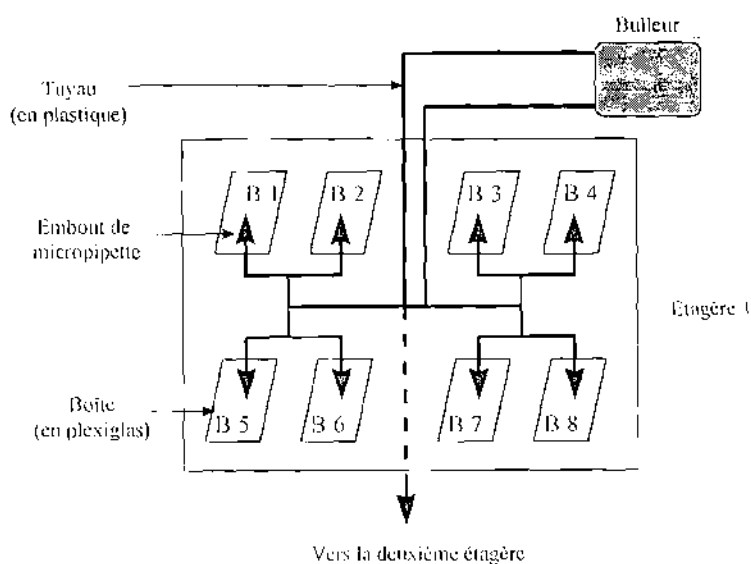


Figure 19 : Disposition des boîtes dans l'étuve (première étagère).

#### 4.2.1.4. Conditions climatiques

La figure 20 représente les variations des paramètres climatiques au cours d'un cycle complet de 24 heures (journée du 17 mars 1996). Il apparaît que les températures étaient de  $29 \pm 1$  °C le jour et de  $22 \pm 1$  °C la nuit, et l'humidité relative de  $58 \pm 2$  % le jour et de  $68 \pm 2$  % la nuit. La rampe de tubes fluorescents qui assurait l'éclairage, fournissait une énergie lumineuse de  $560 \pm 40$   $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  au niveau des plantes, pendant 14 heures par jour.

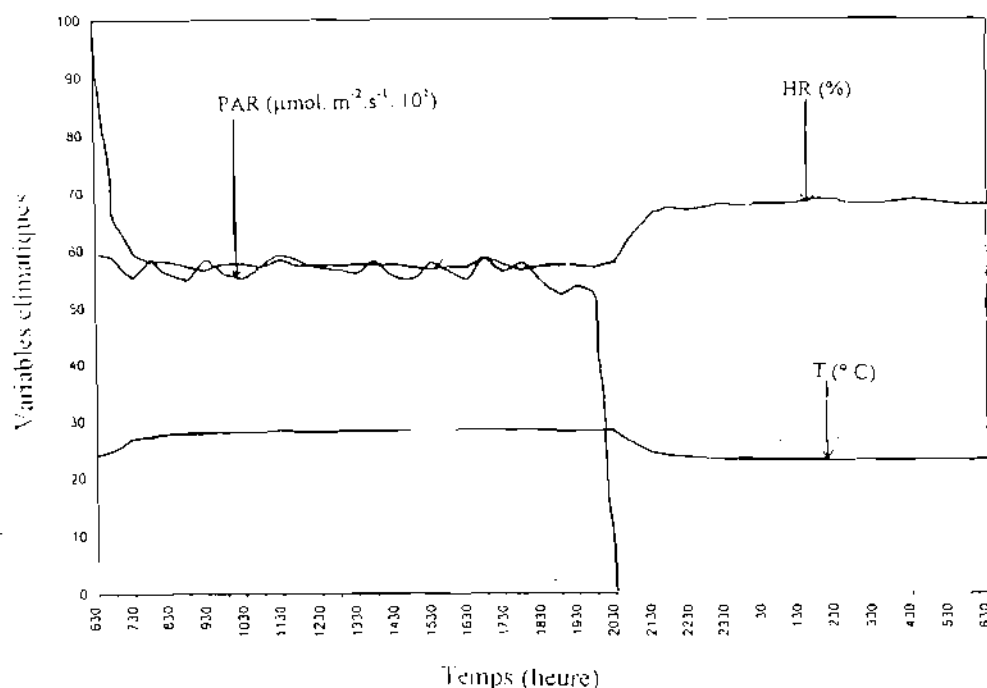


Figure 20: Variations des variables microclimatiques au cours d'un cycle journalier.

#### 4.2.1.5. Variables étudiées et traitement des données

Sept variables ont été prises en compte. Il s'agit du taux de survie, des poids de matière sèche totale (aérienne et racinaire), du rapport poids de matière sèche des racines sur poids de matière sèche aérienne (PMSR/PMSA), de la longueur racinaire totale et de la surface foliaire.

Après avoir relevé toutes les 24 heures les plantules mortes pendant toute la durée de l'expérience (21 jours), nous avons déterminé le taux de survie à partir de la formule suivante :  $\text{taux de survie (t)} = (n_t/N) \times 100$  où  $n_t$  représente le nombre de plantules vivantes au temps  $t$  et  $N$  le nombre initial de plantules. Une plantule est considérée comme morte lorsque toute la partie aérienne y compris le bourgeon apical s'est asséchée.

Le poids total de matière sèche, celui des parties aériennes et celui des racines ont été obtenus après séparation, rinçage et passage à l'étuve des fractions aériennes et souterraines à

85° Celsuis pendant 48 heures. Nous avons ensuite calculé le rapport PMSR/PMSA. Ces variables nous informent sur la façon dont les deux espèces modifient l'allocation des ressources entre les différents organes en conditions de sécheresse. Selon Mynhardt *et al.* (1994), cette caractéristique joue un rôle important dans le succès de l'établissement d'un taxon dans un habitat donné.

La surface foliaire a été mesurée avant le séchage à l'étuve à l'aide d'un planimètre Delta-T Device. De même, la longueur racinaire totale a été déterminée à l'aide du logiciel Delta-T Scan. Pour cela, nous avons d'abord photocopié les racines puis passées au scanner les images. Sur la base des fichiers établis au scanner, nous avons pu mesurer la longueur racinaire totale à l'aide de du logiciel Delta-T Scan.

Afin de pouvoir décrire l'effet de la contrainte hydrique sur les variables relatives à la phytomasse (poids de matière sèche totale, aérienne et racinaire, PMSR/PMSA) ou celles morphologiques (longueur racinaire totale, surface foliaire), nous avons d'abord ramené toutes nos mesures à l'individu moyen puis rapporté au témoin. Une analyse de variance a été effectuée à partir de ces données sur les facteurs traitement (quatre modalités) et espèces (deux modalités) à l'aide du logiciel Statview.

## 4.2.2. Résultats

### 4.2.2.1. Effet de la contrainte hydrique sur le taux de survie

L'analyse de variance à deux critères de classification (espèce et traitement) indique des différences hautement significatives ( $p < 0,0001$ ) aussi bien entre les espèces qu'entre les traitements (figure 21).

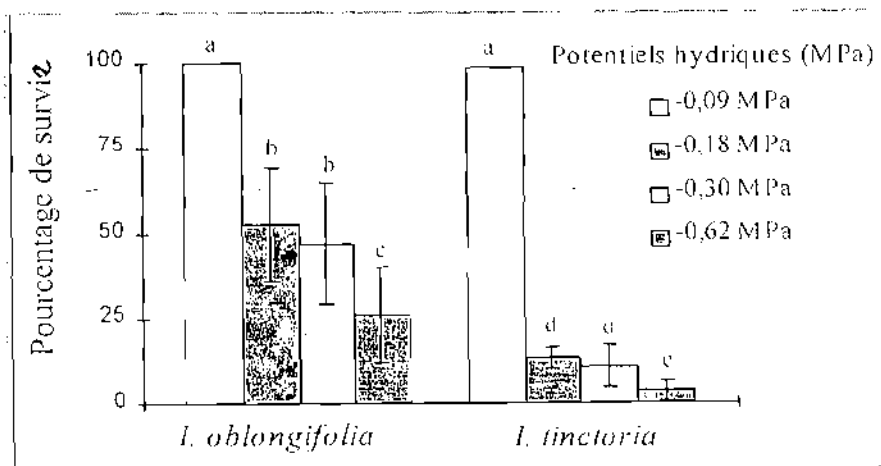


Figure 21: Variations du taux de survie des plantules en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

L'abaissement du potentiel hydrique entraîne une réduction du taux de survie des plantules. Les différences ne sont cependant pas significatives entre les traitements 2 (-0,18 MPa) et 3 (-0,30 MPa). Les plantules de *Indigofera tinctoria* semblent toutefois plus sensibles à la contrainte hydrique. En effet, quel que soit le traitement considéré, le taux de survie apparaît significativement plus faible chez cette dernière espèce. Par exemple, lorsque le potentiel hydrique passe de -0,09 à -0,18 MPa, 86 % des plantules de *Indigofera tinctoria* meurent alors que seulement 53 % des plantules de *Indigofera oblongifolia* disparaissent. Au niveau le plus élevé de déficit hydrique (traitement 4, -0,60 MPa), seulement 3 % des plantules ont survécu chez *Indigofera tinctoria* contre 26 % des plantules de *Indigofera oblongifolia*.

La figure 22 qui exprime les variations du taux de survie en fonction du temps confirme la plus grande sensibilité des plantules de *Indigofera tinctoria* à la contrainte hydrique.

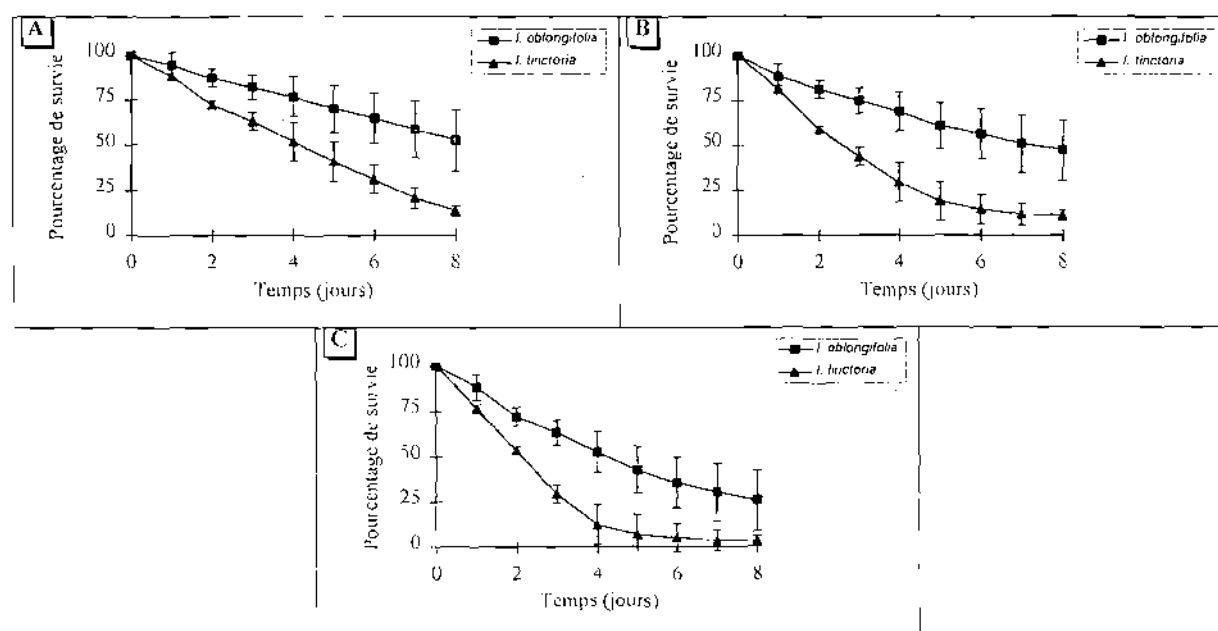


Figure 22 : Variations du taux de survie en fonction du temps pour différents potentiels hydriques (A : -0,18 MPa ; B : -0,30 MPa ; C : -0,62 MPa).

Il ressort de cette figure 22 que quel que soit le traitement considéré (-0,18 MPa ou -0,30 MPa ou encore -0,62 MPa), la vitesse de mortalité est plus élevée chez *Indigofera tinctoria*.

#### 4.2.2.2. Effet de la contrainte hydrique sur la phytomasse

La figure 23 indique les variations du poids de matière sèche aérienne (% par rapport au témoin) des plantules soumises à un gradient de stress hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

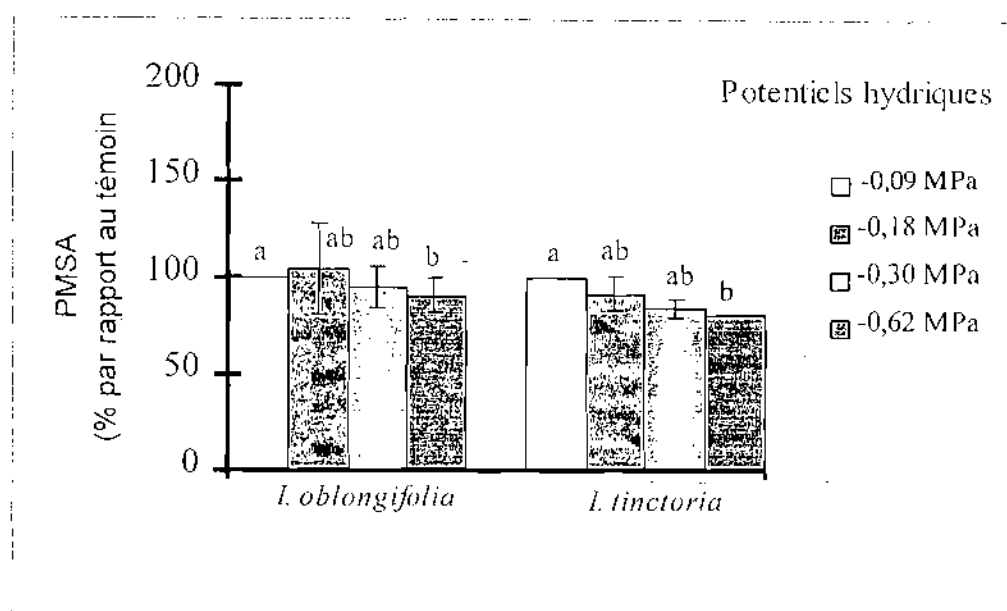


Figure 23 : Variations du poids de matière sèche aérienne de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Il apparaît que la diminution du potentiel hydrique ne provoque une réduction significative du poids de matière sèche aérienne par rapport au témoin qu'à partir du potentiel hydrique -0,62 MPa. Entre les traitements 2 (-0,18 MPa) et 3 (-0,30 MPa), les différences ne sont pas significatives. Il en est de même entre espèces.

Cependant, signalons une légère augmentation du poids de matière sèche aérienne qui apparaît chez *Indigofera oblongifolia* pour les faibles potentiels hydriques (-0,18 MPa). Ce phénomène n'est pas observé chez *Indigofera tinctoria*.

S'agissant de l'effet de la contrainte hydrique sur le poids de matière sèche des racines (figure 24), les résultats de l'analyse de variance montrent que les différences sont significatives entre traitements ( $p < 0,0216$ ) et entre espèces ( $p < 0,0005$ ).



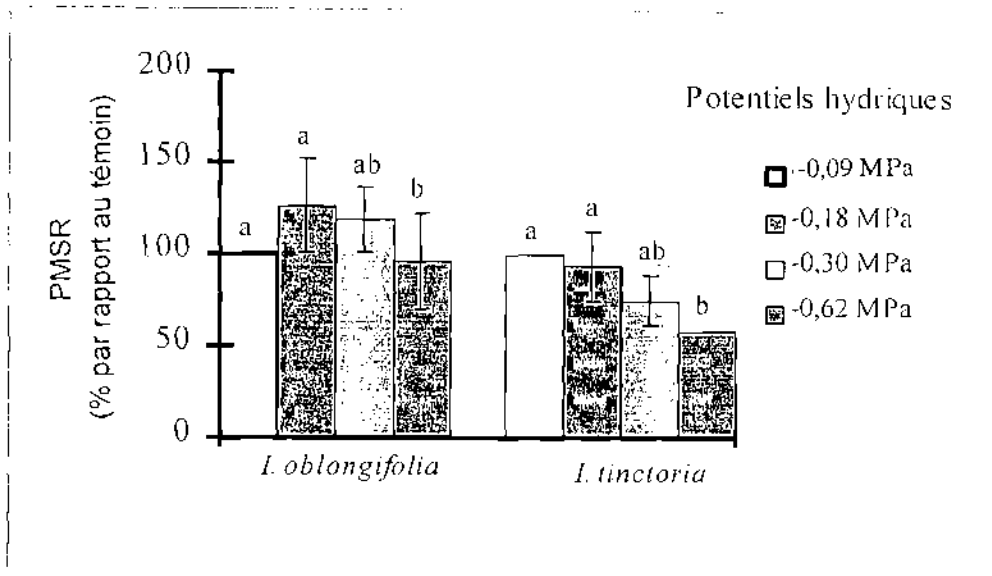


Figure 24 : Variations du poids de matière sèche racinaire de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Les trois premiers traitements (-0,09 ; -0,18 ; -0,30 MPa) ne présentent pas de différences significatives entre eux. Il en est de même pour les traitements 3 et 4 (-0,62 MPa). La figure 22 montre que les espèces présentent des réponses différentes à la contrainte hydrique pour le critère poids de matière sèche des racines. Alors que celle-ci, augmente chez *Indigofera oblongifolia* pour les potentiels inférieurs à -0,62 MPa, chez *Indigofera tinctoria*, elle diminue même pour les faibles niveaux de contrainte hydrique.

Pour ce qui concerne les variations du poids de matière sèche totale en fonction du déficit hydrique (figure 25), il apparaît que les tendances sont similaires à celles observées pour le poids de matière sèche des racines.

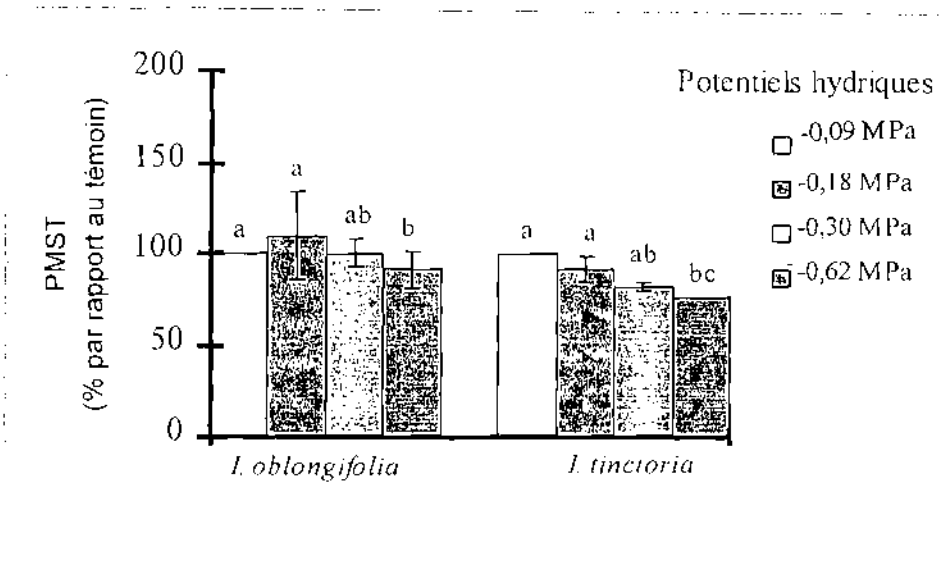


Figure 25: Variations du poids total de matière sèche de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

L'analyse de variance donne des différences significatives entre traitements ( $p < 0,0319$ ) de même qu'entre espèces ( $p < 0,0061$ ). Les traitements 1 et 2 ne sont pas significativement différents du traitement 4.

La figure 26 qui indique l'influence de la contrainte hydrique sur le ratio PMSR/PMSA révèle pour *Indigofera oblongifolia* une tendance similaire à celle notée pour le poids de matière sèche des racines.

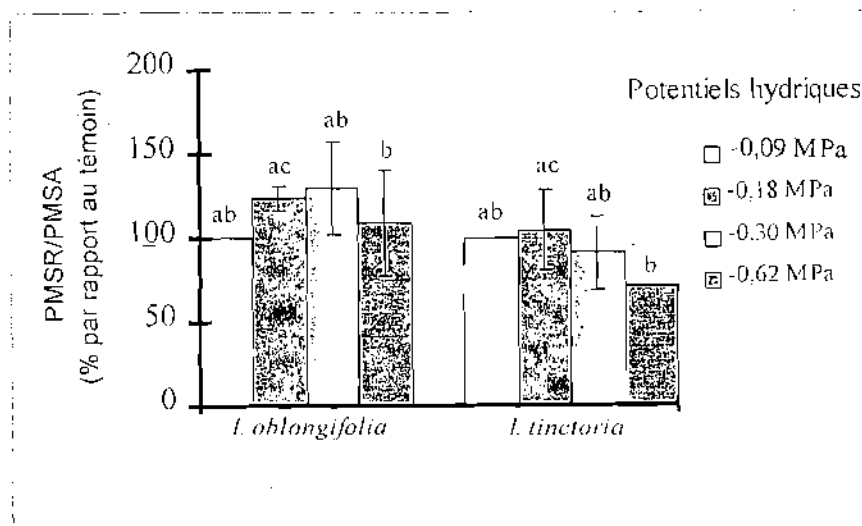


Figure 26 : Variations du rapport PMSR/PMSA de la plantule moyenne (exprimé en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Toutefois, la baisse de ce rapport intervient chez cette espèce pour un stress hydrique plus prononcé (-0,62 MPa) comparé au critère poids de matière sèche des racines (-0,30 MPa). Chez *Indigofera tinctoria*, une faible augmentation du rapport PMSR/PMSA est observée sous le potentiel -0,18 MPa. Mais lorsque le potentiel est inférieur à cette dernière valeur, ce rapport diminue. L'analyse de variance donne des différences significatives entre espèces ( $p < 0,0024$ ). Par contre, seuls les traitements 2 et 4 sont différents.

#### 4.2.2.3. Effet de la contrainte hydrique sur les variables morphologiques

La figure 27 traduit les variations de la surface foliaire en fonction du potentiel hydrique.

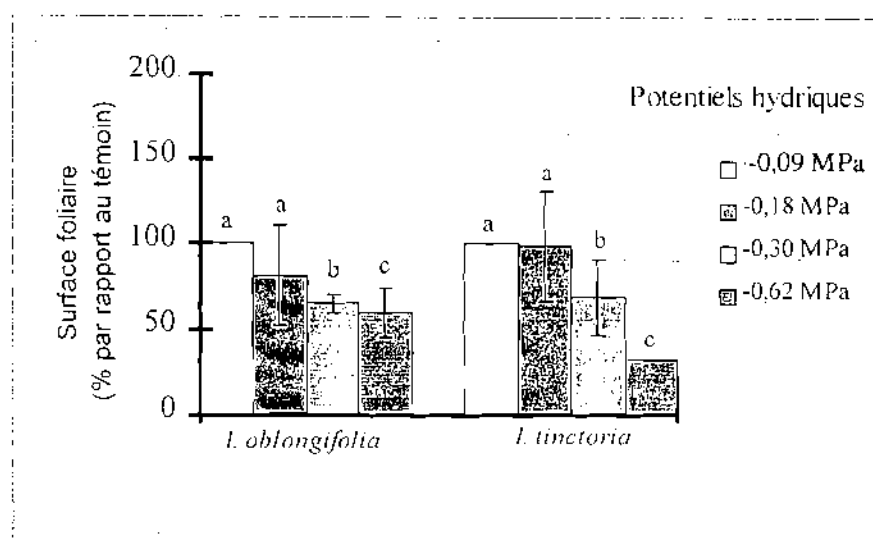


Figure 27 : Variations de la surface foliaire de la plantule moyenne (exprimée en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Les différences entre traitements sont significatives ( $p < 0,0001$ ) à l'exception des traitements 1 et 2. Entre espèces, les différences ne sont pas significatives. Les espèces répondent de façon similaire à la contrainte hydrique en réduisant leur surface foliaire. Toutefois, la réduction est beaucoup plus accentuée chez *Indigofera tinctoria* que chez *Indigofera oblongifolia*.

Concernant l'évolution du paramètre longueur racinaire totale en fonction de la contrainte hydrique (figure 28), les différences observées ne sont pas significatives entre traitements à l'exception de ceux 3 et 4.

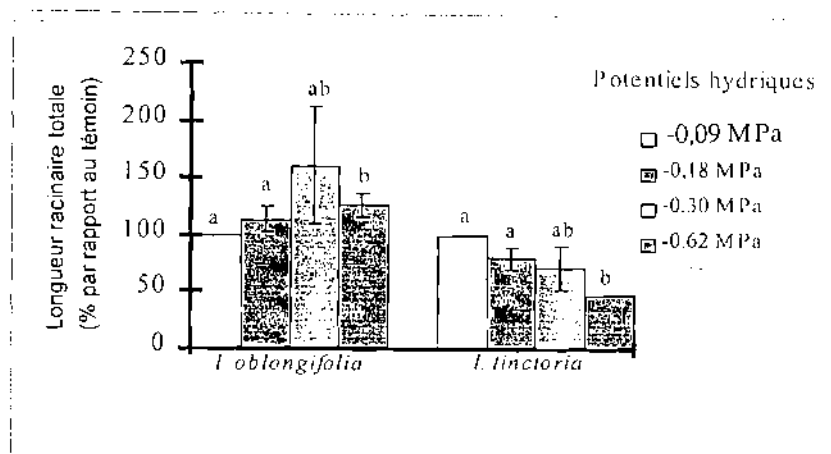


Figure 28 : Variations de la longueur racinaire totale de la plantule moyenne (exprimée en % par rapport au témoin) en fonction du potentiel hydrique chez *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*.

Par contre, les espèces présentent des différences hautement significatives ( $p < 0,0001$ ) entre elles. Les tendances notées pour ce paramètre longueur racinaire sont similaires à celles observées pour le ratio PMSR/PMSA de même que pour le poids de matière sèche des racines aussi bien chez *Indigofera oblongifolia* que chez *Indigofera tinctoria*.

#### 4.2.3. Discussion

Les résultats montrent que la contrainte hydrique entraîne une réduction du taux de survie des plantules aussi bien chez *Indigofera oblongifolia* que chez *Indigofera tinctoria*. Des résultats similaires ont été observés par différents auteurs sur d'autres plantes des régions arides ou semi-arides. Citons les résultats de Penning de Vries et Djitéye (1982) de même que de Cissé (1986) sur les espèces herbacées des pâturages du Gourma au Mali, de Grouzis (1988) pour les plantes herbacées de la mare d'Oursi au Burkina Faso. Signalons en plus les observations plus récentes de Akpo et Grouzis (1996) sur les principales espèces ligneuses de la savane sahélienne de Souilène au Sénégal ainsi que de Veenendaal *et al.* (1996) pour *Eragrostis rigidior* et *Tragus berteronianus*, deux Poaceae d'une savane du sud-est au Botswana. Pour les zones froides, notons les données obtenues en Argentine sur quelques herbacées pérennes telles que *Piptochaetium napostaense* et *Stipa tenuis* (Distel *et al.*, 1992), *Festuca pallescens* (Bertiller *et al.*, 1996) et sur des arbustes comme *Condalia microphylla* (Pelaez *et al.*, 1996). On peut donc conclure comme Bradbury (1990) que le stade plantule représente la phase la plus vulnérable du cycle de vie des plantes dans les régions arides.

La contrainte hydrique réduit le poids de matière sèche totale comme celui des parties aériennes. Ce résultat corrobore ceux de Bradbury (1990) sur *Acacia nilotica* et *Sesbania*

*sesban*, de Rhizopoulou et Davies (1993) sur *Eucalyptus globulus*, de Zekri (1995) sur le citronnier et de Fernandez *et al.* (1996) sur *Gossypium hirsutum*. Par ailleurs, la forte sensibilité des parties aériennes des plantules au déficit hydrique que nous avons observée pour *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* confirme les observations de Zekri (1995). Ce dernier mentionne que même un potentiel hydrique aussi bas que  $-0,10$  MPa réduit le poids de matière sèche des plantules de Citronnier de 32 à 54 %. La légère stimulation que nous avons remarqué chez *Indigofera oblongifolia* pour les faibles potentiels hydriques ( $-0,18$  MPa) est signalée également chez une plante tempérée (*Coleus blumei*) par West *et al.* (1980).

Le poids de matière sèche des racines diminue aussi sous l'effet de la contrainte hydrique. Materechera *et al.* (1992) comme Fedorenko *et al.* (1995) rapportent des résultats similaires pour respectivement *Vicia faba* et *Medicago minima*. Signalons toutefois que les réponses des espèces à la contrainte hydrique pour ce critère apparaissent différentes. Alors que chez *Indigofera tinctoria* le poids de matière sèche des racines diminue dès qu'intervient une baisse de potentiel si minime soit-elle, chez *Indigofera oblongifolia*, la réduction du poids de matière sèche des racines n'a lieu que lorsque le potentiel hydrique atteint  $-0,62$  MPa. *Indigofera tinctoria* apparaît ainsi plus sensible au déficit pour ce critère. Ce qui est d'ailleurs confirmé par les résultats relatifs à l'influence du déficit hydrique sur le ratio PMSR/PMSA. En effet ce ratio s'accroît avec l'augmentation de la contrainte hydrique chez *Indigofera oblongifolia* contrairement à *Indigofera tinctoria* où il diminue. Il semble que la réduction plus forte par la contrainte hydrique du poids de matière sèche des parties aériennes par rapport à celui des racines soit une caractéristique commune à la plupart des plantes ligneuses des zones semi-arides Breman et Kessler (1995). Celles-ci investissent davantage dans le système racinaire en conditions de stress hydrique dans l'optique d'assurer une plus grande absorption d'eau et d'éléments minéraux pour le développement de la pousse.

Au plan morphologique, l'augmentation de la longueur racinaire totale notée chez *Indigofera oblongifolia* contrairement à *Indigofera tinctoria* est un grand avantage pour la survie en milieu aride. En effet, elle peut permettre à la première espèce d'exploiter la ressource hydrique d'un volume très important de sol et ainsi de satisfaire aux besoins hydriques de la pousse.

La surface foliaire est fortement réduite par la contrainte hydrique chez les deux espèces. Toutefois, *Indigofera tinctoria* apparaît plus sensible au déficit hydrique pour ce critère. La capacité pour une plante à ajuster la surface foliaire en fonction de la disponibilité de l'eau figure parmi les attributs de la pousse qui jouent un rôle important dans la régulation de l'utilisation de l'eau (Subbarao *et al.*, 1995). En effet, lorsqu'intervient un déficit hydrique.

les plantes tendent à ajuster leur transpiration par une réduction de l'expansion des cellules foliaires (Hsiao, 1973) et une augmentation du taux de sénescence des vieilles feuilles. De cette façon, elles établissent un équilibre entre la demande en eau et la quantité d'eau disponible. D'après Kramer (1980), cette modification morphologique qui est caractéristique de l'évitement (Levitt, 1980) permet aux plantes de réduire leurs pertes d'eau et de conserver des niveaux assez élevés d'hydratation des tissus. Il faut souligner cependant que sous des conditions de précipitations où les sécheresses erratiques sont courantes, la capacité à conserver une surface foliaire pendant les périodes de déficit hydrique (cas de *Indigofera oblongifolia*) joue un rôle important dans le maintien d'un niveau élevé de productivité. Aussi pourrait-on penser à une plus grande efficacité hydrique de *Indigofera oblongifolia* par rapport à *Indigofera tinctoria*. La capacité à maintenir une surface foliaire notée chez *Indigofera oblongifolia* est en accord avec la plus faible sensibilité à ce facteur de son système racinaire. En effet selon Subbarao *et al.* (1995), cette caractéristique représente une fonction intégrative d'autres caractères tels que : un système racinaire profond, un ajustement osmotique et un contrôle stomatique.

## CHAPITRE 5 : REPONSES ADAPTATIVES DES DEUX *INDIGOFERA* EN CONDITIONS NATURELLES

A partir d'un suivi annuel des paramètres physiologiques (potentiel hydrique foliaire, transpiration foliaire, conductance stomatique) et des variables microclimatiques (humidité relative, température de l'air et rayonnement photosynthétiquement actif), nous tenterons de caractériser puis de comparer les relations hydriques sol-plante dans les conditions naturelles au champ chez les deux espèces d'*Indigofera*. Pour atteindre cet objectif, nous analyserons :

- les variations saisonnières de l'état hydrique autour de la plante ;
- la relation entre l'humidité du sol et la tension de sève ;
- l'interaction des facteurs microclimatiques et internes de la plante sur le fonctionnement de l'appareil stomatique

### 5.1. Matériel et méthodes

#### 5.1.1. Les stations d'étude (figure 29)

Ce travail a été conduit dans deux stations mises en défens à Bokhol (16° 31' Nord et 14° 51' Ouest) pour *Indigofera oblongifolia* et à Lam-Lam (14° 52' Nord et 16° 52' Ouest) pour *Indigofera tinctoria*. Le choix de ces stations tient compte essentiellement des résultats relatifs à l'écologie de ces espèces mais aussi de la relative homogénéité de leurs populations et de la microtopographie des sites.

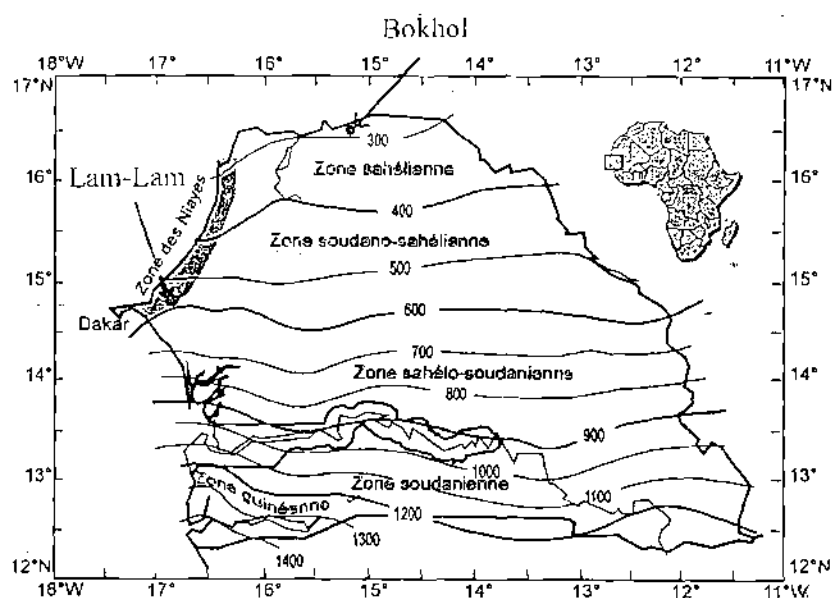


Figure 29: Localisation des stations d'étude.

### 5.1.1.1. Station de Bokhol

La station de Bokhol se situe à 7 km au nord de la ville de Dagana sur des sols hydromorphes et vertiques de bas fonds. Les résultats des analyses de sol sont consignés dans le tableau 12.

Tableau 12 : Caractéristiques pédologiques des stations d'étude de Bokhol (*Indigofera oblongifolia*) et Lam-Lam (*Indigofera tinctoria*).

Espèces	Profondeur (cm)					
	0-10		10-30		40-60	
	I.O.	I.T.	I.O.	I.T.	I.O.	I.T.
<b>Granulométrie</b>						
Argile %	28,2	30,6	33,3	33,2	32,6	36,7
Limon fin %	9,2	8,9	10,5	6,5	9,7	8,6
Limon grossier %	11,1	10,7	8,9	8,5	7,2	8,6
sable fin %	30,2	24,1	24,5	23,6	26,9	24,7
sable grossier %	20,4	25,7	22,8	28,1	23,2	21,6
<b>Matière organique</b>						
Carbone total (C) ‰	8,68	9,19	5,99	5,85	4,08	5,36
Azote total (N) ‰	0,85	0,87	0,57	0,63	0,43	0,53
C/N	10,21	10,56	10,51	9,29	9,49	10,11
<b>Bases échangeables (en méq pour 100 g de sol)</b>						
Calcium	8,75	18,03	9,58	7,03	9,63	6,48
Magnésium	19,31	12,75	21,27	9,25	21,26	7,99
Potassium	4,24	4,63	4,51	3,3	4,27	2,73
Sodium	0,47	0,94	0,47	0,42	0,92	0,56
Taux de saturation (%)	85	42	94	18	74	16
T (C.E.C.) en méq %	12,69	8,96	13,27	8,77	17,32	8,85
Conductivité électrique (CE)	0,045	0,03	0,064	0,015	0,073	0,02
Phosphore assimilable en (Pa) %	19,9	836,6	12,4	623,4	7,9	563,8
pH eau (acidité)	6,78	5,25	6,73	4,9	6,9	4,86
<b>Humidité pondérale</b>						
p <sup>F4,2</sup> %	14	9,4	15,5	9,7	15,3	10,4
p <sup>F2,2</sup> %	21,9	21,8	22,6	19,7	24,3	18,7

Selon le triangle des textures USDA (Ramade, 1990), le sol présente une texture relativement équilibrée de type argile limono-sableux sur l'ensemble du profil étudié. Elle varie peu avec la profondeur. La teneur en argile est de 28,2 % au niveau de l'horizon de surface (0-10 cm), de 33,3 % pour l'horizon 10-30 cm et de 32,6 % pour l'horizon 40-60 cm. A l'inverse, la teneur en limons diminue avec la profondeur. De 20,3 % dans l'horizon 0-10 cm, cette fraction passe à 19,4 % et 16,4 % respectivement dans les horizons 10-30 cm et 40-60 cm.

Les teneurs en carbone total et azote total baissent avec la profondeur sur tout l'ensemble du profil, ce qui est normal puisque ces deux paramètres chimiques sont issus de la matière organique. Ces teneurs qui varient entre 4,08 ‰ et 8,68 ‰ pour le carbone total et 0,43 ‰ et 0,87 ‰ pour l'azote total révèlent des propriétés chimiques relativement bonnes. Cependant le rapport C/N qui varie entre 9,49 pour l'horizon (40-60 cm) et 10,21 pour



l'horizon (0-10 cm) peut être assez favorable à la minéralisation de la matière organique. Le sol de la station est pauvre en phosphore assimilable. Les teneurs de cet élément varient de 19,9 ppm en surface à 7,9 ppm en profondeur.

A l'exception de la teneur en Na qui augmente significativement (96 %) lorsqu'on passe de l'horizon 0-10 cm à l'horizon 40-60 cm, les teneurs des autres éléments (Ca, K et Mg) restent relativement stables sur l'ensemble du profil.

Le sol de la station apparaît relativement neutre avec un pH compris entre 6,7 et 6,9.

La capacité d'échange cationique (C.E.C.) qui varie de 12,69 méq/100 g en surface à 17,32 méq/100 g en profondeur peut être considérée comme bonne ; elle est bien corrélée aux taux d'argile.

Par ailleurs, la conductivité électrique varie corrélativement avec les bases échangeables de 0,045 mmhos/cm en surface à 0,073 mmhos/cm en profondeur.

En relation avec des taux de limons qui augmentent avec la profondeur, les valeurs d'humidité aux  $pF_{4,2}$  et  $pF_{2,2}$  sont élevées.

La végétation est une pseudosteppe (Stancioff *et al.*, 1985) principalement composée de *Acacia nilotica*, *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Indigofera oblongifolia* pour les espèces ligneuses et *Echinochloa colona*, *Panicum laetum*, *Sporobolus helvolus*, *Dicanthium annulatum*, *Scirpus maritimus*, *Aeschynomene indica*, *Spermacoce verticillata* pour la strate herbacée.

Le climat est de type sahélien sec (Le Houérou, 1989). Si l'on se réfère à la station de Dagana pour la série 1920 - 1991 (Akpo, 1992), la pluviométrie moyenne est de 282,4 mm. La hauteur des pluies recueillies en 1995 (180,8 mm), est inférieure à la moyenne.

Ce déficit de 36 % révèle que l'année d'étude se situe dans un contexte de déficit pluviométrique persistant qui sévit au Sahel depuis la fin des années soixante (Sircoulon, 1992). Les précipitations qui sont tombées en quatre mois (juin à septembre) avec 20 jours de pluie, présentent une répartition relativement homogène dans le temps. En effet, du début à la fin de la saison humide, il n'y a pas eu de phase sèche dont la durée ait dépassé 10 jours. Le mois d'août, avec 81,7 mm a été le plus pluvieux.

Pour cette région sahélienne du nord-Sénégal, les valeurs moyennes annuelles de température oscillent autour de 36° C et 19,5° C respectivement pour les maxima et les minima (Bille, 1977 ; Poupon, 1980). Les mois de mai et juin sont les plus chauds (41 à 42° C) alors que janvier est le mois le plus froid (13 à 15° C).

L'harmattan et la mousson sont les deux principaux vents qui soufflent dans cette région. Leurs directions sont respectivement nord / nord-est et sud / ouest. La vitesse

moyenne à deux mètres au dessus du sol est de  $2,4 \text{ m.s}^{-1}$ . Les vitesses maximales et minimales sont atteintes respectivement entre février et mars ( $2,9 \text{ m.s}^{-1}$ ) et entre septembre et novembre ( $1,8 \text{ m.s}^{-1}$ ) (Le Houérou, 1989).

L'humidité relative moyenne mensuelle passe par un minimum en saison sèche compris entre 30 et 40 % et un maximum en saison humide où elle peut atteindre 60 à 70 % (Bille, 1977 ; Cornet, 1981).

### 5.1.1.2. Station de Lam-Lam

La station de Lam-Lam se situe à 12 km au nord de la ville de Thiès sur des sols ferrugineux tropicaux ou lithosols dont les caractéristiques physico-chimiques sont présentées dans le tableau 12.

L'analyse granulométrique montre que la texture varie avec la profondeur. En effet celle-ci est de type argile limono-sableux pour les horizons supérieurs (0-10 et 10-30 cm), et de type argile sableuse en profondeur en raison de l'augmentation de 20 % du taux d'argile (30,6 à 36,7 %).

Les teneurs en carbone total et en azote total sont du même ordre de grandeur qu'au niveau de la station de Bokhol. Cependant le rapport C/N est satisfaisant. La teneur en phosphore qui est très élevée (536,8 ppm à 836,8 ppm) s'explique par le fait que Lam-Lam est une zone d'exploitation de phosphates.

Les teneurs en bases échangeables diminuent avec la profondeur. La capacité d'échange cationique (C.E.C.), plus faible qu'à Bokhol, est relativement stable et est en moyenne de 8,86 %.

La végétation est typique des parcs agroforestiers mis en jachère. La strate ligneuse se compose principalement de *Faidherbia albida*, *Borassus aethiopicum*, *Adansonia digitata*, *Indigofera tinctoria* et *Boscia senegalensis*. La strate herbacée comprend essentiellement *Cassia obtusifolia*, *Indigofera astragalina*, *Indigofera aspera*, *Mitracarpus scaber*, *Cenchrus biflorus*, *Chloris prierii*.

La station de Thiès prise comme référence dans cette étude, a reçu au cours de la période 1918 - 1991, en moyenne 589,1 mm de pluie (Tine, 1994). L'année 1995 qui a totalisé 492,7 mm de pluie peut être considérée comme proche de la normale puisque le déficit accusé est très modéré (16 %). Les précipitations sont tombées en cinq mois (juin - octobre) avec 48 jours de pluie. La répartition des précipitations dans le temps est

relativement homogène comme pour Bokhol. La séquence sèche la plus longue ne dépasse pas 10 jours.

Les valeurs moyennes de température présentent une variation mensuelle bimodale (Tine, 1994). Le premier pic survient en octobre avec 29° C et le second en mars avec 27° C. Les minimas surviennent respectivement en janvier avec 24° C et en avril - mai avec 26° C.

La vitesse des vents est plus importante pour les mois de janvier, février, mars, avril, mai (5,7 à 6,3 m.s<sup>-1</sup>), et est en faveur des vents d'est et nord-est. A partir de juin jusqu'en septembre, la vitesse moyenne diminue (4,8 à 3,1 m.s<sup>-1</sup>). La direction dominante devient nord-ouest ou ouest.

L'humidité relative présente une variation mensuelle unimodale avec un maximum atteint en septembre (78 %) et un minimum en février (48 %).

### **5.1.2. Méthodes d'étude**

#### **5.1.2.1. Pluviométrie et humidité du sol**

Dans chaque station, les précipitations sont relevées à chaque passage grâce à un pluviomètre totalisateur, situé à 1 m du sol.

L'humidité du sol est suivie par la méthode gravimétrique. Cinq points de prélèvement sont retenus à proximité des individus suivis pour les mesures des paramètres physiologiques. Les prélèvements sont effectués tous les 10 cm jusqu'à 60 cm de profondeur.

#### **5.1.2.2. Phénologie**

Pour chaque espèce, trente individus représentatifs de la population au point de vue diamètre moyen du houppier ont été retenus. Un suivi de la phase de feuillaison a été réalisé selon la méthode préconisée par Grouzis et Sicot (1980) pour les espèces ligneuses sahéliennes. Ces auteurs distinguent pour cette phase six stades notés V0, V1, V2, V3, V4, V5. Le stade V0 représente le stade défeuillé. Les stades V1 et V5 correspondent respectivement à l'installation et à la disparition des feuilles. Les stades 2, 3, et 4 représentent pour un individu l'évolution au sein de la phase.

### 5.1.2.3. Mesures des paramètres hydriques de la plante

Les mesures des paramètres hydriques de la plante (potentiel hydrique foliaire, transpiration foliaire et conductance stomatique) sont effectuées avec une périodicité de 15 jours pendant la saison des pluies (juin à septembre) et de 30 jours pendant la saison sèche (octobre à mai) simultanément avec la phénologie. Les précipitations, l'humidité du sol et les paramètres microclimatiques (température, humidité relative et rayonnement photosynthétiquement actif) sont parallèlement mesurés.

#### *Tension de sève*

Trois paramètres rendent compte de l'état hydrique des plantes : le potentiel hydrique, l'humidité pondérale et la teneur relative en eau (Turner, 1981). Le potentiel hydrique foliaire, grandeur physique facilement mesurable, qui détermine l'état énergétique de l'eau dans la plante et conditionne les échanges gazeux entre autres fonctions de la plante, a été retenu pour cette étude.

Il a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression de Scholander *et al.*, (1965) type PM. Le principe du fonctionnement de cet appareil et la procédure de mesure ont été largement détaillés par de nombreux auteurs (Haberstock, 1989 ; Diouf, 1993 ; Fournier, 1995).

Sur chaque station, trois individus adultes ont été suivis. Les mesures sont faites sur des rameaux bien exposés au soleil, et situés dans la moitié supérieure du houppier.

Il s'agit de mesures horaires effectuées entre 8 h et 18 h (cinétiques journalières). De ces cinétiques, on détermine la tension de sève maximum ( $T_{smax}$ ) qui correspond à la valeur maximale atteinte par la tension de sève au cours de la journée. Cette  $T_{smax}$  qui représente la contrainte hydrique interne maximale journalière résulte du bilan entre les taux de transpiration et d'absorption de la plante (Fournier, 1995).

La tension de sève de base ( $T_{sb}$ ) est mesurée avant le lever du jour (entre 5 h 30 mn et 6 h). Elle est uniquement fonction de l'humidité du sol puisque la nuit la demande évaporative est négligeable et les stomates ont fermés. La  $T_{sb}$  représente un bon indicateur à la fois du niveau de contrainte à laquelle la plante est soumise en début de journée (Ritchie et Hinckley, 1975) et du potentiel hydrique moyen du sol dans la zone exploitée par les racines (Granier et Cochard, 1990).

La tension de sève de récupération ( $T_{sréc}$ ) est mesurée deux heures après le coucher du soleil (21h) au moment où les pertes d'eau par la plante sont négligeables. Elle représente un indice à la fois de la capacité et de la vitesse d'une plante à rétablir son équilibre hydrique avec le sol (Diouf, 1996).

Ces trois valeurs remarquables de la tension de sève ( $T_{sb}$ ,  $T_{smax}$  et  $T_{sréc}$ ) ont permis de calculer d'une part, un indice de la vitesse de récupération, le gain de tension ( $G_t$ ) et d'autre part, un indice de l'intensité du flux transpiratoire ( $\Delta$ ) avec les formules respectives suivantes :

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

#### *Conductance stomatique ( $G_s$ ) et transpiration ( $T_r$ )*

Ces deux paramètres sont mesurés à l'aide d'un poromètre à diffusion Li-Cor 1600, équipé d'une chambre cylindrique adaptée aux feuilles imparipennées alternes des espèces étudiées.

Les individus suivis sont les mêmes que ceux sur lesquels ont porté les mesures de tension de sève. Par contre, les mesures ont été faites sur des feuilles (et non des rameaux feuillés) bien exposées au soleil et situées dans la moitié supérieure du houppier. Ces mesures ont été réalisées de 8 h à 18 h avec cinq répétitions.

Toutefois, la surface mesurée est fixée a priori à 1 cm<sup>2</sup>. Pour cette raison, à la fin de la cinétique journalière, les feuilles ayant fait l'objet du suivi ont été coupées puis conservées fraîches jusqu'au laboratoire pour une mesure de leur surface réelle à l'aide d'un planimètre Delta-T Device.

#### **5.1.2.4. Mesures des paramètres microclimatiques**

Deux capteurs installés sur la cuvette du poromètre ont permis de mesurer le flux de radiations photosynthétiquement actives (PAR), la température de l'air et l'humidité relative.

A partir des valeurs de température ( $T$ ) et d'humidité relative (HR), nous avons calculé le déficit de pression de vapeur saturante (D.P.V.S.) par la formule de Henderson-Sellers (1984) :  $D.P.V.S. = 2.1718.10^7 \times \text{EXP}(-4157 / (T-33,91)) \times (1 - (HR/100))$ .

### 5.1.2.5. Conductance hydraulique spécifique maximale

Le potentiel hydrique joue un rôle moteur dans la circulation de l'eau entre le sol et la plante. L'obstacle le plus important à cette circulation est la résistance due au flux de la phase liquide de l'eau dans la plante, appelée résistance hydraulique ( $R_h$ ) ou son inverse la conductance hydraulique ( $K_h$ ). Ce paramètre qui donne le niveau de résistance de la plante à la circulation de l'eau (Diouf, 1996) joue un rôle prépondérant dans l'équilibre hydrique interne de la plante, ainsi que dans l'épuisement en eau du sol (Tomar et O'Tool, 1982).

Cette résistance hydraulique correspond mathématiquement à la valeur absolue de la pente de la relation linéaire entre la transpiration et la tension de sève :  $T_s = a \cdot T_r + b$ , avec valeur absolue de  $a$  qui représente  $R_h$ . On en déduit la conductance hydraulique qui s'exprime par le rapport :  $K_h = 1/R_h$ .

La conductance hydraulique et la résistance hydraulique s'expriment respectivement en  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$  et en  $\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{MPa} \cdot \text{mmol}^{-1}$ .

### 5.1.2.6. Conductance stomatique normalisée

En zone sahélicienne, le modèle utilisé avec succès pour décrire les variations journalières de la conductance stomatique ( $G_s$ ) est celui largement détaillé par Jarvis (1976), Jones (1983) et Chambers *et al.* (1985) in Fournier (1995) et Diouf (1996). Ce modèle basé sur l'utilisation des principaux facteurs (micro-climat et tension de sève) susceptibles d'agir sur le degré d'ouverture des stomates, s'appuie aussi sur l'hypothèse que ces derniers agissent de façon indépendante sur la  $G_s$ . L'équation générale s'écrit comme suit :

$G_s = G_{s\max} \times G(\text{PAR}) \times G(\text{D}) \times G(\text{Tf}) \times G(\text{T}_s) \times G(\text{CO}_2)$  où  $G_{s\max}$  est la conductance maximale ; chaque  $G$  représente une fonction partielle empirique normalisée de chacune des variables : PAR, D, Tf,  $T_s$  et  $\text{CO}_2$ .

En partant de l'hypothèse que la teneur en  $\text{CO}_2$  ne varie pas de façon significative au cours des saisons et en remplaçant le déficit de pression de vapeur (D) par le gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air (D.P.V.S.), l'équation générale se réduit à :

$G_s = G_{s\max} \times G(\text{PAR}) \times G(\text{D.P.V.S.}) \times G(\text{Tf}) \times G(\text{T}_s)$ .

La représentation de la conductance en fonction de chaque variable permet de définir le nuage de points dont la courbe enveloppe supérieure constitue la réponse de l'espèce à cette dernière quand les autres variables ne sont pas limitantes (Fournier, 1995). Les points situés

au-dessous de cette courbe peuvent avoir une origine diverse selon Webber (1972) : action d'un autre facteur, variabilité biologique ou erreur de mesure.

Concernant le choix des équations des fonctions partielles de l'équation générale, nous avons retenu, celles qui correspondent apparemment à nos données.

- la fonction exponentielle de Jones (1983) pour le PAR :  $G(\text{PAR}) = 1 - \text{EXP}(-\text{PAR}/K1)$  avec PAR = valeur mesurée du rayonnement.
- la fonction linéaire de Farquhar *et al.* (1980) pour le D.P.V.S. :  $G(\text{D.P.V.S.}) = 1 - (K2 \times (\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c))$  si  $(\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c) < 1/K2$  ou  $G(\text{D.P.V.S.}) = 0$  si  $(\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c) \leq 1/K2$  avec D.P.V.S.<sub>c</sub> = gradient de pression de vapeur saturante entre l'air et la feuille susceptible de déclencher la fermeture des stomates.
- la fonction d'Arrhenius modifiée par Feng *et al.* (1990) pour la Tf :  
 $G(\text{Tf}) = (K3 \times \text{EXP}(-K4/\text{Tf})) / (1 + (K5 \times \text{EXP}(K6 \times (1/\text{Tpop}) - (1/\text{Tp}))))$  avec Tf = température de la feuille en °C ; Tpop = température de la feuille en °C au maximum de Gs.
- la fonction exponentielle de Jarvis (1976) et Jones (1983) :  $G(\text{Ts}) = 1 - (\text{EXP}((\text{Tsmax} - \text{Ts})/K7))$  avec si  $\text{Tsmax} - \text{Ts} < 0$ , alors  $G(\text{Ts}) = 1$ .

K1, K2, K3, K4, K5, K6 et K7 sont des constantes empiriques estimées à partir des différentes fonctions partielles du modèle.

## 5.2. Résultats

### 5.2.1. Evolution saisonnière des profils hydriques

La figure 30 représente l'évolution des profils de teneur en eau du sol dans la station de Bokhol.

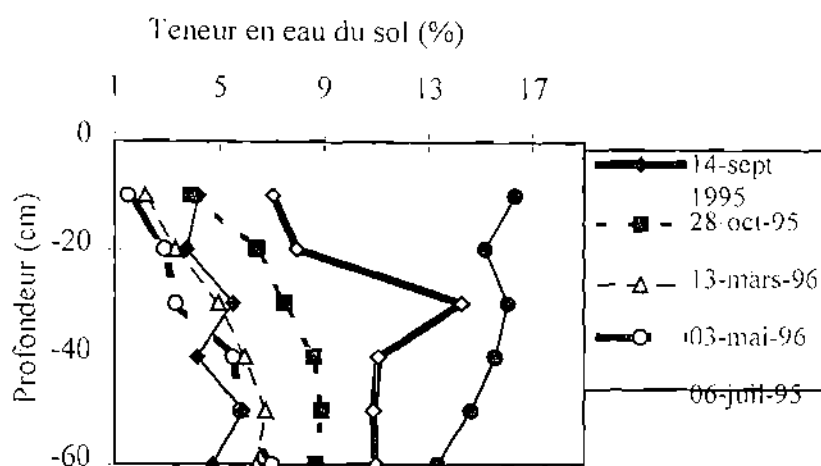


Figure 30: Evolution des profils de teneur en eau du sol dans la station de Bokhol.

Il ressort qu'en début de saison humide, le 6 juillet, le stock d'eau est de 38,47 mm. Ce dernier a légèrement diminué entre cette date et le 19 juillet (29,53 mm). A la faveur des pluies enregistrées entre le 19 juillet et le 18 août, le sol s'est rechargé en eau au maximum avec 123,95 mm.

Dès le 31 août, le sol commence à se dessécher avec une baisse de 22 % du stock d'eau. Environ un mois après l'arrêt des pluies, le 28 octobre, le stock d'eau a diminué de plus de la moitié (51 %). La phase de dessèchement du sol atteint son paroxysme au mois de mai avec un stock d'eau minimal de 36 mm. Le profil stock maximum a ainsi chuté de 71 % en fin de saison sèche.

La figure 31 indique l'évolution des profils de teneur en eau du sol dans la station de Lam-Lam.



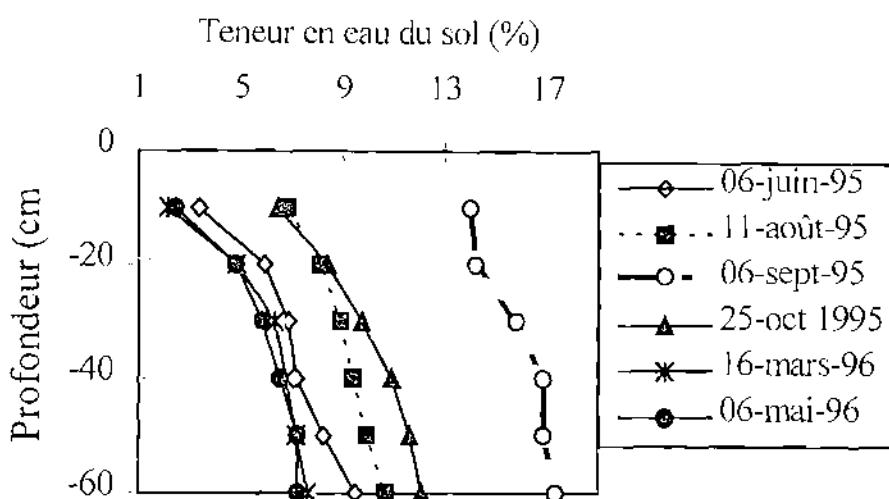


Figure 31 : Evolution des profils de teneur en eau du sol dans la station de Lam-Lam.

Il apparaît qu'en début de saison humide, le 6 juin, le stock d'eau total est de 71,97 mm. Avec les pluies recueillies pendant le mois de juillet, le stock d'eau total augmente, et le 11 août il passe à 93,68 mm. Le 6 septembre la phase d'humectation atteint son maximum avec un stock d'eau atteignant 164,95 mm.

A partir du 27 septembre, le stock d'eau total qui s'élève à 125,37 mm commence à diminuer. Cette phase de dessèchement du sol s'est poursuivie durant toute la saison sèche, et le 16 mars, le stock n'est plus que de 61,23 mm. Ce dernier s'est maintenu à ce niveau jusqu'en fin de saison sèche, le 23 mai avec 59,75 mm. Le profil de dessiccation maximale correspond donc à une baisse de 84 % du stock maximum.

Ainsi, l'évolution des profils hydriques des deux stations montre que le stock maximum est atteint plus tôt à Bokhol (123,95 mm contre 164,95 mm) où la phase de dessèchement s'est installée très tôt (fin août). Cependant, cette phase a été plus accentuée à Lam-Lam en raison certainement de la plus faible capacité de rétention du sol.

### 5.2.2. Evolution saisonnière de la tension de sève de base ( $T_{sb}$ ) et de la tension de sève maximum ( $T_{smax}$ )

La figure 32 traduit l'évolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol chez *Indigofera oblongifolia*.

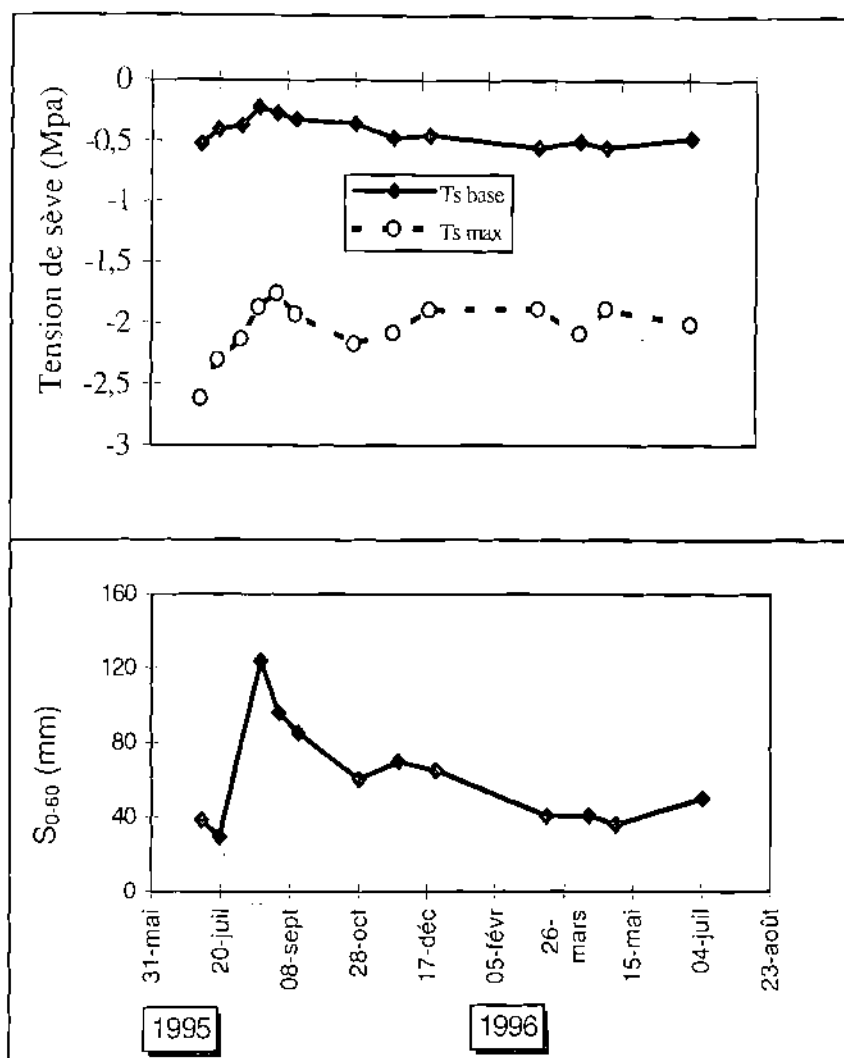


Figure 32 : Evolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol chez *Indigofera oblongifolia* à Bokhol.

Il apparaît que les tensions de sève présentent une tendance évolutive similaire à celle de *Indigofera tinctoria*. Toutefois la phase de remontée dès la 1<sup>ère</sup> quinzaine de septembre est plus lente.

Ces résultats permettent de relever quelques faits importants :

- les maxima de la tension de sève de base sont plus élevés chez *Indigofera oblongifolia* (-0,22 MPa) que chez *Indigofera tinctoria* (-0,10 MPa) alors que les minima sont voisins chez *Indigofera tinctoria* (-0,85 MPa) et chez *Indigofera oblongifolia* (-0,55 MPa);
- les valeurs maximales de même que les valeurs minimales de la T<sub>max</sub> sont très proches. C'est ainsi que les valeurs maximales de la T<sub>max</sub> atteinte en fin de saison sèche au moment où les réserves hydriques du sol sont à leur minimum sont de -2,71 MPa pour *Indigofera tinctoria* et -2,62 MPa pour

*Indigofera oblongifolia*. Les valeurs minimales s'élevaient à -1,60 MPa pour *Indigofera tinctoria* et -1,76 MPa pour *Indigofera oblongifolia*.

La figure 33 illustre l'évolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol chez *Indigofera tinctoria*.

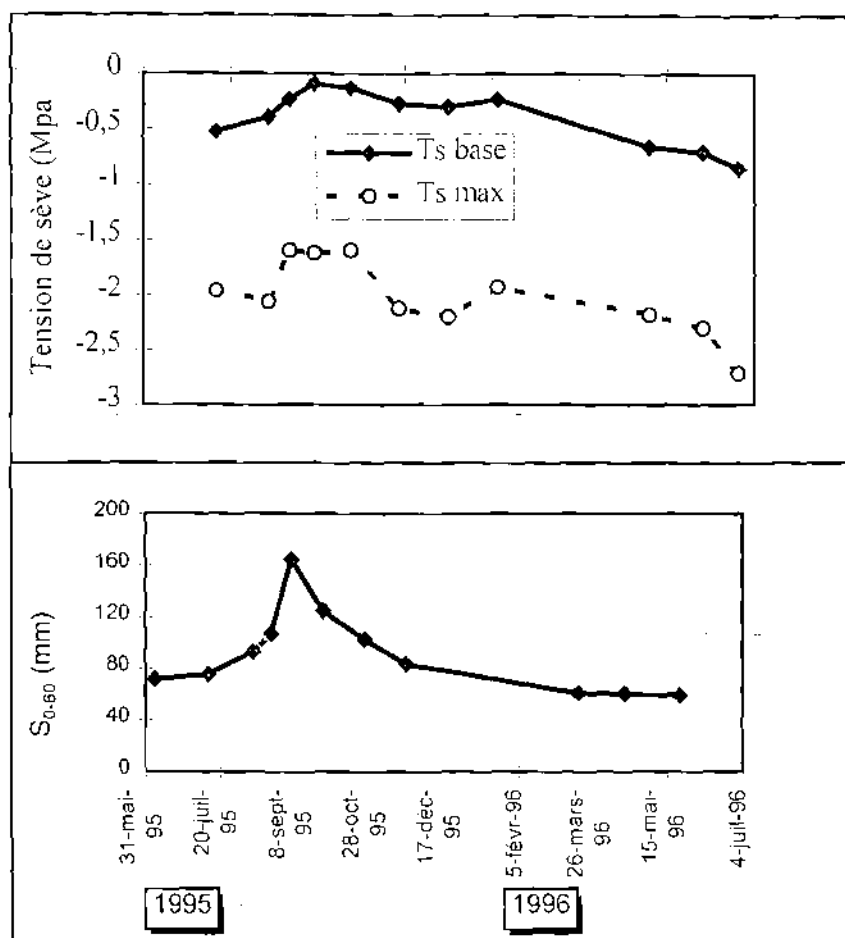


Figure 33 : Evolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol chez *Indigofera tinctoria* à Lam-Lam.

La tension de sève de base et la tension de sève maximum présentent une évolution parallèle en 3 phases reliées au stock d'eau de la tranche de sol (0-60 cm) :

- une phase de baisse des tensions de sève (fin juin / fin août) qui atteignent leur minimum le 6 septembre. A cette date, le stock hydrique total est à son maximum :
- une phase d'évolution régulière (fin août / fin septembre) avec des tensions qui restent quasiment stables du fait d'un stock quasi constant autour du maximum.
- une phase où les tensions de sève augmentent en relation avec le stock hydrique minimal obtenu en fin de saison sèche (03 mai).

### 5.2.3. Evolution saisonnière de la tension de sève ( $T_s$ ), de la conductance stomatique ( $G_s$ ) en relation avec le D.P.V.S.

La figure 34 montre les variations saisonnières des paramètres hydriques de la plante en relation avec le gradient de déficit de vapeur saturante entre la feuille et l'air chez *Indigofera oblongifolia*.

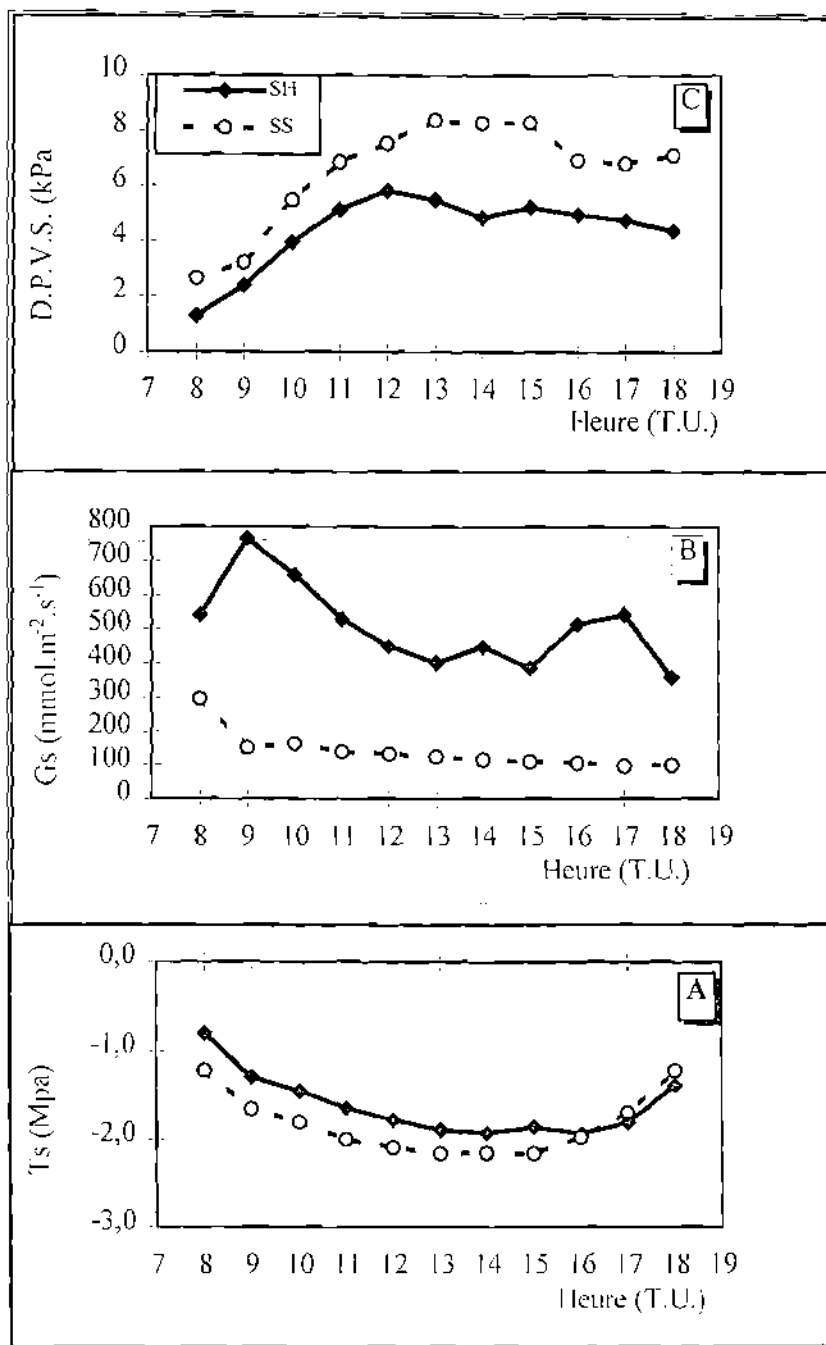


Figure 34 : Cinétiques journalières moyennes de la tension de sève ( $T_s$ ) et de la conductance stomatique ( $G_s$ ) en relation avec le déficit de pression de vapeur de l'air (D.P.V.S.) pour deux saisons de l'année : saison humide (SH) et saison sèche (SS) chez *Indigofera oblongifolia*.

### 5.2.3.1. Saison humide

Au cours de la journée, la tension de sève augmente dès le lever du soleil (-0,79 MPa à 8 h) jusqu'à une valeur maximale (-1,93 MPa) atteinte à 13h. Cette phase d'accroissement de la Ts correspond avec une augmentation progressive du D.P.V.S. qui passe de 1,3 kPa à 8h à 5,8 kPa à 12h. Au même moment, la Gs après une augmentation entre 8h (541 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) et 9h (766 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), diminue pour atteindre une valeur minimale de 386 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> à 15h. Ainsi, jusqu'à la mi-journée, la Ts chute parallèlement à une augmentation du D.P.V.S. et une fermeture progressive des stomates à partir de 9h.

Dans l'après-midi, à partir de 15h, en relation avec une baisse du D.P.V.S., la Ts baisse modérément malgré un léger accroissement du degré d'ouverture des stomates. Ces résultats laissent apparaître qu'en saison humide, l'évolution des paramètres hydriques chez *Indigofera oblongifolia* est fortement liée à la demande évaporative de l'atmosphère.

### 5.2.3.2. Saison sèche

En saison sèche, la cinétique journalière moyenne est semblable à celle de la saison humide. La seule différence notée concerne l'évolution de la Gs. Celle-ci est bimodale en saison humide (avec un premier pic situé à 9h et un deuxième à 17h) alors qu'en saison sèche la Gs décroît continuellement au cours de la journée malgré une baisse de la Ts et une diminution du D.P.V.S. dès 15h. Par ailleurs, les valeurs de saison humide de la Ts sont plus faibles en saison sèche alors que la Gs apparaît remarquablement plus élevée que celle de la saison sèche.

Cependant, autant les écarts entre les valeurs des deux saisons sont importants en ce qui concerne la Gs et le D.P.V.S., autant ils sont faibles pour la tension de sève. D'ailleurs pour ce dernier paramètre, les cinétiques de saison humide et de saison sèche se confondent à partir de 16h. Il faut relever enfin que la différence de demande évaporative entre les deux saisons s'exprime davantage entre 11h et 15h, période la plus chaude de la journée.

La figure 35 montre les variations saisonnières des paramètres hydriques de la plante en relation avec le gradient de déficit de vapeur saturante entre la feuille et l'air chez *Indigofera tinctoria*.

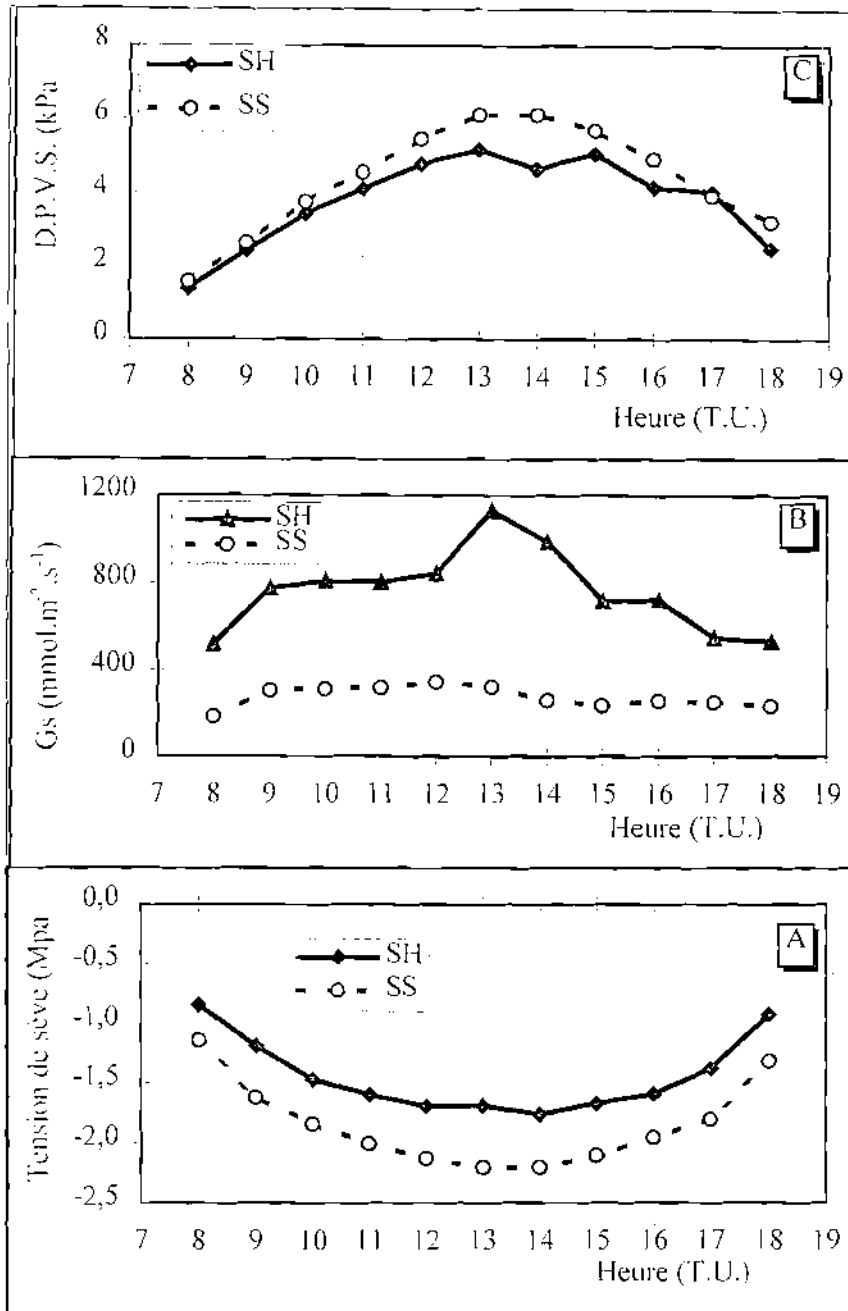


Figure 35 : Cinétiques journalières moyennes de la tension de sève (Ts) et de la conductance stomatique (Gs) en relation avec le déficit de pression de vapeur de l'air (D.P.V.S.) pour deux saisons de l'année : saison humide (SH) et saison sèche (SS) chez *Indigofera tinctoria*.

### 5.2.3.3. En Saison humide

Parallèlement à une augmentation continue du D.P.V.S. et une ouverture progressive des stomates entre 8h et 13h, la Ts croît pour atteindre un maximum correspondant à un potentiel de -1.76 MPa à 13h. Ce minimum coïncide relativement avec les maxima de la Gs (1132 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>) et du D.P.V.S (5,1 kPa). Au cours de l'après-midi, la Ts baisse à partir de

14h en relation avec une fermeture progressive des stomates et une chute continue jusqu'en fin de journée de D.P.V.S

#### 5.2.3.4. En saison sèche

Les cinétiques moyennes journalières présentent une tendance évolutive similaire avec celles de la saison humide quel que soit le paramètre considéré (Ts, Gs ou D.P.V.S.). Par contre, la variation de Gs au cours de la journée est relativement faible. Ainsi, les deux phases d'ouverture (entre 8h et 12h) et de fermeture des stomates (entre 12h et 18h) sont moins nettement différenciées.

Les valeurs de saison sèche apparaissent plus faibles que celles de saison humide. Les écarts sont plus importants pour la Gs que pour la Ts. Ils sont plus accentués en milieu de journée (entre 12h et 15h) pour le D.P.V.S.

#### 5.2.3.5. Synthèse et conclusion

En ce qui concerne la conductance stomatique, le contraste entre *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria* est très marqué. Chez la première espèce, la Gs présente une évolution en sens contraire du D.P.V.S. Les stomates se ferment dès le début de la matinée (8h en saison sèche et 9h en saison humide) jusqu'en mi-journée en relation avec un accroissement progressif du D.P.V.S. Chez *Indigofera tinctoria*, l'évolution de la Gs suit celle de la demande en eau de l'atmosphère. Les valeurs maximales de Gs chez *Indigofera tinctoria* (1132 mmol m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> en saison humide et 344 mmol m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> en saison sèche) sont plus élevées que chez *Indigofera oblongifolia* (766 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> en saison humide et 297 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> en saison sèche).

Les tendances évolutives de la tension de sève sont similaires pour les deux espèces quelle que soit la saison. Les tensions de sève les plus élevées correspondant aux valeurs minimales du potentiel hydrique sont très proches : -2,15 MPa pour *Indigofera oblongifolia* et -2,20 MPa pour *Indigofera tinctoria*. Cependant les variations inter-saisonnnières de la tension de sève sont plus accentuées chez *Indigofera tinctoria*.

Le D.P.V.S. maximum est nettement plus élevé sur la station de Bochoé (8,5 KPa) située en zone sahélienne *sans structa* qu'à Lam-Lam (6,1 KPa) situé en zone soudano-sahélienne (Le Houérou, 1989). Ce maximum est atteint plus tôt chez *Indigofera tinctoria* (2h) que chez *Indigofera oblongifolia* (15h).

## 5.2.4. Réponses de la conductance stomatique aux facteurs influençant le fonctionnement hydrique de la plante

### 5.2.4.1. Application du modèle

*Relation entre la conductance stomatique et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR).*

L'analyse des courbes de la figure 36 montre que la réponse des deux espèces au rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) est similaire et de type exponentiel. On peut distinguer deux parties sur ces courbes :

- une première partie curvilinéaire qui traduit une augmentation rapide de la conductance lorsque le PAR augmente ;
- une deuxième partie qui est quasi-linéaire et parallèle à l'axe des abscisses ; elle est caractérisée par un plateau de stabilité de la réponse des espèces au PAR ; la conductance reste maximale et stable même si on augmente le PAR.

Par ailleurs, la première partie des courbes laisse penser à une plus grande sensibilité de *Indigofera tinctoria* au PAR. En effet, une valeur de  $357 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  suffit pour obtenir une conductance maximale chez *Indigofera tinctoria*. En revanche une valeur de  $714 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  soit le double est nécessaire pour atteindre la conductance maximale chez *Indigofera oblongifolia*.

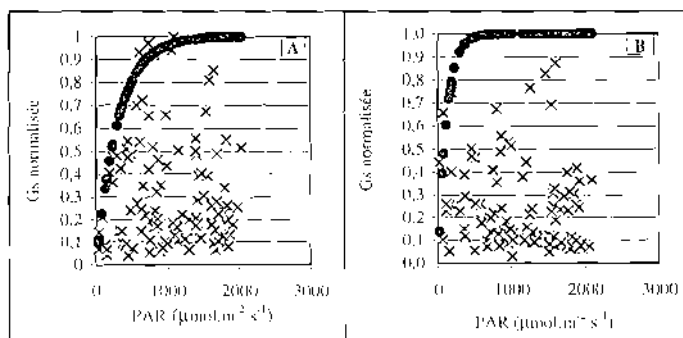


Figure 36 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure



*Relation entre la conductance stomatique et la température foliaire*

L'évolution des courbes de la relation entre la conductance stomatique et la température foliaire est similaire pour les deux espèces (Figure 37).

On remarque que les intervalles de température qui permettent d'obtenir une conductance maximale sont voisins : entre 33 et 36,7° C pour *Indigofera oblongifolia* (A) et entre 33 et 37,4° C pour *Indigofera tinctoria* (B).

Pour des gammes de températures en deçà de cet intervalle, toute augmentation de la température est suivie d'une augmentation de la conductance stomatique. Pour des gammes de températures supérieures à cet intervalle, un accroissement de température se traduit par une diminution irréversible de la conductance stomatique.

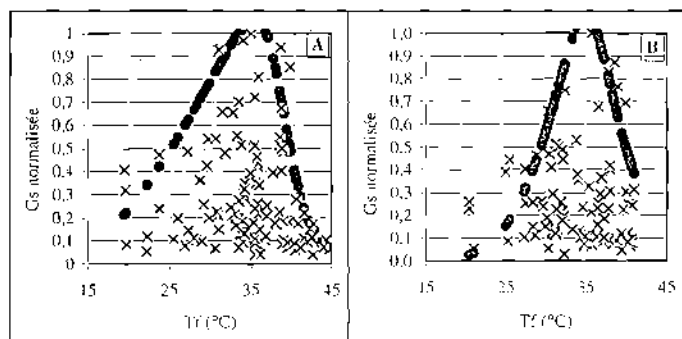


Figure 37 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et la température foliaire ( $T_l$ ) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

*Relation entre la conductance stomatique et le gradient de pression de vapeur saturante (D.P.V.S.).*

La figure 38 montre que les deux espèces présentent des réponses similaires à la variable gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air (D.P.V.S.).

On constate que les valeurs seuils de D.P.V.S. susceptibles de déclencher un début de fermeture stomatique sont voisines : 4 kPa pour *Indigofera oblongifolia* (A) et 4,3 kPa pour *Indigofera tinctoria* (B).

Pour des gammes de D.P.V.S. inférieures à ces seuils, la réponse des espèces à la variable est constante et maximale. Au-delà de ces valeurs seuils, une augmentation du D.P.V.S. se traduit par une chute de la conductance stomatique.

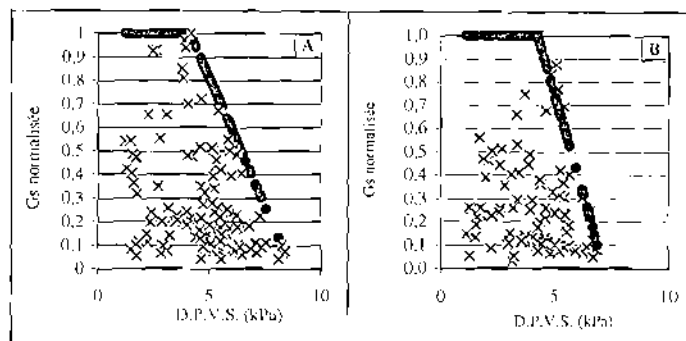


Figure 38: Relation entre la conductance stomatique normalisée et le gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air (D.P.V.S.) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

#### Relation entre la conductance stomatique et la tension de sève

Le modèle exponentiel traduit relativement bien la réponse stomatique des espèces aux variations de la tension de sève (Figure 39).

On remarque que les deux espèces conservent un plateau de conductance stomatique aximale pour des valeurs de tension de sève inférieures à -1,7 MPa pour *Indigofera oblongifolia* (A) et -1,6 MPa pour *Indigofera tinctoria* (B).

Au delà de ces seuils, ce plateau est suivi d'une diminution de la conductance stomatique.

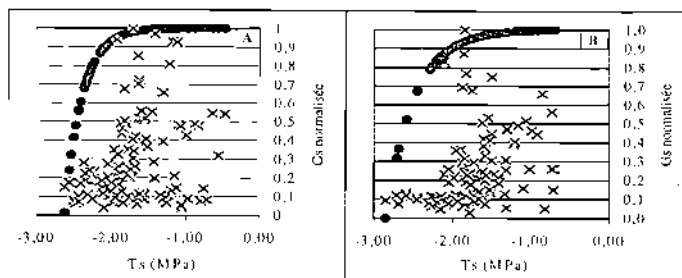


Figure 39 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et la tension de sève (Ts) pour *Indigofera oblongifolia* (A) et *Indigofera tinctoria* (B). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

#### 5.2.4.2. Validation du modèle

Les coefficients de corrélation issus de la régression linéaire entre les valeurs calculées et les valeurs mesurées de la conductance stomatique sont hautement significatifs ( $\alpha=0,001$ ) (Figure 40). Ils permettent de considérer le modèle comme acceptable pour estimer la conductance stomatique dans les limites des gammes de valeurs expérimentales utilisées pour le définir (Tableau 13).

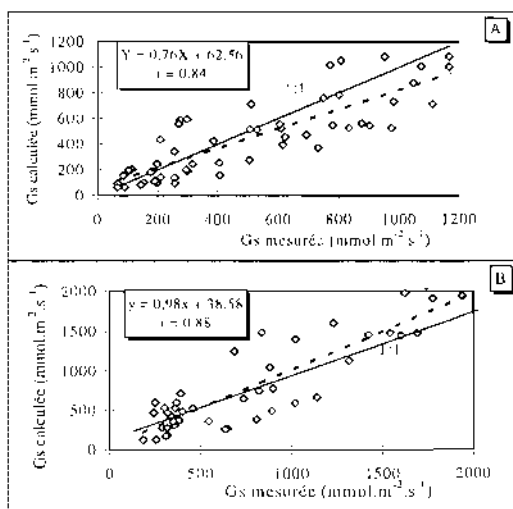


Figure 40. Relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à partir du modèle chez *Indigofera oblongifolia* (A) et chez *Indigofera tinctoria* (B). En trait plein, la bissectrice (1:1) et en tirets, la régression linéaire entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées par le modèle.

Tableau 13 : Gammes des valeurs expérimentales utilisées dans le modèle.

	<i>Indigofera oblongifolia</i>		<i>Indigofera tinctoria</i>	
	gamme	n	gamme	n
PAR ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	31,9/2026	53	18/2090	44
D.P.V.S. (KPa)	1,2/8,4	53	1,1/6,9	44
TT ( $^{\circ}\text{C}$ )	19,4/44,3	53	20,4/41	44
Ts (MPa)	-0,50/-2,60	53	-0,69/-2,85	44

### 5.3. Discussion

Le tableau 14 indique les principaux résultats relatifs au fonctionnement hydrique des deux *Indigofera* étudiées. La discussion tentera de situer ces résultats par rapport aux différents travaux relatifs aux réponses des ligneux à la contrainte hydrique dans les régions tropicales semi-arides.

Tableau 14 : Principales grandeurs écophysiologicals caractéristiques du fonctionnement hydrique de *Indigofera oblongifolia* à Bokhol et *Indigofera tinctoria* à Lam-Lam.

	Tsb SH	Tsb SS	Tsmax SH	Tsmax SS	Delta SH	Delta SS	Gmax SH	Gmax SS	D.P.V S SH	D.P.V S SS	Kh SH	Kh SS	D.P.V S <sub>c</sub> (KPa)	Tfop ( $^{\circ}\text{C}$ )	Ts0 (MPa)	Tsc (MPa)	PARo <sub>100</sub> ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )
IO	0,36	-0,48	-2,10	2,30	1,75	1,52	706,50	792,35	5,82	8,37	30,3	3,2	4,00	33	-2,60	-1,7	714,28
IT	0,27	-0,50	-1,77	-2,24	1,50	1,74	1132,5	876,70	5,17	6,73	50,0	6,6	4,3	33	-2,90	-1,66	357,14

Tfop = Température foliaire optimale ; Ts0 = Tension de sève lorsque la conductance s'annule ; Tsc = Tension de sève critique qui provoque un début de fermeture stomatique ; PARo<sub>100</sub> = rayonnement photosynthétiquement actif nécessaire pour obtenir 100 % de conductance stomatique quand les autres paramètres ne sont pas limitants.

Il apparaît nettement que pour les deux espèces, les tensions de sève de base (Tsb) et maximale (Tsmax) présentent une variation inter-saisonnière bien corrélée avec le stock hydrique du sol calculé sur la tranche de sol (0-60 cm). Elles sont minimales pendant la saison humide et maximales en saison sèche. Ces résultats sont comparables aux observations effectuées par de nombreux auteurs sur les ligneux en zone tropicale semi-aride : Fournier (1993) et Diouf (1996) dans le Sahel sénégalais, Smith *et al.*, (1995) dans le sud de l'Amérique et Eyog-Maig (1993) au Cameroun. En zone aride tempérée, Peltier *et al.* (1992) ont effectué le même constat sur *Argania spinosa* (L.) Skeels au Maroc. Ces résultats peuvent

être mis en relation avec le fait que l'alternance saison humide-saison sèche conditionne la disponibilité en eau du sol et l'intensité de la demande évaporative de l'atmosphère.

En saison humide, les tensions de sève de base sont très proches pour les deux espèces avec en moyenne des potentiels de  $-0,27$  MPa pour *Indigofera tinctoria* et  $-0,36$  MPa pour *Indigofera oblongifolia*.

Par ailleurs, il est bien connu que la tension de sève de base est sous l'influence de l'humidité du sol tandis que la tension de sève maximum dépend plutôt de la demande évaporative.

Dans les régions tropicales arides ou semi-arides, on rencontre des valeurs voisines de Tsb en saison humide. Ainsi, Fournier (1995) rapporte des Tsb de l'ordre de  $-0,3$  MPa sur *Ziziphus mauritiana*, de  $-0,4$  MPa sur *Acacia senegal* et de  $-0,4$  MPa sur *Combretum glutinosum* au Sénégal. Roupsard *et al.* (1997) mentionnent des potentiels de base moyens de l'ordre de  $-0,19$  MPa sur *Faidherbia albida* dans la région de Dossi au Burkina Faso. Eyog-Matig (1993) note des valeurs moyennes de  $-0,59$  MPa sur *Dalbergia sissoo* et de  $-0,41$  MPa sur *Khaya senegalensis* au Cameroun.

Cependant, ces mêmes travaux révèlent sur les mêmes sites des valeurs de Tsb inférieures aux nôtres pour d'autres espèces ligneuses. Fournier (1995) trouve des Tsb de l'ordre de  $-0,5$  MPa sur *Acacia raddiana*, de  $-1,3$  MPa sur *Balanites aegyptiaca* et de  $-3,0$  sur *Boscia senegalensis*. Eyog-Matig (1993) obtient des valeurs moyennes de potentiel hydrique de base de  $-0,52$  MPa sur *Eucalyptus camaldulensis* et de  $-0,56$  MPa sur *Azadirachta indica*. Par ailleurs, Diouf (1996) note une Tsb moyenne de l'ordre de  $-0,64$  MPa sur *Acacia raddiana* à Dahra au Sénégal. De même, à Las Vegas (Etats-Unis d'Amérique), Smith *et al.* (1995) rapportent que les potentiels hydriques de base mesurés sur *Ephedra nevadensis* et *Lappopappus cooperi* varient de  $-0,75$  MPa à  $-1,5$  MPa en saison humide.

En saison sèche, les valeurs moyennes de tensions de sève de base sont voisines pour les deux espèces :  $-0,48$  MPa pour *Indigofera oblongifolia* et  $-0,50$  MPa pour *Indigofera tinctoria*. Cependant les maxima sont plus bas chez *Indigofera tinctoria* ( $-0,83$  MPa contre  $-0,55$  MPa pour *Indigofera oblongifolia*).

Ces résultats suggèrent que les contraintes hydriques auxquelles est soumise *Indigofera tinctoria* sont plus fortes que celles subies par *Indigofera oblongifolia*. Si l'on sait que le D.P.V.S. est plus élevé en saison sèche à Bokhol qu'à Lam-Lam, on ne peut attribuer ces résultats qu'à la réduction des réserves hydriques du sol qui est plus accentuée au niveau de la station de Lam-Lam en raison certainement de sa plus faible capacité de rétention du sol.

En effet, sur cette station, le profil d'humectation maximum s'est déprécié de 71% en fin de saison sèche alors qu'il n'a diminué que de 51% au niveau de la station de Bokhol.

Nos valeurs de tension de sève de base de saison sèche sont inférieures à celles obtenues sur les arbres dans les régions tropicales semi-arides. Ainsi, Fournier (1995) mentionne des tensions de sève de base qui varient entre -1,1 et -5,1 MPa pour six espèces ligneuses sahéliennes au Sénégal (*Ziziphus mauritiana*, *Acacia senegal*, *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Combretum glutinosum*). Eyog-Matig (1993) rapporte des potentiels de base moyens compris entre -2,41 et -2,83 MPa pour *Azadirachta indica*, *Dalbergia sissoo*, *Eucalyptus camaldulensis* et *Khaya senegalensis* au Cameroun. Diouf (1996) note une Tsb de -2,38 MPa pour *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* alors que Rouspard *et al.* (1997) soulignent que chez *Faidherbia albida*, elle peut atteindre -1,62 MPa. En région tempérée, Peltier *et al.* (1992) ont observé des valeurs de Tsb supérieures aux nôtres sur *Argania spinosa* (-1,3 MPa) sous climat aride au Maroc.

En ce qui concerne la tension de sève maximum, nous n'avons pas noté de différence marquée entre les deux espèces étudiées en saison humide (-2,10 MPa pour *Indigofera oblongifolia* et -1,77 MPa pour *Indigofera tinctoria*) comme en saison sèche (-2,00 MPa pour *Indigofera oblongifolia* et -2,24 MPa pour *Indigofera tinctoria*).

Cependant, l'amplitude journalière de tension de sève (Delta), indice de l'intensité du flux transpiratoire, présente une évolution inter-saisonnière différente pour les deux espèces. En effet, ce paramètre diminue lorsqu'on passe de la saison humide à la saison sèche chez *Indigofera oblongifolia* (1,75 à 1,52), contrairement à *Indigofera tinctoria* où il augmente (1,50 à 1,74). Cette évolution du Delta est révélatrice d'une plus forte réduction des pertes d'eau par transpiration chez *Indigofera oblongifolia*. Il faut souligner que ces différences interspécifiques sont dues plus à des différences de tension de sève maximum qu'à des tensions de sève de base moyennes voisines en saison sèche.

La diminution du Delta lorsqu'on passe de la saison humide à la saison sèche notée chez *Indigofera oblongifolia* est soulignée par Fournier (1995), Diouf (1996) et Rouspard *et al.* (1997) sur des arbres caducifoliés en zone tropicale semi-aride. Par ailleurs, les valeurs que nous avons trouvées pour les deux *Indigofera* étudiées entrent dans la gamme de celles données par ces derniers auteurs (0,5 à 3 MPa).

Les valeurs de gain de tension qui varient d'une part de 82 % à 91 % pour *Indigofera oblongifolia* et d'autre part de 87 % à 94 % pour *Indigofera tinctoria* illustrent une grande capacité des deux arbrisseaux étudiés à se réhydrater en fin de journée. Les valeurs de gain de tension sont comparables à celles obtenues sur les arbres et les arbustes sahéliens tels

*Acacia raddiana* (70 à 98 %, Diouf, 1996) ; *Acacia senegal*, *Combretum glutinosum*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis* et *Ziziphus mauritiana* (76 à 91 %, Fournier, 1995).

La comparaison des cinétiques journalières moyennes de Ts et de Gs en relation avec le gradient de pression de vapeur saturante (D.P.V.S.) fait ressortir de nettes différences entre les deux arbrisseaux étudiés. Elle révèle aussi d'importants contrastes entre saison sèche et saison humide. Ainsi, chez *Indigofera oblongifolia*, on constate une fermeture partielle des stomates qui intervient de façon plus précoce (9 h) que chez *Indigofera tinctoria* (12 h). Ceci permet ainsi à *Indigofera oblongifolia* de limiter les pertes d'eau pendant les heures de la journée où la demande évaporative de l'atmosphère est trop forte. Ce comportement de *Indigofera oblongifolia* est souligné couramment chez les arbres et arbustes des zones arides ou semi-arides tropicales comme *Sesbania sesban* en conditions d'irrigation limitantes (Bradbury, 1990), *Acacia tortilis* (Diouf, 1996), *Combretum glutinosum*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis* *Ziziphus mauritiana* (Fournier, 1995), *Eucalyptus camaludensis*, *Azadirachta indica* en saison sèche et *Khaya senegalensis* (Eyog-Matig, 1993), *Haplopappus cooperi* (Smith *et al.*, 1995).

Le comportement relevé chez *Indigofera tinctoria* a été aussi démontré chez des espèces comme *Dalbergia sisso*, et *Azadirachta indica* en saison humide (Eyog-Matig, 1993), *Acacia nilotica* en conditions expérimentales (Bradbury, 1990).

Les cinétiques journalières moyennes révèlent aussi des contrastes marqués entre les saisons : faibles valeurs de Gs et fortes valeurs de D.P.V.S. et de Ts en saison sèche ; valeurs de Gs élevées et faibles valeurs de D.P.V.S. et de Ts en saison humide.

La conductance stomatique maximale mesurée pour *Indigofera tinctoria* ( $1132 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) est supérieure à celle observée pour *Indigofera oblongifolia* ( $766.56 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). De nombreux travaux réalisés en zone tropicale signalent des valeurs de Gsmax proches des nôtres. Ainsi, Grace *et al.* (1982) observent une Gs de  $1200 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour *Gmelina arborea* et *Tectona grandis* en zone humide du Nigéria (pluviosité = 1200mm). Bradbury (1990) note une Gsmax de  $700 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour *Acacia nilotica* en condition d'alimentation hydrique optimale. Diouf (1996) rapporte une Gsmax de  $726 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour *Acacia raddiana* au Sénégal (P = 445 mm).

Nos valeurs sont par contre largement supérieures à celles mentionnées par Bradbury (1990) sur *Sesbania sesban* en conditions d'alimentation hydrique optimale ( $400 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), par Eyog-Matig (1993) sur *Azadirachta indica*, *Dalbergia sisso*, *Eucalyptus camaludensis* et *Khaya senegalensis* ( $320 \text{ à } 400 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) au Cameroun

( $P = 781$  mm), par Fournier (1995) sur *Acacia raddiana*, *Acacia senegal*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis* et *Combretum glutinosum* (260 à 540  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) au Sénégal (pluviosité = 282 mm), par Smith *et al.* (1995) sur *Ephedra nevadensis* (85 à 120  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) et *haplopappus cooperi* (200 à 275  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) au sud des Etats-unis d'Amérique (pluviosité = 150 mm), et Meinzer *et al.* (1993).

Ces résultats donnent du corps à l'idée que la conductance stomatique maximale est caractéristique de l'espèce et dépend essentiellement du nombre de stomates et de la taille des pores sur les feuilles (Fournier, 1995). Cette grandeur ne serait pas liée à l'appartenance écologique de l'espèce (Bradbury, 1990) ni à sa forme biologique.

En saison sèche, les valeurs moyennes de  $G_{\text{max}}$  obtenues pour les deux espèces sont plus faibles comparées à celles de saison humide. Selon Meinzer (1995), la réduction progressive de la  $G_{\text{max}}$  avec l'installation de la saison sèche peut être mise en relation avec l'épuisement des réserves hydriques du sol. D'après Granier et Collin (1990), il est maintenant bien établi que la sécheresse édaphique provoque une diminution de la conductance stomatique. L'on sait aussi avec Tardieu (1995) qu'un message chimique, l'acide abscissique (ABA) a vraisemblablement un rôle clé pour « informer » les feuilles de la contrainte ressentie au niveau des racines. En effet, cet auteur a observé chez le tournesol que les plantes dont les racines sont en contact avec un sol sec ont plus d'ABA que celles en contact avec un sol humide.

Cependant, la baisse de  $G_{\text{max}}$  est plus marquée chez *Indigofera oblongifolia*. En effet, chez cette dernière, la  $G_{\text{max}}$  a diminué de plus de la moitié (de 766 à 297  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) alors que *Indigofera tinctoria* a vu sa  $G_{\text{max}}$  baisser de 22 % (de 1132,31 à 876,76  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Ce résultat révèle une grande capacité de *Indigofera tinctoria* à maintenir une transpiration et à exploiter les réserves hydriques du sol, malgré un feuillage caduque. Il peut être mis en relation avec la réduction des flux d'eau par la régulation stomatique plus marquée chez *Indigofera oblongifolia* malgré un feuillage permanent que chez *Indigofera tinctoria*. Les feuilles qui perduraient chez *Indigofera oblongifolia* ont maintenu alors leurs stomates quasi-complètement fermés. Il peut aussi s'expliquer par la conductance hydraulique qui est meilleure chez *Indigofera tinctoria* en toute saison. Selon Radoglou *et al.* (1993), la conductance hydraulique joue un rôle important dans l'épuisement des ressources en eau du sol. Enfin, ce résultat laisse penser que malgré un épuisement du stock hydrique plus important pour la station relative à *Indigofera tinctoria*, l'eau disponible pour les plantes y est plus importante que dans la station relative à *Indigofera oblongifolia* (Bokhol) en raison de  $PF_{4,2}$  plus bas.



Notons toutefois que la conductance hydraulique (Kh) a diminué chez les deux espèces au cours de la saison sèche. On constate une PCH de l'ordre de 84 % pour *Indigofera oblongifolia* et de 87 % pour *Indigofera tinctoria* lorsqu'on passe de la saison humide à la saison sèche. Cette perte de conductance hydraulique en phase liquide (sol-feuille) est soulignée par Peltier *et al.* (1992), Eyog-Matig (1993), Améglio *et al.* (1995), Fournier (1995) et Diouf (1996).

La comparaison des valeurs de Kh de saison humide des deux arbrisseaux avec celles calculées par ces auteurs montrent qu'elles sont largement supérieures aux maxima notés par Peltier *et al.* (1992) sur *Argania spinosa* ( $1,5 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ ), par Fournier (1995) sur *Acacia senegal* ( $8,4 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ ) et par Diouf (1996) sur *Acacia raddiana* ( $4,5 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ ).

Concernant *Indigofera oblongifolia* ( $3,2 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ ), nos valeurs minimales de Kh obtenues en saison sèche sont proches de celles trouvées par Fournier (1995) pour les espèces citées ci-dessus (1,6 à 3,9) mais aussi par Diouf (1996) (2,6). Par contre, pour *Indigofera tinctoria* ( $6,6 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ ), elles sont supérieures à celles données par ces auteurs.

Au regard de ces résultats, l'on peut supposer que les propriétés conductrices sont meilleures pour les arbrisseaux comparés aux arbres dans un contexte écologique similaire.

En tout état de cause, la résistance au flux hydraulique dans la plante étant complexe, la perte de la fonction conductrice est souvent interprétée comme le résultat d'une diminution de la conductivité hydraulique globale, soit entre sol et racines du fait du dessèchement du sol (Granier et Collin, 1990), soit dans les vaisseaux conducteurs par embolisation (Cruizat et Tyree, 1990).

L'utilisation du modèle décrit par Jarvis (1976), Jones (1983) et Chambers *et al.* (1985), nous a permis d'analyser l'influence de variables microclimatiques (PAR, température foliaire, D.P.V.S.) ou intrinsèques à la plante (tension de sève) sur le comportement stomatique chez *Indigofera tinctoria* et *Indigofera oblongifolia*.

Le principe de la modélisation a consisté dans un premier temps à rechercher une fonction partielle parmi celles proposées par ces auteurs qui puisse traduire le mieux la réponse des stomates d'une espèce étudiée à une variable quelconque. Dans un deuxième temps, nous avons intégré toutes les fonctions partielles retenues pour chaque espèce dans une équation générale de type multiplicatif.

Les résultats montrent que les réponses stomatiques des deux *Indigofera* correspondent aux mêmes fonctions partielles pour toutes les variables étudiées :

- fonction exponentielle pour le PAR et la tension de sève ;
- fonction linéaire pour le D.P.V.S. ;
- fonction normale pour la température foliaire.

Ces résultats sont en accord avec les observations de Whitehead *et al.* (1981) au Nigéria, Fournier (1995) et Diouf (1996) au Sénégal.

Le rayonnement photosynthétiquement actif qui permet d'obtenir une conductance stomatique optimale (PARop) est plus élevé chez *Indigofera oblongifolia* ( $714 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) que chez *Indigofera tinctoria* ( $357,14 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Cette dernière espèce est donc plus sensible à l'éclairement que la première (*Indigofera oblongifolia*).

Les valeurs de PARop observées pour ces deux *Indigofera* sont comprises dans la gamme de celles obtenues par Whitehead *et al.* (1981) sur *Gmelina arborea* et *Tectona grandis* ( $400 - 800 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) mais aussi par Fournier (1995) et Diouf (1996) sur *Acacia raddiana*, *Acacia senegal*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis* et *Combretum glutinosum* ( $500 - 910 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ).

La température foliaire permettant d'obtenir une conductance stomatique optimale (Tfop) est identique pour les deux espèces ( $33 \text{ }^\circ\text{C}$ ). La gamme de valeurs observées par Fournier (1995) varie de  $30,20 \text{ }^\circ\text{C}$  pour *Boscia senegalensis* à  $34,2 \text{ }^\circ\text{C}$  pour *Ziziphus mauritiana*. Par contre les espèces étudiées par Whitehead *et al.* (1981) sont plus sensibles que nos deux *Indigofera* à la variable température foliaire. Ainsi, *Tectona grandis* donne une réponse stomatique maximale dès que la température foliaire atteint  $20$  à  $28 \text{ }^\circ\text{C}$ .

Le D.P.V.S. au-delà duquel une fermeture stomatique s'amorce est sensiblement égal pour les deux espèces : avec  $4,3 \text{ kPa}$  pour *Indigofera tinctoria* et  $4 \text{ kPa}$  pour *Indigofera oblongifolia*.

Ce seuil de D.P.V.S. est supérieur à ceux que Fournier (1995) et Diouf (1996) ont noté sur les espèces citées plus haut ( $1,64$  à  $2,75 \text{ kPa}$ ). Selon Nilsen *et al.* (1981) des seuils aussi élevés que ceux que nous avons observés se rencontrent chez les phréatophytes qui ont accès à l'eau des nappes profondes. Le manque de données de champ relatives au système racinaire (densité, morphologie, architecture) rend difficile l'interprétation de ce résultat.

La tension de sève critique (Tsc) nécessaire pour déclencher un début de fermeture stomatique est aussi quasi-similaire pour les deux espèces :  $-1,70 \text{ MPa}$  pour *Indigofera oblongifolia* et  $-1,66 \text{ MPa}$  pour *Indigofera tinctoria*. Ces données sont de l'ordre de grandeur donné par Fournier (1995) pour cinq espèces sahéliennes, avec des Tsc comprises entre  $-0,40$  et  $-1,73 \text{ MPa}$ . Elles sont inférieures à la Tsc trouvée par Diouf (1996) sur

*Acacia raddiana* (-2,14 MPa). Il apparaît que les deux espèces d'*Indigofera* ne supportent donc pas une forte déshydratation. Contrairement à nos observations, certains auteurs (Whitehead *et al.* 1981 ; Tardieu, 1995) ne trouvent pas de relation claire entre la tension de sève et la conductance stomatique. D'ailleurs, Tardieu (1995) souligne que l'état hydrique des feuilles dépend de la demande climatique et de l'ouverture des stomates, mais ne contrôle pas les stomates. Il se comporte comme une conséquence des flux d'eau et de la régulation stomatique, et non comme un moyen de contrôle des stomates. En tout état de cause, nous suggérons comme Ritchie et Hinckley (1975) que la relation entre la tension de sève et la Gs est fonction de l'espèce, de l'organe et des conditions environnementales.

En dépit de sa convenance pour décrire les changements journaliers de l'ouverture stomatique (Whitehead *et al.*, 1981 ; Fournier, 1995) comme pour interpréter les mesures réalisées au champ (Diouf, 1996), le modèle reste empirique et comporte des limites. Ces dernières peuvent avoir pour origine les interactions entre les facteurs environnementaux mais aussi les gammes de valeurs de certaines variables (Jarvis, 1976 ; Diouf, 1996).

## QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

Ce travail a été conduit en zone sahélienne au Sénégal. Celle-ci <sup>se</sup>est caractérisée par une dégradation accentuée de l'environnement (Stancioff *et al.*, 1985) <sup>qui</sup>se manifeste surtout par une réduction de la strate ligneuse (Poupon, 1980 ; Sharmann, 1987 ; Vincke, 1996). Il s'en est suivi l'enclenchement d'une spirale de dégradation des sols. Celle-ci se traduit par une accélération des processus d'érosion, un épuisement progressif de la fertilité du sol, une diminution des rendements et par conséquent des revenus, une incapacité à apporter des engrais chimiques, autant d'éléments d'un inexorable cercle vicieux de la pauvreté.

Ainsi, il est impératif de réhabiliter ces écosystèmes dégradés dans le but d'y maintenir des activités socio-économiques durables.

Notre étude cherche à répondre à un tel but et s'insère dans le cadre du programme intitulé "*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*".

Elle représente une contribution à une meilleure connaissance de la diversité des légumineuses prometteuses pour la réhabilitation des terres dégradées et de leurs modalités de survie en conditions d'aridité.

La présente synthèse reprend les grandes lignes des discussions partielles des résultats obtenus.

Pour ce qui concerne l'analyse de la diversité des légumineuses dans la flore ainsi que dans les systèmes écologiques, les résultats obtenus montrent que :

les légumineuses sont relativement bien représentées au Sénégal, avec 16 % des espèces de la flore ;

les *Fabaceae* représentent la principale famille des légumineuses spontanées au Sénégal (77 % des légumineuses). Ce résultat corrobore les observations de Le Houérou (1991) pour l'ensemble de l'Afrique (76 % de *Fabaceae*). Ainsi, la répartition des légumineuses au sein des différentes familles au Sénégal est donc très représentative de l'ensemble africain ;

*Indigofera* est le genre (richesse spécifique) qui renferme le plus d'espèces (43 espèces), suivi du genre *Crotalaria* (33 espèces). Ces deux genres représentent à eux seuls

au Sénégal 26 % des légumineuses spontanées au Sénégal. Malheureusement, ces genres composés essentiellement d'espèces annuelles ou suffrutescentes sont encore mal connus en Afrique (Naegele, 1977).

Au Sénégal, les principaux types biologiques des légumineuses spontanées sont les thérophytes et les phanérophytes. Ceux-ci représentent, selon Grouzis (1988), la meilleure adaptation aux conditions d'aridité qui prédominent au Sénégal. Les thérophytes sont en effet des arido-passives (Evenari *et al.*, 1975) qui passent la saison sèche défavorable sous forme de graines. Ils présentent donc des caractères d'évitement à la sécheresse (Levitt, 1980). Les légumineuses phanérophytes, arido-actives, développent souvent un système racinaire profond (Phillips, 1963 cité par Virginia, 1986) qui leur permet d'utiliser l'eau des nappes phréatiques. Par ailleurs la plupart de ces légumineuses sont des microphylls. Cette caractéristique leur permet de réduire les surfaces évaporantes, et de réguler la transpiration afin de mieux tolérer les conditions de déficit hydrique quasi-permanent pendant la longue saison sèche.

Les légumineuses sont mieux représentées en zone sahélo-soudanienne recevant 800 mm de précipitations annuelles, avec 38 % des espèces. Cette caractéristique s'explique par les conditions hydriques plus favorables qui permettent le développement d'une plus grande diversité des types biologiques. Aux espèces herbacées annuelles, s'ajoutent donc un certain nombre d'espèces pérennes appartenant notamment aux genres *Indigofera*, *Crotalaria*, *Tephrosia* et *Stylosanthes* (Le Houérou, 1991) ; il semble donc que ce sont les légumineuses herbacées qui impriment leur caractère à l'ensemble des taxons.

La nodulation est plus fréquente chez les *Mimosaceae* et les *Fabaceae*. Ces observations corroborent celles de Corby (1974) en Rhodésie, de De Faria *et al.* (1984) au Sud-Est du Brésil et de Nasim et Chaudry (1993) au Pakistan.

Nous avons noté comme Akrimi *et al.* (1995) en Tunisie présaharienne que la nodulation est plus importante chez les légumineuses annuelles que chez les pérennes. Ce résultat s'explique par la dominance des annuelles dans les zones arides où la nodulation est plus importante. En effet, ce sont les espèces adaptées aux conditions de faible disponibilité en eau et en azote des sols sahéliens, notamment les thérophytes ou les *Acacia* nodulées, qui y sont les plus compétitives.

La nodulation diminue avec l'accroissement des précipitations. La fréquence plus élevée de la nodulation dans les zones sèches par rapport aux zones humides a été soulignée par Högborg (1986) ainsi que par Corby (1990). Ducusso (1991) note également une fréquence élevée de la double symbiose nodule-VAM dans ces zones sèches caractérisées par

des sols neutres ou basiques, déficients en azote et relativement mieux pourvus en phosphore. VAM contribuerait à améliorer l'absorption de l'eau, d'oligo-éléments, la nitruration minérale phosphatée et la production d'hormones (Gianinazzi-Pearson, 1982).

Au Sénégal, une part importante des légumineuses (50 %) ont des potentialités de fixation de l'azote atmosphérique et peuvent relever ainsi le niveau de fertilité des sols. Elles appartiennent aussi pour l'essentiel (75 %) aux types biologiques qui offrent le maximum d'adaptation à l'aridité et / ou d'évitement à la sécheresse. Les légumineuses constituent donc un matériel de choix pour la réhabilitation des terres, caractérisées essentiellement par leur pauvreté en azote et des conditions de déficience hydrique. Une telle application nécessite cependant de déterminer leurs modalités d'adaptation aux conditions d'aridité. Cet aspect a été largement abordé par le laboratoire d'Écologie et Ecophysiologie de l'Orstom à Dakar (Fournier, 1995 ; Diouf, 1996 et Kane, 1996) pour ce qui concerne les arbres sahéliens. C'est dans le but d'élargir les connaissances relatives aux réponses à l'aridité des légumineuses sahéliennes que nous avons tenté d'appréhender les réponses à la contrainte hydrique de deux espèces du genre *Indigofera* : *Indigofera oblongifolia* et *Indigofera tinctoria*. L'intérêt porté sur ce genre réside dans le fait que la première partie de ce travail a mis en évidence son importance au Sénégal : grande diversité spécifique, variété de types biologiques et large amplitude écologique. Il se justifie aussi par le caractère pionnier de *Indigofera tinctoria* et de *Indigofera oblongifolia*.

Les résultats obtenus montrent que les deux espèces doivent faire face à des conditions d'aridité à la fois climatique (faiblesse des précipitations, forte saisonnalité et forte demande évaporative) et édaphique (faibles disponibilités en eau du sol avec des stocks sur 0-60 cm de 165 mm pour Lam-Lam et de 124 mm pour Bokhol).

Cependant, les conditions édapho-climatiques ont été plus rigoureuses dans la station de Bokhol relative à *Indigofera oblongifolia* que dans la station de Lam-Lam relative à *Indigofera tinctoria*. En effet, la station de Bokhol a reçu moins de précipitations, d'où d'ailleurs un stock hydrique sur 0-60 cm plus faible (124 mm contre 165 mm pour Lam-Lam) et a connu des maxima de gradient de pression de vapeur saturante plus élevés (8,4 kPa contre 6,1 kPa pour Lam-Lam).

Par ailleurs, nous avons montré que les deux espèces se rencontrent dans des conditions pédologiques contrastées :

- *Indigofera oblongifolia* occupe préférentiellement les sols limono-argileux à pH neutre ; ceux-ci sont aussi caractérisés par une capacité d'échange cationique (9,7 méq %), un taux de saturation (119 %) et des  $pF_{2,2}$  (23 %) et  $pF_{4,2}$  (15 %) élevés ;
- *Indigofera tinctoria* occupe surtout les sols limono-sableux, moyennement acides ; la capacité d'échange cationique (6,8 méq %), le taux de saturation (68 %) et les  $pF_{2,2}$  (20 %) et  $pF_{4,2}$  (10 %) sont relativement bas.

Au regard de ces différences de conditions pédologiques de développement, on peut s'attendre à ce que pendant la saison humide, *Indigofera oblongifolia* soit moins exposée à des contraintes hydriques stationnelles que *Indigofera tinctoria*. En saison sèche, on observerait le contraire. En effet, les sols limono-argileux où se rencontre *Indigofera oblongifolia* retiennent mieux l'eau que les sols limono-sableux où se développe *Indigofera tinctoria* et présentent donc une réserve d'eau qui peut être importante. Cependant, les sols sableux perméables et meubles sont favorables à une pénétration profonde des racines. Ils présentent plus d'avantages pour les plantes que les sols argileux qui retiennent très fortement l'eau (Rognon, 1996).

Tout ceci laisse supposer que les deux espèces vont montrer des réactions différentes vis-à-vis de la contrainte hydrique. Nous avons tenté de mettre en évidence ces différences possibles de comportement par l'analyse des réponses adaptatives des espèces à la contrainte hydrique à toutes les phases de développement (établissement et population adulte).

Les résultats obtenus montrent que les deux espèces développent des mécanismes de survie qui répondent bien aux contraintes hydriques stationnelles auxquelles elles sont susceptibles de faire face selon le stade de développement considéré.

Ainsi, en phase de germination, nous avons mis en évidence la présence d'une inhibition tégumentaire chez les deux *Indigofera*. C'est une caractéristique des plantes de zones arides permettant d'adapter la germination avec des conditions favorables d'humidité. Elle permet aussi d'échelonner la capacité de germination dans le temps et de compenser la forte mortalité des plantules (Cissé, 1986 ; Grouzis, 1992).

Il apparaît aussi que les deux espèces sont tolérantes à la contrainte hydrique au stade germination. En effet, elles sont capables de germer à des potentiels hydriques plus bas que -1,6 MPa, potentiel hydrique correspondant au point de flétrissement permanent ( $pF_{4,2}$ ) (Neffati *et al.*, 1991).

Cependant, *Indigofera tinctoria* a montré une plus grande résistance à la contrainte hydrique en phase de germination. Ce résultat semble être en accord avec l'écologie stationnelle des taxons. En effet, dans les conditions naturelles, les sols limono-argileux où on rencontre *Indigofera oblongifolia* sont gorgés d'eau au moment de la germination en saison humide. Les sols sableux où on retrouve *Indigofera tinctoria* ont une bonne infiltration et les taxons ont généralement à se contenter de la faible humidité des horizons superficiels pour germer. En tout état de cause, une tolérance des taxons au déficit hydrique pendant la germination n'est vraiment avantageuse que lorsqu'elle est combinée à une résistance élevée des plantules à la sécheresse (Cissé, 1986).

Malheureusement, les plantules de *Indigofera tinctoria* ont montré une moindre résistance vis-à-vis du déficit hydrique par rapport à celles de *Indigofera oblongifolia*. C'est en particulier ce que traduit pour *Indigofera oblongifolia* l'allocation plus importante de ressource pour le développement du système racinaire lorsqu'intervient une contrainte hydrique. Cela est aussi illustré par le rapport poids de matières sèches des racines/poids de matières sèches aériennes qui s'accroît avec l'augmentation de la contrainte hydrique pour cette espèce contrairement à *Indigofera tinctoria* où il diminue. Il s'agit là d'une caractéristique commune à la plupart des plantes ligneuses de zones semi-arides (Breman et Kessler, 1995). Celles-ci investissent davantage dans le système racinaire en condition de déficit hydrique dans l'optique d'assurer une plus grande absorption d'eau et d'éléments minéraux pour le développement de la pousse. La plus grande capacité de *Indigofera oblongifolia* à adapter la surface foliaire à la disponibilité en eau du milieu est une caractéristique supplémentaire de résistance à la sécheresse. Selon Subbarao *et al.* (1995), elle figure parmi les attributs de la pousse qui jouent un rôle important dans la régulation de l'utilisation de l'eau. Elle représente une fonction intégrative d'autres caractères tels que : un système racinaire profond, un ajustement osmotique et un contrôle stomatique.

La plus grande résistance des plantules de *Indigofera oblongifolia* à la sécheresse semble aussi traduire une meilleure adaptation des taxons aux conditions offertes par le milieu. En effet, comme nous l'avons déjà souligné plus haut, les sols argileux présentent des caractères pédologiques physiques qui opposent une forte contrainte hydrique aux plantes dès que s'amorce une phase de dessèchement. Sur ce type de substrat, les taxons doivent donc développer des forces de succion plus élevées que sur substrat sableux pour absorber l'eau fortement retenue. Ainsi, nous soutenons l'hypothèse de Alexandre (1990), selon laquelle, les taxons qui se rencontrent dans ces conditions pédologiques sont probablement résistantes au pédoclimat.



Par ailleurs, il convient de souligner qu'à l'image de Grouzis (1988) et de Neffati *et al.* (1991), nous n'avons pas trouvé de relation entre la tolérance des taxons à la sécheresse pendant la germination et pendant les stades ultérieurs de croissance (plantules).

En conditions naturelles, les espèces ont montré des réactions différentes vis-à-vis de l'aridité du milieu. Cependant, les mécanismes qu'elles ont développés pour faire face aux conditions de déficit hydrique relèvent essentiellement de la stratégie d'évitement (Levitt, 1980). Cette dernière permet une économie de l'eau par une réduction des pertes et une amélioration de son emmagasinage par une optimisation de l'absorption racinaire.

Du point de vue de la réduction des pertes en eau, nous avons noté les deux modalités suivantes : la régulation stomatique et la réduction des surfaces transpirantes.

La régulation stomatique intervient de façon beaucoup plus précoce et avec une plus grande ampleur chez *Indigofera oblongifolia* aussi bien à l'échelle journalière que saisonnière.

A l'échelle saisonnière, les données relatives à la conductance stomatique maximale et à l'amplitude de variation diurne de la tension de sève ( $\Delta$ ) l'illustrent bien. En effet, en saison sèche, la conductance stomatique maximale a diminué de plus de 50 % de la valeur de saison humide chez *Indigofera oblongifolia* alors qu'elle n'a diminué que de 30 % chez *Indigofera tinctoria*. Le paramètre  $\Delta$  a diminué en saison sèche pour *Indigofera oblongifolia* alors qu'il a augmenté pour *Indigofera tinctoria*.

A l'échelle journalière, nous avons mis en évidence chez *Indigofera oblongifolia* une fermeture partielle des stomates qui intervient pendant les heures où la demande évaporative de l'atmosphère est la plus forte et cela quelle que soit la saison. Cette fermeture stomatique n'a pas été observée de façon nette chez *Indigofera tinctoria*. Ces observations font remarquer que *Indigofera tinctoria* est capable de maintenir un certain niveau de fonctionnement même pendant les conditions extrêmes de saison sèche. Si un tel comportement est associé à une forte sensibilité du système racinaire à la sécheresse comme le montrent les résultats relatifs aux plantules, l'espèce serait alors potentiellement plus exposée à des dommages dus au déficit hydrique. D'ailleurs, cette particularité peut, en partie, expliquer la plus faible résistance attribuée aux plantules de *Indigofera tinctoria* sur la base du taux de mortalité.

La réduction des surfaces transpirantes est une particularité qui est davantage mise en oeuvre par *Indigofera tinctoria*. Cette dernière perd la quasi-totalité de ses feuilles en pleine saison sèche et parfois des rameaux terminaux ; mais les feuilles qui perdurent conservent un flux transpiratoire quasi-comparable à celui de la saison humide. En revanche,

*Indigofera oblongifolia* ne perd que partiellement son feuillage ; toutefois, les feuilles qui perdurent ne maintiennent qu'une faible ouverture des stomates durant toute la saison sèche.

Du point de vue de l'optimisation de l'absorption racinaire, le manque d'observations au champ relatives au système racinaire nous oblige à rester prudent quant aux modalités développées par les plantes. Cependant, les résultats expérimentaux relatifs à la résistance des plantules au déficit hydrique ont révélé une plus grande adaptabilité du système racinaire de *Indigofera oblongifolia* à la disponibilité en eau du milieu.

Les différences de comportement observées chez les deux espèces aux différents stades de développement sont explicables par les conditions écologiques des zones où elles se développent.

La sénescence précoce des feuilles et parfois des rameaux notée chez *Indigofera tinctoria* combinée avec le maintien d'une activité photosynthétique dans des conditions extrêmes et la forte capacité à allouer les ressources aux parties aériennes (rapport PS/PA faible) représentent une particularité d'une espèce bonne compétitrice. Celle-ci convient parfaitement aux milieux sableux caractérisés par une richesse spécifique relativement plus importante que sur les sols limono-argileux où on rencontre *Indigofera oblongifolia*. La compétition pour l'eau y est forte en raison également de la faible capacité de rétention de ces sols.

En revanche, *Indigofera oblongifolia* se rencontre sur les sols limono-argileux des milieux qui sont relativement pauvres en espèces et où donc la compétition inter-spécifique pourrait être moins importante. Cette espèce développe une stratégie d'évitement très marquée pour faire face aux fortes contraintes hydriques induites pour le substrat argileux.

Au regard de ces caractéristiques on peut retenir que *Indigofera tinctoria* montre une plus grande efficacité hydrique qui lui offre un avantage par rapport à *Indigofera oblongifolia* dans des conditions de déficit hydrique passager (courte durée). Cependant, dans le contexte sahélien de déficit pluviométrique persistant, *Indigofera oblongifolia* est plus susceptible de se maintenir dans les écosystèmes. Cette dernière présente donc plus d'atouts pour la réhabilitation des terrains de parcours dégradés. Par contre, *Indigofera tinctoria* peut être utilisée comme plante productrice de biomasse dans les modes de gestion agrobiologique des sols. Cette biomasse permettrait alors de protéger le sol contre l'érosion, d'amortir les

amplitudes des variables climatiques, de recycler les éléments fertilisants lixiviés en profondeur et de limiter le développement des adventices.

Au terme de cette étude, il nous faut souligner les points qui méritent d'être approfondis si l'on veut optimiser l'utilisation de ces espèces dans des technologies agroforestières de réhabilitation des terres dégradées.

La connaissance des caractéristiques d'enracinement des taxons est capital pour mieux comprendre les mécanismes physiologiques qui déterminent la résistance à la sécheresse des espèces. Elle est aussi indispensable pour mieux déterminer les utilisations possibles de ces taxons en agroforesterie. En effet, l'on sait que la morphologie comme l'architecture ou la vitesse de croissance du système racinaire déterminent la capacité de concurrence d'un taxon.

La tolérance au pâturage et les performances de croissance sont aussi des aspects importants qu'il faut éclairer afin de mieux définir les modes de gestion des parcours qu'on pourrait réhabiliter.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abulfatih H.A., 1995.- Seed germination in Acacia species and their relation to altitudinal gradient in south-western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, **31** : 171-178.
- Adam J.G., 1957.- L'Acheb des sols sablonneux aux environs de Dakar. *Bull. IFAN*, XIX, A, **4**, 1136-1153.
- Akpo L.-E. et 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. et Bâ A.T., 1995. - L'arbre et l'herbe au Sahel : effets de l'arbre sur la composition chimique des pâturages naturels du Nord du Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Revue Méd. Vét.*, **156**, 10, 663-670.
- 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, éd. ORSTOM, 174 p.
- Akrimi N., Jedder H., 1995.- Analyse de la diversité des associations légumineuses - micro-organismes en Tunisie, pp. 70-76. In : Réhabilitation des terres dégradées au nord et sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement de formations pluristrates, Grouzis M. (Ed), Contrat TS3 \* CT92 - 0047, Rapport de troisième année, Dakar, 93 p.
- Alexandre D.Y., 1990.- Morphologie racinaire en relation avec l'organisation du sol. Cas de deux espèces pionnières de Guyanne française : *Goupia glaba* et *Vismia guianensis*. *Cah. ORSTOM, Sér. Pédol.*, Vol. XXV, **4** : 417-422.
- Allen O.N., Allen E.K., 1981.- The Leguminosea : a source book of characteristics, uses and nodulation. University of Wisconsin Press, Madison, WI, E.U., 812 p.
- Améglio T. Cruizat P., Beraud S., 1995.- Alternance tension/pression de la sève dans le xylème chez le noyer pendant l'hiver : conséquences sur la conductance hydraulique des rameaux. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, Biologie et Pathologie Végétale*, **318** : 351-357.
- Anonyme, 1992.- Evaluation hydrologique de l'Afrique sub-saharienne. Pays de l'Afrique de l'ouest. Rapport de pays : Sénégal (non paginé).
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C., Pontanier R., 1993.- Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems of Arid and semiarid Lands. I. A view from the South. *Ecology*, pp. 8-17.
- Benzecri J.P., 1970.- Analyse des données. Publ. Inst. De Stat. De l'Univers. Paris VI.
- Berhaut J., 1967.- Flore du Sénégal. Clairafrique, Dakar. 485 p.

- Berhaut J., 1975.- Flore illustrée du Sénégal, tome IV. Gouvernement du Sénégal, Ministère du développement rural, Direction des eaux et forêts, Dakar, 625 p.
- Berhaut J., 1976.- Flore illustrée du Sénégal, tome V. Gouvernement du Sénégal, Ministère du développement rural, Direction des eaux et forêts, Dakar 658 p.
- Bertiller M.B., Zaixso, P., Irisarri, M. del P., and Brevedan, E.R., 1996.- The establishment of *Festuca pallescens* in arid grasslands in Patagonia (Argentina) : the effect of soil water stress. *Journal of Arid Environments*, **32** : 161-171.
- Bille J. C., 1977.- Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. Travaux Doc. ORSTOM, Paris, 82 p.
- Blanfort V., 1991.- Contribution à l'établissement d'un bilan fourrager pour trois terroirs agropastoraux de la Casamance (Sénégal). Volume 1. Programme ABT-IEMVT-ISRA, 165 p.
- Blank R.R., James A. Young, Ellen Martens and Debra E. Palmquist., 1994.- Influence of temperature and osmotic potential on germination of *Allenrolfea occidentalis* seeds. *Journal of Arid Environments*, **26** : 339-347.
- Boudet G., 1984.- Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères. 4<sup>ème</sup> éd., Paris, Min. de la Coop., 254 p.
- Boudet G., Cortin A., Macher H., 1971.- Esquisse pastorale et esquisse de transhumance de la région du Gourma (République du Mali). Essen, DIWI Gesellschaft für ingenieur beratung, Maisons-Alfort, I.E.M.V.T., *Trav. Agr.* n° 9, 283 p.
- Bradbury, M., 1990.- The effect of water stress on growth and dry matter distribution in juvenile *Sesbania sesban* and *Acacia nilotica*. *Journal of Arid Environments*, **18** : 325-333.
- Breman H. and Kessler J.-J., 1995.- Woody plants in agro-ecosystems of semi-arid regions. Advanced series in agricultural sciences 23. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Briedé J.W., and McKell C.M., 1992.- Germination of seven perennial arid land species, subjected to soil moisture stress. *Journal of Arid Environments*, **23** : 263-270.
- Carrière M., 1984.- Les communautés végétales sahéliennes en Mauritanie (région de Kaedi); Analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacé. Thèse de Doctorat troisième cycle, Université de Paris-Sud. Centre d'Orsay, 231 p.
- Catalan L.A. Macchiavelli, Raul Edgardo., 1991.- Improving germination in *Prosopis flexuosa* D.C. and *Prosopis alba* Griseb. With hot water treatments and scarification. *Seed Sci. And Technol.* **19**, 153-262
- Cavanagh T., 1975.- Germination of Hard-seeded Species (Order Fabales). In germination of Australian Native Plant Seed. *Inkata Press Melbourne*. Sydney.

- Chambers J.I., 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.*, **32** (2), 432-450.
- Champely S., 1997.- Stage d'analyse multivariée : initiation à l'utilisation du logiciel ADE-4. ORSTOM, Dakar, 77 p.
- Chaussat R., Le Deunf Y., 1975. - La germination des semences. Gauthier-Villars, 232p.
- Cissé A.M., 1986.- Dynamique de la strate herbacée des pâturages de la zone sud-sahélienne. Doctorate Thesis, Agricultural University of Wageningen, 211 p.
- Côme D., 1970.- Les obstacles à la germination. *Masson*, Paris, 162 p.
- Conquist A., 1954.- Description du genre *Indigofera*. In : « Flore du Congo belge et du Ruanda Urundi », Vol. 5, p. 117.
- CONSERE, 1995.- Processus d'Elaboration du Plan d'Action pour l'Environnement. Actes du Séminaire de Lancement du Processus d'Elaboration du Plan National d'Action pour l'Environnement, MEPN/CONSERE, 170 p.
- Corby H.D.L., 1974.- Systematic implications of nodulation among rhodesian legumes. *Kirkia*, 301-329.
- Corby H.D.L., 1990.- The incidence of rhizobial nodulation among legumes dominant in the Flora zambesiaca area of Africa. *Kirkia* **13** (2) : 365-375.
- Cornet A., 1981.- Mesure de biomasse et détermination de la production nette aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux au Sénégal. *Acta OEcologica OEcolog. Plant.*, VOL. 2 (16), n°3, pp. 251-266.
- Cornet A., Poupon H., 1977.- Description des facteurs du milieu et de la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. Extrait de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire, Tome 39, série A, 2, Dakar, pp. 242-298.
- Coughenour M. B., Coppock D.L., Rowland M., Ellis J.E., 1989.- Dwarf shrub ecology in Kenya's arid zone : *Indigofera spinosa* as a key forage resource . *Journal of Arid Environments* **18** , 301-312.
- Coughenour, M.B., and Delting, J.K., 1986.- *Acacia tortilis* seed germination responses to water potential and nutrients. *Afr. J. Ecol.*, **24** : 203-205.
- Craufurd P.Q., Ellis R.H., Summerfield R.J., 1996.- Developpement in Cowpea (*Vigna unguiculata*). I. The influence of temperature on seed germination and seedling emergence. *Expl. Agric.* Vol. 32, pp. 1-12.
- Cruiziat P., Melvin T. Tyree 1990.- La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche* **220**, Vol 21, 406-414.

- Dacosta H., 1992. - Economie de l'eau et DRS sur les bassins de versants de Thyssé Kaymor., Synthèse hydrologique 1983-1988, Programme Gestion des Ressources Naturelles. ISRA, CORAF, ORSTOM et IRAT. Dakar, 65 p. + annexes.
- Dagnélie, P. 1980.- Les transformations de variables. Théories et Méthodes statistiques. VOL. 2. Applications agronomiques. *Presses Agronomiques de GEMBLoux*.
- De Faria S. M., Franco A.A., Jesus R.M. de, Menandro M. De S., Baitello J.B., Mucci E.S.F., Dröbereiner J., Sprent J.I., 1984.- New nodulating legume trees from South-East Brazil. *New Phytol.*, **98**, 317-328.
- De Lajudie P., Sy A., Ndoye I., Sylla S., Ndiaye A., Jeder H., Yattara I., Neyra M., Dreyfus B., Lindström K. et Gillis M. 1995.- *Characterization by comparative SDS-Page Protein Profiles of 300 Rhizobia Isolated from Nodules of Arid Regions of Africa*. Poster, International Congress on Nitrogen Fixation, 28 mai - 3 juin 1995, St Petersburg, Russia.
- De Miranda E.E., 1980.- Essai sur les déséquilibres écologiques et agricoles en zone tropicale et semi-aride. Le cas de la région de Maradi au Niger. Thèse U.S.T.L., Montpellier, 186 p.
- Delachave M.E.A., José Figueiredo Pedras, João Domingos Rodrigues, José Antonio Proença Vieira de Moraes, 1994.- Efeito do potencial agua na germinação de sementes de *Stylosanthes guianensis* (aubl.) Sw. *Revista Internacional de Botanica Experimental*, XII, **56** : 127-132
- Devineau J.L., 1986.- Impact écologique de la recolonisation des zones libérées de l'onchocercose dans les vallées burkinabé (Nazinon, Nakambé, Mouhoun, Bougouriba). ORSTOM/OMS/OCP. Projet de lutte contre l'onchocercose. Rapport multigraphié, 2 VOL., 109 p.
- Diallo I., Pascal Danthu, Bienvenu Sambou, Dibor Dione, Assane Goudiaby and Karen Poulsen., 1996.- Effects of different pretreatments on the germination of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. Seeds. *International tree Journal*, Vol. 9. pp. 31-36.
- Diatta M. 1994.- Mises en défens et techniques agroforestières au Sine-Saloum (Sénégal). Effets sur la conservation de l'eau du sol et sur la production primaire. Thèse. Univ. Scientif. L. Pasteur (Strasbourg I), 202 p.
- Diédhiou I., Grouzis M., 1996.- Diversity and nodulation of leguminous Species in relation to life forms and ecological patterns in Senegal. *South african of Botany*.
- Dièye K. 1978.- Evaluation des ressources fourragères par le bilan hydrique. Cas du Ferlo sénégalais. *Colloque sur Méthodes d'inventaire et de surveillance continue des écosystèmes pastoraux sahéliens*. Application au développement. Dakar. 43-86.
- Dijk S.V., 1991.- *Acacia auriculiformis* : Improved germination through seed pretreatment. *Nitrogen Fixing Tree Res. Reports* Vol. 9. pp. 62-63.

- Diouf M., 1993.- L'eau dans le système sol-plante-atmosphère : concepts, méthodes d'étude, application à *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan. Mémoire de D.E.A., Dept. Biologie Végétale, Fac. Sciences et Techniques, UCAD, Dakar, 132 p.
- Diouf M., 1996.- Etude du fonctionnement hydrique et des réponses à l'aridité des ligneux sahéliens Cas de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan en zone soudano-sahélienne du Sénégal. Thèse Doctorat., Dakar 171 p.
- Distel, R.A., Pelac, D.V. and Fernandez, O.A., 1992.- Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. *Rangel. J.*, **14** (1) : 49-55.
- Dommergues Y.R., Diem H.G., Gauthier D.L., Dreyfus B.L., 1984.- Nitrogen-fixing trees in the tropics : potentialities and limitations, 7-13. In : « *Advances in Nitrogen Fixation Research* », Veeger C., Newton W.E. eds, *Nijhoff-Junk-Pudoc Publishers*, Hague-Boston-Lancaster, 760 p.
- Dreyfus B., 1993.- Rapport de prospection des légumineuses fixatrices d'azote. Programme « Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara- Utilisation des légumineuses pérennes et des microorganismes associés pour l'établissement de formations pluristrates ».
- Ducouso M., Colonna J.P., 1991.- Endomycorhization chez de jeunes *Faidherbia albida* A. Chev. : Influence sur la croissance et le développement de l'infection. Colloque sur « *Faidherbia albida* dans les régions tropicales semi-arides de l'Afrique de l'Ouest », ICRISAT, Niamey, avril 1991
- Evenari M., 1957.- Les problèmes physiologiques de la germination. *Bull.Soc. Franç. Physiol. Végét.*, **3**, 4, 105-124
- Evenari M., Schulze E.D., Kappen L., Buschbom V., Lange O.L., 1975.- Adaptive mechanisms in desert plants. in : *Physiological Adaptation to the Environments*, Ed. F.J. Vernberg : III - 129 New York : Intext Educ. Publishers
- Eyog-Matig, O., (1993).- Etude comparée du fonctionnement hydrique de quatre espèces ligneuses utilisées dans les programmes de reboisement du Nord-Cameroun. Thèse de Doctorat, Option : Physiologie végétale, Université de Yaoundé II, 126 p.
- Fady B., 1992.- Effect of osmotic stresses on germination and radicle growth in five provenances of *Abies cephalonica* Loud. *Acta oecologica*, **13** (1), 67-79.
- Falleri E., 1994. - Effect of water stress on germination in six provenances of *Pinus pinaster* Ait. *Seed Sci & Technol.*, **22**, 591-599.
- Farquhar G.D., Schulke E.D., Küppers M., 1980 - Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. And *Corylus avellana* L. A consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to the water loss. *Aust. J. Plant. Physio.* **7**, 315-327.



- Fedorenko, D. E. F., Fernandez, O.A. and Busso, C.A., 1995.- The effect of water stress on top and root growth in *Medicago minima*. *Journal of Arid Environments*, **29** : 47-54.
- 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.
- Fernandez, C.J., Cothren, J.T. and Mc Innes, K.J., 1996.- Partitioning of biomass in water- and nitrogen-stressed cotton during pre-bloom stage. *Journal of Plant Nutrition* **19** (3 &4), 595-617.
- Floret C., Pontanier R., 1982.- L'aridité en Tunisie présaharienne. Travaux et documents de l'ORSTOM, **150**, Paris, 544 p.
- Fournier C., 1995.- Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahélienne (Région du Ferlo, nord-Sénégal). TDM Paris XI, Orsay, 165 p.
- Fyfield and Gregory P.J., 1989.- Effects of Temperature and Water Potential on Germination, Radicle Elongation and Emergence of Mungbean. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 40, N° **215**, pp. 667-674.
- Gianinazzi-Pearson V., 1982.- Importance des mycorhizes dans la nutrition et la physiologie de la plante. In : « *Les Mycorhizes, Partie Intégrante de la Plante : Biologie et Perspective D'utilisation* », Gianinazzi S. and Gianinazzi-Pearson V. Eds, INRA, Paris.
- Gounot M., 1969.- Méthode d'étude quantitative de la végétation. *Masson éd.*, Paris. 314 p.
- Grace, J., Okali, D.U.U., Fasehun, F.E., 1982.- Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *J. Appl. Eco.* **19**, 659-670.
- Granier A., Collin F., 1990.- Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann. Sci. For.* **47**, 189-200.
- Grouzis M., 1988.- Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'oursi, Burkina Faso). Eds de l'ORSTOM, Coll. Etudes et Thèses, 336 p.
- Grouzis M., 1992.- Germination et établissement des plantes annuelles. éd ORSTOM 182 p.
- Grouzis M., 1994.- Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara- Utilisation des légumineuses pérennes et des microorganismes associés pour l'établissement de formations pluristrates. : Prospection des légumineuses au Sénégal, caractéristiques des sites de prélèvement et des échantillons collectés. Rapport *multigr...*, 3 tomes, ORSTOM, Paris.
- Grouzis M., Sicot M., 1980.- Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : influence de quelques facteurs écologiques, 231-237. In : « Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances », Le Houérou H.N. éd., CIPEA, Addis Abeba.

- Grouzis M., Vincke C. et Diédhiou I., 1995.- Vingt ans d'évolution de la strate 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 le rétablissement des formations phrustrates. Rapport de troisième année* », Grouzis M., Ed., EU Programme S'DIII, Contrat TS3\*C192-0047, Orstom, Dakar.
- Haberstock F. 1989.- Comportement écophysiological de deux variétés de graminées pérennes dans la zone nord aride du Mexique. Diplôme d'Agronomie approfondie, INRA/ORSTOM, Gomez-Palacis, 50 p.
- Henderson-Sellers B., 1984.- A new formula for latent heat of vaporization of water as a function of temperature. *Quart. J. R. Met. Soc.* **110** : 1186-1190.
- Hiernaux P., Diarra L., Maïga A., 1989.- Dynamique de la végétation sahélienne après sécheresse. Un bilan de suivi des sites pastoraux du Gourma. Sous-projet "Tendances pastorales", C.I.P.E.A., Bamako, 52 p.
- Hoagland D.R. and Snyder, W.C., 1933.- Nutrition of strawberry plant under controlled conditions. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* **30** : 288-296.
- Hoagland, D.R. and Arnon, D.I., 1938.- The water culture method for growing plants without soil. Univ. Calif. Coll. Agric. Exp. Sta. Circ. 347.
- Högberg P., 1986.- Soil nutrient availability, Root symbiosis and tree species composition in tropical Africa : a review. *Journal of Tropical Ecology*, **2** : 359-372.
- Högberg P., 1992.- Root symbiosis in African dry tropical forests. *Journal of Veg. Sci.* **3** : 393-400.
- Hsiao T.C., 1973.- Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, **24** : 519-570.
- Hutchinson J. et Dalziel J.M., 1958.- Flora of West Tropical Africa. VOL.1, Part 2, Whitefriars Press, London, 828 p.
- Jarvis P.G., 1976.- The interpretation of the variation 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.
- Breman H., Kessler J.-J., 1995.- Woody plant in Agro-ecosystems of semi arid regions.
- Kotowski F., 1926.- Temperature relations to germination of vegetable seeds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **23**, 176-184
- Kramer, P., Kozlowski, T.T., 1979.- Physiology of woody plants. *Academic Press*, London, 811 p.

- L'Huillier I., 1994.- Biodisponibilité du nickel dans les sols ferrallitiques ferritiques de Nouvelle-Calédonie. Effets toxiques de Ni sur le Développement et la physiologie du maïs. Thèse de Doctorat, spécialité: physiologie, Université de Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 249 p.
- Lacoste A., Salanon R., 1969. - Eléments de biogéographie et d'écologie. Nathan-Université, Paris, 189 p.
- Lagerwerff J.V., Ogata, G., and Eagle, H.E., 1961.- Control of osmotic pressure of culture solutions with polyethylene glycol. *Science*, **133** : 1486 - 1487.
- Lawesson E. J., 1990.- Sahelian woody vegetation in Senegal. Kluwer Academic Publishers, Printed in Belgium, *Vegetatio*, n°86 pp. 161-174.
- Le Houérou H., 1991.- Forage species diversity in Africa: an overview of the genetic resources, Vol. I, pp. 99-117. In: Altieri F., Zedan H., NGN.Q., Perrino P., (eds) Crop genetic resources of africa Internat. Board of Plant Genetic Resources. UNEP, IITA, CNR, Rome, Nairobi, Ibadan.
- Le Houérou H.N., 1989.- The Grazing Land of The African Sahel. Ecological Studies **75**, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 282 p.
- Lebrun J. P., 1973.- Enumération des plantes vasculaires du Sénégal. *Maisons-Alfort, IEMVT,ét. bot.* **2** : 209 p.
- Lebrun J. P., Stork A.L., 1992.- Enumération des plantes à fleurs d'Afrique Tropicale.VOL. 2, *Chrysobalanaceae à Apiaceae*, Ed. Conservatoire et Jardin botaniques, Genève, 257 p.
- Legendre L. et Legendre P., 1984. - Ecologie numérique. 1 : Le traitement des données écologiques. 2<sup>e</sup> ed. Masson, Paris, 260 p.
- Levitt J., 1980.- Responses of plants to environmental stresses. Water, radiation, salt and other stresses. VOL. II, Academic Press Inc., 606 p.
- Maignien R., 1965.- Carte pédologique du Sénégal au 1/1000000<sup>ème</sup> + notice explicative. ORSTOM, Dakar.
- Materechera S.A., Dexter, A.R., Alston, A.M. and Kirby, J.M., 1992.- Growth of seedling roots in response to external osmotic stress by polyethylene glycol 20,000. *Plant and Soil*, **143** : 85-91.
- Mc Ginnies W.J., 1960.- Effects of moisture stress and temperature on germination of six ranges grasses. *Agronomic Journal*, **52** : 159-162.
- Meinzer F.C., Goldstein G., Holbrook N.M., Jackson P.,Cavelier J., 1993.- Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant. Cell and Environment*, **16** : 429-436.
- Meinzer F.C., Goldstein G., Jackson P., Holbrook N.M., 1995.-Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species : the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia* , **101**, 514-522 p.

- Miquel S., 1985.- Plantules et premiers stades de croissance des espèces forestières du Gabon : Potentialités d'utilisation en Agroforesterie. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Paris VI, Paris. 158 p.
- Mitja D., 1990.- Influence de la culture itinérante sur la végétation d'une savane humide de la Côte d'Ivoire (Booro-Borotou, Touba). Thèse Doctorat, Université de Paris VI, Paris, 314 p.
- Morat P., 1973.- Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar. Mémoires O.R.S.T.O.M. 68, Paris, 235 p.
- Mynhardt J.E., van Rooyen, M.W. and Theron, G.K., 1994.- Competition ability of two grass species : *Anthepora pubescens* and *Eragrostis curvula*. 1: Yield and biomass allocation. *S. Afr. J. Bot.*, 60 (5) : 269-275.
- Nasim M., Chaudhry A.H., 1993.- A qualitative study of nodulating ability of legumes of Azad Kashmir List. 3. *Gomal Univ. J. Res.*, Vol. 13, N° 1, pp. 33-40.
- Ndiaye M., 1994.- Place des légumineuses pérennes dans les systèmes de production des zones arides et semi-arides du Sénégal. DESS, CRESA, Faculté d'Agronomie. Université Abdou Moumouni, Niamey, 70 p.
- Neffati, M., Akrimi, N., Floret, Ch., Le Floc'h, E., 1991.- Stratégies germinatives de quelques espèces pastorales de la zone semi-aride de Tunisie. Conséquences pour le resemis des parcours, 281-284. In « Actes du quatrième congrès International des terres de parcours », Gaston A., Kernick M., et Le Houérou H.N., Eds, CIRAD (SCIST), Vol. 1, Montpellier, 592 p.
- Ngom A., 1996.- Pour une exploitation rationnelle du charbon de bois : quelques éléments de stratégie. *Senesylva* N° 15, 18-21.
- Nilsen E.T., Sharifi M.R., Rundel P.W., Jarrell W.M., Virginia R.A., 1981.- Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (Honey mesquite) in the Sonoran desert of California. *Ecol.*, 64 : 1381 -1393.
- Nouvellet Y., 1992.- Evolution d'un taillis de formation naturelle en zone soudanienne du Burkina Faso (fascicule 1). Thèse Doc. *Sci. Bot. Trop.*, Univ. Paris VI, 209 p.
- Olivry J.C., 1983.- Le point en 1982 sur la sécheresse en Sénégal et aux îles du Cap-vert. Examens de quelques séries de longues durées (débits et précipitations). Cah. ORSTOM, série hydrologie, Vol. XX. n° 1 : 22 p.
- Olivry J.C., 1983.- Le point en 1982 sur la sécheresse en Sénégal et aux îles du Cap-vert. Examen de quelques séries de longues durées (débits et précipitations). *Cah. Orstom. Sér. Hydrol.*, XX (1), 47-69.
- Owens M.K., Wallace R.B., and Archer S., 1995.- Seed dormancy and persistence of *Acacia berlandieri* and *Leucaena pulverulenta* in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environment* 29 : 15-23.

- Palma B., Vogt, G., and Neville, P., 1996.- Environmental factors that influence germination of seeds of *A. Senegal*, Willd. *International Journal of experimental botany*, **57** (2) : 103-112.
- Pelaez D.V., Boo R.M. and Elia O.R., 1996.- The germination and seedling survival of *Condadia microphylla* Cav. In Argentina. *Journal of Arid Environment*. **32** : 173-179.
- Peltier J.P., El Aboudi A., Carlier G., Doche B., 1992.- Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles d'Arganier (*Argaia spinosa* (L.) Skeels) en début et au cours de la saison sèche dans le sous (Maroc occidental). *Bull. Ecol.*, t. **23** (1-2) : 5-16.
- Penning de Vries, F.T.W. and Djitéye, M.A., 1982.- La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Wageningen, The Netherlands : Pudoc., 525 p.
- Perez-Garcia F., Iriondo, Gonzalez-Bento M.E., Carnes L.F. Tapia J. Prieto C., Plaza R. And Perez C. 1995.- Germination studies in endemic plant species of the Iberian Peninsula. *Israël Journal of Plant Sciences*, Vol. 43, pp. 239-247.
- Phillips W.S., 1963.- Depth of root in soil. *Ecol.*, **44** : 424.
- Poissonet J. , César J. 1972.- Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier ronier de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, Sér. E, **5** : 577-601.
- Pontanier R., M'Hiri A., Aronson J., Akrimi N., Le Floc'h E., 1995.- L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ? Edition John Libbey Eurotext, Paris, 455 p.
- Poupon H., 1979.- Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bull. IFAN*, **41**, A, 1, 44-85.
- Radoglou K., Noitsakis B., and Dafis S., 1993.- Effets de la sécheresse sur l'état hydrique interne de *Pinus brutia* Ten. *Schweiz. Z. Forstwes.* **8** : 639-651.
- Ramade F., 1990.- Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale. Mc Graw-Hil , Paris , 403 p.
- Rankiaer C., 1934.- The life forms of plants and statistical geography. Clarendon Press, Oxford, 632 p..
- Raynal J., 1964.- Etude botanique des pâturages du Centre de Recherches Zootechniques de Dahra-Djioloff (Sénégal). O.R.S.T.O.M., Paris, 99 p.
- Renard C., Boudouresque E., Schmelzer G., Bationo A., 1991.- Evolution de la végétation dans une zone protégée du Sahel (Sadoré, Niger), pp. 289-297. in : Floret C., Serpantie G. Ed. " La jachère en Afrique de l'ouest". Atelier international de Montpellier, Ed. ORSTOM, Paris, 461 p.
- Rhizopoulou S. and Davies, W.J., 1993.- Leaf and root growth dynamics in *Eucalyptus globulus* seedlings grown in drying soil. *Trees*, **8**: 1-8.

- Ritchie G.A., Hinckley T.M., 1975.- The pressure chamber as an instrument for ecological reseach. *Adv. Ecol. Res.* **9**, 165-254 p.
- Ritchie M.E et Tilman D., 1995.- Responses of legumes to herbivores and nutrients during succession on a nitrogen-poor soil. *Ecology*, **76** (8), 2648-2655.
- Ritchie M.E., and Tilman D., 1995.- Responses of legumes to herbivores and nutrients during succession on a nitrogen-poor soil. *Ecology*, **76** (8), 2648-2655.
- Rognon P., 1996.- Sécheresse et aridité : leur impact sur la désertification au Maghreb. *Sécheresse* , **7** : 287-297.
- Romane F., 1972. - Application à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Thèse Docteur-ingénieur Uni. Des Sci. Et Techn. du Languedoc, 124 p.
- Roupsard O, Joly H.J., Dreyer E., 1997.- Fonctionnement hydrique de *Faidherbia albida* adultes, 86-87. In : « Les parcs à *Faidherbia albida* ».
- Sadio S., 1988. - Dégradagation et conservation des sols du Sénégal. 9<sup>e</sup> réunion du comité ouest et centre africain de corrélation des 14 au 23 novembre 1988 Cotonou (Bénin). Direct. Des Recherches sur les Productions Forestières/ISRA, 22 p.
- Saint-Clair P.M., 1980.- Germination du mil exposée à la contrainte hydrique développée par le polyéthylène glycol, comparaison avec le Sorgho. *Agronomie tropicale* XXXV-2, : 178-182.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A., 1965. - Sap pressure in vascular plants. *Sciences* Vol. 148, 339-349.
- Seghieri J., 1990.- Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne au Nord-Cameroun. Thèse de Doctorat, Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 200 p.
- Sharma M.L., 1973.- Simulation of drought and its effects on germination of five pasture species. *Agronomy Journal*, **65** : 982-987.
- Sharmann M., 1987.- Végétation ligneuse sahélienne. GEMS. *Série Sahel*, **7**. Nairobi, 85 p.
- Siqueira L.O.M. Valio I.F.M., 1992. - Germinação de sementes de *Desmodium barbatum* (L.) Benth. *Revista brasil. Bot.* **15** (2) : 135-138.
- Sircoulon J., 1992.- Evolution des climats et des ressources en eau. pp. 57-76. in : Pontie G. et Gaud M. Ed. "L'environnement en Afrique". *Afrique contemporaine* n° **161** (spécial). 294 p.
- Slavik B., 1975.- Methods of studying plant water relations. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, pp 18-20.
- Smith S.O., Herr C.A., Leary K.L. and Piorkowski J.M., 1995.- Soil-plant water relation in a Mojave Desert mixed shrub community : a comparison of three geomorphic surfaces *Journal of Arid Environments* , **29** : 339-351.

- Stancioff A., Staljanssens M., Tappan G., 1985.-Cartographie et télédétection des ressources de la République du Sénégal : étude de la géologie, de l'hydrologie, des sols, de la végétation et des potentialités d'utilisation des sols (feuilles n°1, n°2, n°3, et n°4) au 1/500000<sup>cmc</sup> + notion explicative. USAID/RSI., Ministère de l'Economie des Finances et du Plan, Direction de l'Aménagement du territoire. Dakar.
- Subbarao G.V., Johansen, C., Slinkard, A.E., Nageswara Rao, R.C., Saxena, N.P. and Chauhan, Y.S., 1995.- Strategies for improving drought resistance in grain legumes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **14** (6) : 469-523.
- Sy A., 1995.- Etude de trente quatre légumineuses herbacées du Sénégal : germination des graines et caractérisation de leurs microorganismes symbiotiques. Mémoire de DEA. Fac. Sciences et Techniques, UCAD, Dakar, 52 p.
- Tardieu F., 1995.- Un contrôle conjoint de la transpiration , de l'état hydrique foliaire et de messages chimiques d'origine racinaire chez le tournesol. *OCL* Vol. N° 6 : 465-470.
- Thioulouse J. et Chessel D., 1987.- Les analyses multitableaux en écologie factorielle. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, VOL. 8, p. 463-480.
- Tine S., 1994. - Etude des précipitations dans la région de Thiès. Mémoire de maîtrise de géologie, UCAD Fac. Lettres et Sci. Humaines Dakar 84 p.
- Tomar V.S., O'Tool, 1982. - A field study on leaf water potentiel, transpiration and plant resistance to water flow in rice. *Crop.sci.*, **22** : 5-10.
- Trochain J., 1940.- Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, 2, Librairie Larose, Paris, 433 p.
- Turner N.C., 1981. - Techniques and experimental approaches for the measurement of plant status. *Plant and Soil*, **58**, 339-366.
- Virginia R.A., 1986.- Soil developpment under legume tree canopies. *For Ecol. Manage.* **16**, 69-79.
- Webber R.A., 1972.- Use of boundery line the analysis ofbiological data. *J. Hort.sci.* **47**, 309-319.
- Went F.W. 1953. - The effects of rain and temperature on plant distribution in the desert. Proceedings of International Symposium on Desert Research. May 1952. *Research Council of Israel Special Publication.* **2** :230-240.
- West D.W., Merrigan, I.F., Taylor, J.A. and Collins, G.M., 1980.- Growth of ornamental plants irrigated with nutrient or polyethylene glycol solutions of different osmotic potentials. *Plant and Soil*, **56**: 99-111.
- Whitehead D., Okali D.U.U. et Faschun F.E., 1981.- Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 571-587.

- Youmbi E., Clair-Maczulajtys D., Bory G., 1994 - Facteurs contrôlant la germination des graines de Safoutier [*Dacryodes edulis* (Don) Lam.]. Rev. Rés. Agr. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride, 6, 9-18.
- Zekri M., 1995.- PEG stress altered *Citrus* root and leaf mineral concentrations. *Journal of Plant Nutrition* **18** (6) : 1087-1102.
- Zougrana I., 1993. - Les jachères Nord-soudaniennes du Burkina Faso. I.- Diversité, stabilité et évolution des communautés végétales. II.- Analyse de la reconstitution de la végétation herbacée, pp. 351 - 359. In Floret C., Serpantie G. Ed. " La jachère en Afrique de l'ouest". Atelier international de Montpellier, Ed. ORSTOM, Paris, 461 p.



## LISTE DES ESPECES CITEES DANS LE TEXTE

*Abies cephalonica* Loud.  
*Acacia auriculiformis* (A. Cunn. Ex Benth.)  
*Acacia berlandieri*  
*Acacia nilotica* (L.) Willd.  
*Acacia senegal* Willd.  
*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (Savi) Brenan  
*Adansonia digitata* L.  
*Aerva javanica* (Burm.) Juss.  
*Aeschynomene indica* L.  
*Alternanthera sessilis* (L.) R. Br.  
*Alysicarpus ovalifolius* (S. Et Th.) Léon  
*Amaranthus graecizans* L.  
*Andropogon gayanus* Kunth.  
*Andropogon pseudapricus* Stapf.  
*Anogeisus leiocarpus* (DC.) G. Et Perr.  
*Argania spinosa* (L.) Skeels  
*Aristida mutabilis* Trin.  
*Azadirachta indica* A. Juss.  
*Balanites aegyptiaca* (L.) Del.  
*Borassus aethiopicum* Mart.  
*Boscia senegalensis* (Pers.) Lam.  
*Brachiaria lata* (Schum.) Hubb.  
*Brachiaria deflexa* (Sch.) Hubb.  
*Calotropis procera* Ait.  
*Cassia italica* (Mill.) Lam.  
*Cassia mimosoides* L.  
*Cassia obtusifolia* L.  
*Cassia occidentalis* L.  
*Cenchrus biflorus* Roxb.  
*Chloris prieurii* Kunth.  
*Cienfugosia digitata* Cav.  
*Cleome gynandra* L.  
*Coleus blumei* Benth.  
*Combretum glutinosum* Perr.  
*Combretum micranthum* G. Don.  
*Combretum nigricans* Lepr.  
*Condalia microphylla*  
*Cordyla pinnata* (Lepr.) Miln.-Red.  
*Crotalaria macrocalyx* Benth.  
*Crotalaria podocarpa* DC.  
*Cyperus cuspidatus* H.B.K.  
*Cyperus haspan* L.  
*Cyperus iria* L.  
*Cyperus macrostachys* Böck.  
*Cyperus maritimus* Poir.

*Dacryodes edulis* (Don) Lam.  
*Dactyloctenium aegyptium* Beauv.  
*Dalbergia sissoo* Roxb.  
*Desmodium barbatum* (L.) Benth.  
*Dichantium annulatum* Stapf.  
*Digitaria gayana* Stapf.  
*Echinochloa colona* Link.  
*Echinochloa stagnina* P. Beauv.  
*Elionorus elegans* Kunth.  
*Elytrophorus spicatus* A. Cam.  
*Ephedia nevadensis* Wats.  
*Eragrostis pilosa* P. Beauv.  
*Eragrostis rigidior* Pilger  
*Eragrostis tenella* Roem. et Sch.  
*Eragrostis tremula* Hochst.  
*Eriochloa acrotricha* Hack.  
*Eucalyptus camaldulensis* Dehn.  
*Eucalyptus globulus* Labill.  
*Faidherbia albida* (Del) A. Chev. Seeds.  
*Festuca pallescens* (St. Ives)  
*Fimbristylis hispidula*  
*Gisekia pharnacioides* L.  
*Gmelia arborea* Roxb.  
*Gossypium hirsutum* L.  
*Grewia bicolor* Juss.  
*Guiera senegalensis* J.F. Gmel.  
*Haplopappus cooperi* Torr. et A. Gray.  
*Heleocharis atropurpurea* Kunth.  
*Heliotropium bacciferum* Forsk.  
*Indigofera aspera* Perr.  
*Indigofera astragalina* DC.  
*Indigofera colutea* (Burm.) Merr.  
*Indigofera macrocalyx* G. et Perr.  
*Indigofera oblongifolia* Forsk.  
*Indigofera pilosa* Poir.  
*Indigofera senegalensis* Lam.  
*Indigofera tinctoria* L.  
*Ipomaea asarifolia* (Desr.) R. et Sch.  
*Ipomaea eriocarpa* R. Br.  
*Ipomaea pes-tigridis* L.  
*Ipomaea vagans* Bak.  
*Khaya senegalensis* (Ders.) A. Juss.  
*Leucaena pulverulenta*  
*Ludwigia senegalensis* (DC.) Troch.  
*Medicago minima* (L.) Bartal.  
*Merremia pinnata* (Hochst.) Hallier.  
*Merremia tridentata* (L.) Hallier  
*Mitracarpus scaber* Zucc.  
*Onobrychis peduncularis* (Cw.) DC.  
*Onobrychis pulverulenta*

*Oryza barthii* A. Chev.  
*Pandiaka angustifolia*  
*Panicum laetum* Kunth.  
*Panicum subalbidum* Kunth.  
*Pennisetum pedicellatum* Trin.  
*Phyllanthus amarus* Sch. Et Th.  
*Physalis angulata* L.  
*Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst.  
*Piliostigma thoningii* (Sch.) Miln.-Redh.  
*Piptochaetium naportaense* Speg.  
*Polycarpea corymbosa* (L.) Lam.  
*Prosopis alba* Griseb  
*Prosopis flexuosa* DC.  
*Pterocarpus erinaceus* Poir.  
*Pterocarpus lucens* Lepr.  
*Rothia hirsuta* (G. Et Perr.) Hiern.  
*Salsola vermiculata*  
*Schoenofeldia gracilis* Kunth.  
*Scirpus jacobii* Poir.  
*Scirpus maritimus* L.  
*Sesbania sesban* (L.) Merrill.  
*Setaria pallidifusca* Stapf. Et Hubb.  
*Spermacoce verticillata*  
*Sporobolus helvolus* Dur et Sch.  
*Sporobolus robustus* Kunth.  
*Sterculia setigera* Del.  
*Stipa tenuis* Phil.  
*Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.  
*Tectona grandis* L.  
*Tephrosia purpurea* Pers.  
*Tragus berteronianus* Schultes  
*Trianthema portulacastrum* L.  
*Vicia faba*  
*Vigna radiata* (L.) Wilczek  
*Vigna unguiculata* (L.) Walp.  
*Ziziphus mauritiana* Lam.  
*Zornia glochidiata* Reichb.

*Oryza barthii* A. Chev.  
*Pandiaka angustifolia*  
*Panicum laetum* Kunth.  
*Panicum subalbidum* Kunth.  
*Pennisetum pedicellatum* Trin.  
*Phyllanthus amarus* Sch. Et Th.  
*Physalis angulata* L.  
*Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst.  
*Piliostigma thoningii* (Sch.) Miln.-Redh.  
*Piptochaetium naportaense* Speg.  
*Polycarpea corymbosa* (L.) Lam.  
*Prosopis alba* Griseb  
*Prosopis flexuosa* DC.  
*Pterocarpus erinaceus* Poir.  
*Pterocarpus lucens* Lepr.  
*Rothia hirsuta* (G. Et Perr.) Hiern.  
*Salsola vermiculata*  
*Schoenofeldia gracilis* Kunth.  
*Scirpus jacobii* Poir.  
*Scirpus maritimus* L.  
*Sesbania sesban* (L.) Merrill.  
*Setaria pallidifusca* Stapf. Et Hubb.  
*Spermacoce verticillata*  
*Sporobolus helvolus* Dur et Sch.  
*Sporobolus robustus* Kunth.  
*Sterculia setigera* Del.  
*Stipa tenuis* Phil.  
*Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw.  
*Tectona grandis* L.  
*Tephrosia purpurea* Pers.  
*Tragus berteronianus* Schultes  
*Trianthema portulacastrum* L.  
*Vicia faba*  
*Vigna radiata* (L.) Wilczek  
*Vigna unguiculata* (L.) Walp.  
*Ziziphus mauritiana* Lam.  
*Zornia glochidiata* Reichb.

Données floristiques.....	40
Données pédologiques.....	41
3.1.2.2. Traitement des données.....	41
3.2. Résultats.....	42
3.2.1. L'analyse floristique par analyse factorielle des correspondances (AFC).....	42
3.2.2. L'analyse des données écologiques par analyse en composantes principales (ACP).....	45
3.2.3. Les déterminants écologiques des données floristiques : l'analyse de co-Inertie.....	48
3.4. Discussion.....	50

## TROISIÈME PARTIE : RÉPONSES ADAPTATIVES DES DEUX ESPÈCES À LA CONTRAINTÉ HYDRIQUE..... 52

<b>Chapitre 4 : Réponses adaptatives des deux espèces d'<i>Indigofera</i> au cours de la phase d'établissement ...</b>	<b>53</b>
4.1. Germination.....	54
4.1.1. Quelques définitions.....	54
4.1.2. Matériel et méthodes.....	54
4.1.2.1. Conditions expérimentales.....	54
4.1.2.2. Recherche de la température optimale de germination.....	55
4.1.2.3. Mise en évidence de l'inhibition tégumentaire.....	55
4.1.2.4. Sécheresse simulée et germination.....	56
4.1.2.5. Expression des résultats.....	57
4.1.3. Résultats.....	58
4.1.3.1. Effet de la Température.....	58
4.1.3.2. Effet des Prétraitements.....	59
4.1.3.3. Influence du déficit hydrique.....	61
4.1.4. Discussion.....	62
4.1.4.1. Température.....	62
4.1.4.2. Prétraitement.....	63
4.1.4.3. Contrainte hydrique.....	65
4.2. Plantules.....	67
4.2.1. Méthodes d'étude.....	67
4.2.1.1. Dispositif expérimental (figure 18).....	67
4.2.1.2. Conditions nutritives.....	68
4.2.1.3. Échantillonnage.....	69
4.2.1.4. Conditions climatiques.....	70
4.2.1.5. Variables étudiées et traitement des données.....	70
4.2.2. Résultats.....	71
4.2.2.1. Effet de la contrainte hydrique sur le taux de survie.....	71
4.2.2.2. Effet de la contrainte hydrique sur la phytomasse.....	73
4.2.2.3. Effet de la contrainte hydrique sur les variables morphologiques.....	76
4.2.3. Discussion .....	77
<b>Chapitre 5 : Réponses adaptatives des deux <i>Indigofera</i> en conditions naturelles.....</b>	<b>80</b>
5.1. Matériel et méthodes.....	80
5.1.1. Les stations d'étude (figure 29).....	80
- 5.1.1.1. Station de Bokhol.....	80
5.1.1.2. Station de Lam-Lam.....	83
5.1.2. Méthodes d'étude.....	84
5.1.2.1. Pluviométrie et humidité du sol.....	84
5.1.2.2. Phénologie.....	84
5.1.2.3. Mesures des paramètres hydriques de la plante.....	85
Tension de sève.....	85
Conductance stomatique (Gs) et transpiration (Tr).....	86
5.1.2.4. Mesures des paramètres microclimatiques.....	86
5.1.2.5. Conductance hydraulique spécifique maximale.....	87
5.1.2.6. Conductance stomatique normalisée.....	87
5.2. Résultats.....	88
5.2.1. Évolution saisonnière des profils hydriques.....	88

5.2.2. Evolution saisonnière de la tension de sève de base (Tsb) et de la tension de sève maximum (Tsm <sub>ax</sub> )	90
5.2.3. Evolution saisonnière de la tension de sève (Ts), de la conductance stomatique (Gs) en relation avec le D.P.V.S.	93
5.2.3.1. Saison humide	94
5.2.3.2. Saison sèche	94
5.2.3.3. En Saison humide	95
5.2.3.4. En saison sèche	96
5.2.3.5. Synthèse et conclusion	96
5.2.4. Réponses de la conductance stomatique aux facteurs influençant le fonctionnement hydrique de la plante	97
5.2.4.1. Application du modèle	97
Relation entre la conductance stomatique et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)	97
Relation entre la conductance stomatique et la température foliaire	98
Relation entre la conductance stomatique et le gradient de pression de vapeur saturante (D.P.V.S.)	98
Relation entre la conductance stomatique et la tension de sève	99
5.2.4.2. Validation du modèle	100
5.3. Discussion	101

## **QUATRIÈME PARTIE : DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION ..... 109**

## **RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES ..... 117**

## **LISTE DES ESPÈCES ..... 130**