



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

FACULTE DES SCIENCES & TECHNIQUES

U.F.R. Sciences & Techniques Biologiques

Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie, Ressources Procédés Produit Environnement 

Thèse

Présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

en Biologie Forestière

par

Nianguiri Moussa KONATE

*Diversité interspécifique d'efficience d'utilisation de
l'eau des acacias sahéliens et australiens*

Soutenue publiquement le 12 Juillet 2010 devant la commission d'examen :

Rapporteurs: Philippe THALER, Chercheur HDR, CIRAD Montpellier

Franck BRIGNOLAS, Professeur, Université d'Orléans

Examineurs: Fabienne TATIN-FROUX, Maître de Conférences, Université de Franche-Comté

Erwin DREYER, Directeur de Recherche, INRA Nancy (Co-directeur de thèse)

Daniel EPRON, Professeur, Université Henri Poincaré (Directeur de thèse)

UMR INRA UHP 1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières F-54280

Champenois et F- 54500 Vandoeuvre

Remerciements

Je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui ont contribué d'une manière ou d'une autre au bon déroulement et au parachèvement de ce travail :

Je remercie sincèrement les membres du jury :

Philippe Thaler et Franck Brignolas pour avoir accepté d'être rapporteur et pour le temps consacré.

Mme Tatin Froux Fabienne pour avoir accepté d'examiner mes travaux.

Mes encadrants : Daniel Epron et Erwin Dreyer, qui m'ont permis de réaliser ce travail et que je remercie pour leur disponibilité.

Je remercie André Granier, Directeur de l'unité EEF, pour son soutien.

J'exprime toute ma gratitude à toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide pendant ce travail en particulier Daniel Himbert et Pascal Courtois pour les pesées des pots et autres, Jean- Marie Gioria pour le traitement des graines, Pierre Montpied pour les analyses statistiques, Béatrice Richard pour l'extraction de cellulose, Christian Hossan et Claude Bréchet pour les analyses au spectro, Nathalie Ningre pour les photos au MEB, Patrick Gross pour sa disponibilité pour le dépannage du Licor et les stylos, Rosine Gross pour les problèmes administratifs et son infinie gentillesse , Franck Radnai pour la résolution des problèmes informatiques.

Un grand merci à Irène Hummel pour sa disponibilité ainsi que pour les apéros sans oublier Fabien Halkett.

Je remercie toutes les personnes que j'ai côtoyées pendant ce travail.

Enfin, ces remerciements s'adressent plus particulièrement à ma famille, à Hélène et Benoît et à mes amis pour leur appui pour toutes ces années, dans tous les domaines.

Table des Matières

I. Introduction	9
I.1. Le contexte	9
I.2. Objectifs de ce travail.....	15
II. Analyse bibliographique	17
II.1. Aires d'origine des espèces.....	17
II.1.1 Le Sahel	17
II.1.2 L' Australie	17
II.2. Diversité du genre <i>Acacia</i>	20
II.2.1 Taxonomie: Classifications de Bentham (1875) à Maslin et al. (2003)	20
II.2.2 Caractéristiques et morphologie générale	23
II.2.3 Morphologie des acacias	23
II.3. Répartition des acacias dans le monde	24
II.4. Ecologie	25
II.5. Présentation des espèces choisies.....	25
II.5.1 Les espèces sahéliennes	26
II.5.2. Espèces australiennes	32
II.6. Efficience d'utilisation de l'eau	38
II.6.1.Cadre théorique	38
II.6.2. Croissance et efficience d'utilisation de l'eau.....	53
II.6.3. Les indicateurs foliaires et l'efficience d'utilisation de l'eau.....	56
III. Matériel et méthodes.....	59
III.1. Le matériel végétal	59
III.2. Caractérisation de l'aridité des habitats d'origine	59
III.3. Site et condition de culture	61
III.3.1 Expérimentation I	62
III.3.2 Expérimentation II : Différences interspécifiques d'efficience d'utilisation de l'eau des acacias : recherche de déterminants.....	63
III. 4. Mesure de croissance et d'efficience de transpiration	64
III. 5. Mesure des échanges gazeux foliaire.....	65
III 6. Analyse isotopique des différentes fractions organiques	65
III 6.1 Extraction de la cellulose	66
III.7. Détermination de la densité et du ratio stomatique.....	69
III.8. Récapitulation des mesures réalisées.	70
III.9. Analyses statistiques.....	70
IV. Résultats	73

IV.1. Différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation d'eau chez les acacias : effet d'une sécheresse édaphique.	73
IV.1.1. Suivi du contenu relatif en eau du sol (REW) au cours de l'expérimentation.....	73
IV.1.2. Efficacité d'utilisation d'eau :	74
IV.2. Différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau des acacias : recherche de déterminants...85	
IV.2.1 Efficacité d'utilisation d'eau, comparaison des espèces.....	86
IV.2.2 Comparaison des différentes estimations d'efficacité d'utilisation d'eau	91
IV.2.3. Déterminant de l'efficacité d'utilisation d'eau	94
V. Discussion	99
V.1. Variation interspécifique de la discrimination isotopique des feuilles ($\Delta^{13}C_f$)	99
V.2. Stabilité de classement interspécifique de TE entre année.	101
V.3. Relations entre W_i et $\Delta^{13}C_f$, W_i et TE et entre $\Delta^{13}C_f$ et TE.....	102
V.4. Efficacité d'utilisation de l'eau et les traits des plants.....	105
V.5 Relation entre efficacité d'utilisation de l'eau et indice d'aridité (I_M)	108
VI. Conclusions et Perspectives	111
V. Références bibliographiques.....	113

Liste des Abréviations

- a** : Fractionnement contre le $^{13}\text{CO}_2$ durant la diffusion à travers les stomates (‰)
- A** : Assimilation nette de CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- A_{sat}** : Assimilation nette de CO_2 en conditions standardisées (température = 25°C, éclairément saturant ($1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ dans le PAR), CO_2 ambiant ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$))
- b** : Fractionnement contre le $^{13}\text{CO}_2$ par les enzymes de carboxylation (‰)
- C_a** : Fraction molaire de CO_2 dans l'atmosphère ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- C_c** : Fraction molaire de CO_2 au niveau des sites de carboxylation ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- C_i** : Fraction molaire de CO_2 dans les espaces intercellulaires ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
- d** : Fractionnement causé par la photorespiration, la respiration et la diffusion du CO_2 des espaces intercellulaires aux sites de carboxylation (‰)
- g_m** : Conductance interne à la diffusion du ($\text{CO}_2 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- g_s** : Conductance stomatique pour la vapeur d'eau ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- g_{ssat}** : Conductance stomatique pour la vapeur d'eau en conditions standardisées (température = 25°C, éclairément saturant ($1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ dans le PAR), CO_2 ambiant ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$))
- E** : Transpiration foliaire ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- N** : Teneur en azote dans les feuilles (%)
- RGR** : Taux de croissance relative ($\text{g.g}^{-1} \text{ jr}^{-1}$)
- SF** : Surface foliaire m^2
- SLA** : Surfaique massique (m^2/kg)
- LMR** : Rapport entre la biomasse sèche des feuilles et de la biomasse sèche totale
- NAR** : Taux d'assimilation nette (g/cm^2)
- LAR** : Rapport surface foliaire totale : biomasse totale (m^2/kg)
- m_c** : Fraction massique de C dans la biomasse sèche
- R/S** : Rapport entre les biomasses sèches racinaires et aérienne kg kg^{-1}

- REW**: Contenu relatif en eau extractible du sol (%)
- SD** : Densité stomatique (nombre de stomate/mm²)
- RD** : Ratio stomatique (nombre de stomates de la face supérieure/ nombre de stomates de la face inférieure)
- Cons** : Transpiration journalière kg H₂O
- TE** : Efficacité de transpiration (g MS/kg H₂O)
- VPD** : Déficit de saturation de l'air (hPa)
- w_a** : Fraction molaire de vapeur d'eau dans l'atmosphère (mmol H₂O mol⁻¹ air)
- w_i** : Fraction molaire de vapeur d'eau dans la feuille (mmol H₂O mol⁻¹ air)
- W_i** : Efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque (μmol CO₂ mol⁻¹ H₂O)
- Φ_c** : Proportion de carbone perdue lors des processus non photosynthétiques
- Φ_w** : Proportion d'eau perdue lors des processus non photosynthétiques
- Δ¹³C_f** : Discrimination ¹³C/¹²C estimée à partir de la composition isotopique de la feuille (‰).
- Δ¹³C_c** : Discrimination ¹³C/¹²C estimée à partir de la composition isotopique de la cellulose de la feuille (‰).
- δ** : Composition isotopique (‰)
- ΔB** : Biomasse sèche produite (gMS)
- I_M** : Indice d'aridité de Martonne

I. Introduction

I.1. Le contexte

Depuis la fin des années 1960, la région sahélienne est gravement affectée par une répétition de déficits pluviométriques, avec des précipitations sensiblement en dessous des normales des 30 dernières années (Hulme 1996 ; LeBarbé et Lebel 1997 ; Lebel *et al.* 2003 ; Nicholson 1979). De son côté, l'Australie est considérée comme l'une des masses continentales les plus arides au monde. Sa partie méridionale est soumise depuis une décennie à un déficit de pluviométrie historique. Par ailleurs, depuis deux millions d'années le climat australien tend progressivement vers un climat aride (Kershaw *et al.* 2003). Dans les deux cas, ces déficits pluviométriques répétés ont des conséquences néfastes. Dans le cas du Sahel, ils affectent des populations pauvres fortement dépendantes de l'agriculture. En outre la végétation ligneuse des zones sahéliennes fait l'objet d'une surexploitation chronique : le bois est utilisé comme source d'énergie et représente jusqu'à 90 % des sources d'énergies totales utilisées (Hall *et al.* 1993). Des problèmes chroniques comme le surpâturage (Gallais 1975), les changements d'utilisation des sols affectent également les régions sahéliennes (Charney 1975 ; Foley *et al.* 2003). En Australie, pays développé moins dépendant de son agriculture, ces déficits répétés se traduisent par des incendies de forêts de grande ampleur parfois catastrophiques, des problèmes d'alimentation en eau des centres urbains et d'irrigation des terres agricoles.

L'augmentation de la concentration atmosphérique de gaz à effet de serre et plus particulièrement de CO₂ et de méthane, provoque des changements climatiques qui auront vraisemblablement des effets majeurs au XXI^{ème} siècle. Ils entraîneront des dérives de la distribution des précipitations, ainsi qu'une élévation globale du niveau des océans et des températures (Cox *et al.* 2000 ; Reyer *et al.* 2009). Les régions où la pluviométrie baissera sont en particulier les zones continentales d'Asie et d'Amérique du Nord, les zones tropicales d'Afrique au Nord de l'Equateur (zones sahéliennes et soudaniennes actuelles) et au Sud (zone zambézienne actuelle), toute la Côte occidentale Andine de l'Amérique du Sud, le Nord-Est du Brésil, et l'Australie (Raunet 2005). Une forte augmentation de la fréquence d'épisodes de sécheresse en découlera vraisemblablement du fait de l'augmentation de l'évapotranspiration et de la baisse des précipitations.

Une telle péjoration climatique ne pourra qu'exacerber les phénomènes de désertification en conjonction avec la pression grandissante de l'homme et des animaux sur des écosystèmes fragiles et instables (Le Houérou 1993). Les indicateurs de dégradation des ressources végétales sont multiples. Ils se manifestent surtout à travers la diminution du taux de recouvrement et le changement du cortège floristique, par la diminution des espèces pérennes productives au profit des espèces annuelles à faible biomasse (Aïdoud *et al.* 2006). La destruction des espèces pérennes et la perte de la couche arable sous l'action de l'érosion éolienne et hydrique entraînent la dégradation du couvert végétal et peuvent conduire à la désertification (Sarniguet *et al.* 1995).

En effet, la végétation ligneuse joue un rôle fondamental dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes semi-arides. Un des problèmes les plus urgents à résoudre aujourd'hui est la reconstitution des écosystèmes déjà dégradés. Le reboisement de paysages dégradés peut avoir des effets positifs sur le sol et permettre la régénération de communautés ligneuses pérennes (Jones *et al.* 2004). Quand il est couronné de succès, un reboisement peut rétablir l'équilibre entre les différents composants de l'écosystème terrestre, réduire l'effet de serre par séquestration de carbone dans le bois (Harper *et al.* 2007) et dans le sol (Houghton 1990), augmenter la biodiversité et restaurer les services rendus par les écosystèmes (USAID et CILSS 2002). Le reboisement reste l'un des meilleurs moyens pour contrecarrer les effets négatifs de la dégradation des paysages (Wishnie *et al.* 2007).

Pour stabiliser ou restaurer ces paysages, de grands programmes de reboisement ont été mis en œuvre dès les années 1970. Cela s'est traduit par une expansion des plantations dans les régions tropicales et subtropicales, avec environ 3 Mha supplémentaires chaque année et une superficie totale d'environ 100 Mha (FAO 2000). L'introduction d'espèces exotiques à croissance rapide a été communément utilisée comme solution pour faciliter la restauration écologique des paysages dégradés durant le XX^{ième} siècle (Ren *et al.* 2007).

Des résultats probants ont été obtenus dans plusieurs programmes de reboisement : la plantation de près d'un Mha au nord de l'Afrique en figuier de Barbarie (*Opuntia ficus-indica*, *Cactaceae*), en arroche (*Atriplex halimus*, *Chenopodiaceae*) et en *Acacia* australien (*Acacia saligna*, *Mimosaceae*) a donné des bons résultats LeHouérou (1995). Les opérations de réhabilitation effectuées dans le sud de la Tunisie ont permis de reconstituer une steppe très dégradée (LeFloc'h *et al.* 1999). L'introduction de *Acacia coleii* à Maradi au Niger pour ses graines comestibles, a permis de lutter efficacement contre la malnutrition des populations locales qui sévit dans cette zone (Harwood *et al.* 1999). La récupération de 35000 ha de terre

impropre à l'agriculture à Tahoua au Niger (Reij 2005), connue sous le nom « les projets intègres de Keita » a permis des activités agrosylvopastorales, l'augmentation des rendements agricoles, la diversification des cultures (TROFCCA 2006).

Cependant, d'autres programmes de reboisement ont abouti à des échecs. C'est le cas de plusieurs campagnes de reboisements monospécifiques par des espèces exotiques. Ils peuvent réduire la biodiversité, comme dans le cas des plantations d'*Eucalyptus* qui inhibent souvent le développement des semis du sous étage par allélopathie (Healy et Gara 2003) et produisent une litière de faible qualité car riche en composés phénoliques difficilement dégradables par les microorganismes. Certains reboisements se sont heurtés à des problèmes graves dont voici quelques exemples:

1. La brève longévité des espèces introduites, comme dans le cas de *Acacia holosericea* : après une plantation massive à la fin des années 80 au sud du Niger, l'espèce a perdu sa notoriété auprès des organismes forestiers dans les années 90, lorsqu'ils ont constaté qu'il s'agissait d'une espèce à durée de vie assez courte.
2. La réduction des rendements des cultures produites à proximité de certaines plantations : jusqu'à 80 % de réduction ont été notés à proximité de *Prosopis juliflora*, du fait de la pression exercée sur les ressources du sol par leur système racinaire qui s'étend jusqu'à 30 m dans les champs (Prajapati et al. 1971).
3. La diminution considérable du niveau des nappes phréatiques; en Afrique du Sud après des reboisements massifs dans les zones humides, un système de contrôle est mis en place pour gérer les reboisements et leurs impacts sur les réserves hydriques du sol (Dye et Versfeld 2007).
4. La mort des plants suite à l'épuisement de réserves hydriques du sol, comme la mort occasionnelle de jeunes plants d'*Eucalyptus globulus* de 3 à 6 ans dans les plantations du sud-ouest de l'Australie (Harper et al. 2009).

Par ailleurs, d'ici 2050 plus de 17 millions d'hectares seront affectés par la salinisation en Australie (National Land and Water Resources Audit 2001) et plusieurs millions d'hectares de reboisements auront besoin d'une restauration de l'équilibre hydrique en Australie australe.

Pour augmenter les chances de réussite des campagnes de reboisements, l'utilisation d'espèces autochtones comme les acacias est parfois recommandée (Foroughbakhch *et al.* 1987). L'utilisation en particulier de plantations mélangées combinant des espèces à croissance

rapide et des *Acacias* se généralise. Les espèces locales d'*Acacia* sont souvent adaptées aux contraintes hydriques et thermiques des milieux (Deans et Munro 2004), participent à la restauration des sols et permettent des gains de fertilité en fixant des quantités variables d'azote atmosphérique grâce à l'association de leurs systèmes racinaires avec des microorganismes. Certaines peuvent être très complémentaires des cultures associés du point de vue de la consommation d'eau grâce à leur phénologie inversée et leur enracinement profond (Roupsard *et al.* 1999). Elles sont largement connues et utilisées par les populations locales et appétantes pour les animaux (Hagggar *et al.* 1998).

L'utilisation des *Acacias* dans les campagnes de reboisement ne doit pas être automatique, mais nécessite des expérimentations préliminaires. Peng *et al.* (2005) et Vandenbeldt (1991) ont pris le temps d'étudier l'espèce *Acacia auriculiformis* et ont constaté que c'est une espèce à croissance rapide avec une grande potentialité de fertilisation des sols, et qu'elle peut former une couverture forestière sur les sols dégradés. Cette espèce a ensuite été utilisée massivement sur les sols dégradés de Chine subtropicale. Elle a permis la reconstitution de ces zones dégradées et le développement d'espèces locales. Elle s'est effacée graduellement par suite de la compétition exercée par les espèces secondaires locales.

Les nombreuses espèces du genre *Acacia* dominent fréquemment la végétation arborée des régions arides et semi-arides d'Afrique subsaharienne et d'Australie centrale. La productivité et la stabilité de ces écosystèmes forestiers à base d'*Acacia* sont fortement dépendantes de la disponibilité en eau. En effet, les acacias ne sont pas nécessairement très résistants à la contrainte hydrique malgré leur présence dans des milieux semi-arides voire arides. La plupart de ces espèces "évitent" la sécheresse. Leur survie dans ces milieux est surtout liée à l'efficacité de leur système racinaire à extraire de l'eau du sol. Par exemple, la racine pivotante de *F. albida* présente une croissance rapide jusqu'à atteindre une nappe éventuelle. La profondeur d'enracinement peut atteindre jusqu'à -30 m (Dupuy et Dreyfus 1992). Une contrainte hydrique croissante entraîne l'exclusion graduelle de certaines espèces d'*Acacia*. Une étude menée sous serre avec *A. xanthophloea* montre que des plants soumis à une sécheresse diminuent très fortement leur croissance (Otieno *et al.* 2001). Pour éviter de tels problèmes, et assurer la réussite des projets de reboisement dans ces zones, la compréhension du fonctionnement hydrique de ces espèces est capitale. La solution à ces problèmes est à rechercher dans l'utilisation d'espèces relativement économes en eau et résistantes à des épisodes récurrents de sécheresse.

Face à un stress hydrique, les plantes adoptent différentes stratégies qui sont également complexes (Jones *et al.* 2004). Les stratégies les plus importantes sont :

- (i) l'échappement au déficit hydrique : dès que les conditions sont propices, la germination, la croissance, le développement, la floraison et la production de graines se font rapidement avant l'installation du stress hydrique (c'est le cas des nombreuses plantes annuelles).
- (ii) l'évitement du déficit hydrique : par maintien de l'absorption d'eau (grâce à la capacité du système racinaire à mobiliser l'eau en profondeurs dans le sol) et en même temps réduction de la transpiration par diminution de la conductance stomatique et de la surface foliaire;
- (iii) la tolérance du déficit hydrique : en maintenant les tissus en état de turgescence via un ajustement osmotique, lequel permet à la plante de continuer sa croissance malgré le déficit hydrique;
- (iv) la résistance au déficit hydrique : permettant la survie des individus, ce qui est agronomiquement insuffisant (Tardieu 2005).

Dans le cas de la seconde stratégie, une réduction de l'ouverture stomatique réduit la transpiration mais affecte évidemment l'assimilation nette de CO₂, et par conséquent la croissance et la survie à plus long terme des plants. La dynamique de régulation stomatique joue dans ce cas un rôle central.

La production et le rendement en biomasse sont fortement liés à la consommation d'eau par transpiration (Blum 2009). Cela implique, en situation de déficit hydrique dans les sols, une profondeur suffisante d'enracinement pour explorer et extraire l'eau du sol, en réduisant en même temps les pertes d'eau par les organes non photosynthétiques (cuticules, tiges) et l'évaporation du sol.

En sus de la capacité à mobiliser l'eau du sol, l'efficience d'utilisation de l'eau s'est imposée lors des dernières décennies comme un trait intéressant en agronomie, en foresterie et en écologie (Bacon 2004). L'efficience d'utilisation de l'eau (biomasse produite par quantité d'eau transpirée) est souvent considérée comme un trait déterminant pour la productivité dans les conditions de déficit hydrique (Cowan 1986). En agronomie, ce trait est utilisé dans le but d'augmenter la production des plants pour un rapport d'eau défini (Richards *et al.* 2002). Dans le domaine forestier il est utilisé pour établir un lien entre production de bois et gestion de l'eau. Enfin, par rapport aux changements globaux, il permet de connecter le cycle du

carbone et de l'eau de la végétation terrestre et est modulé par l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ et par la sécheresse édaphique (Guehl *et al.* 1994).

L'efficacité d'utilisation de l'eau peut être définie à l'échelle de l'écosystème; elle correspond au rapport entre la production primaire de l'écosystème et l'évapotranspiration réelle (Law *et al.* 2002). Elle peut être estimée à l'échelle de la plante; dans ce dernier cas plusieurs définitions coexistent permettant d'accéder à différentes échelles spatiales et temporelles.

1. A l'échelle de la feuille on peut définir :

- a. **l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau**, qui est le rapport entre l'assimilation nette de CO₂ (A) et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s) (A/g_s, W_i).
- b. **l'efficacité instantanée d'utilisation de l'eau**, qui correspond au rapport entre A et la transpiration (E) (A/E, W). W intègre en plus de la composante biologique (W_i) une composante environnementale (différence de fraction molaire de vapeur d'eau entre la feuille et l'atmosphère).

2. À l'échelle de la plante entière, **l'efficacité de transpiration** (TE) est le rapport entre la biomasse accumulée et l'eau transpirée. TE est généralement estimée sur plusieurs semaines, voire sur plusieurs mois (mesure intégrée dans le temps). Cette estimation est longue et laborieuse.

La révolution dans ce domaine vient de la mise en évidence d'une corrélation linéaire négative entre la discrimination isotopique contre le carbone ¹³C (Δ¹³C) lors de la photosynthèse et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (Farquhar *et al.* 1982 ; Farquhar et Richards 1984). Δ¹³C est facilement estimable, possède une forte héritabilité, et a été utilisé comme critère de sélection sur les cultures, en particulier de blé (Condon *et al.* 2002).

Ces différentes approches de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Δ¹³C, W_i et TE) ont permis de caractériser la diversité inter et intra-spécifique de ce trait pour de nombreuses espèces d'arbres d'intérêt économique majeur (peupliers, eucalyptus, pins, chênes). Les informations disponibles restent très parcellaires pour d'autres espèces comme les acacias malgré leur importance régionale dans les milieux arides et semi-arides.

Le but de ce travail est d'améliorer nos connaissances sur l'efficacité d'utilisation de l'eau des espèces d'*Acacia* qui caractérisent les zones semi-arides à arides du Sahel et de l'Australie centrale.

I.2. Objectifs de ce travail

L'objectif principal de ce travail consistait à évaluer les éventuelles différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau dans le genre *Acacia*, représenté par une gamme d'espèces australiennes et sahéliennes. La discrimination isotopique du carbone 13 ($\Delta^{13}\text{C}$) a été comparée à d'autres estimateurs comme l'efficacité de transpiration de jeunes plants (TE) ou l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (W_i). La recherche a été structurée autour de cinq questions :

- (i) Existe-t-il des différences interspécifiques de $\Delta^{13}\text{C}$ au niveau foliaire entre ces Acacias?
- (ii) $\Delta^{13}\text{C}$ est-il un estimateur fiable de W_i et de TE dans le cas des Acacias? En particulier, les éventuelles différences interspécifiques de $\Delta^{13}\text{C}$ sont-elles bien dues à des différences de TE? Pour ce faire, nous avons comparé $\Delta^{13}\text{C}$ et TE à l'échelle de la plante entière pendant plusieurs mois, et à W_i à l'échelle de la feuille sur de courtes durées.
- (iii) Les différences de TE et le classement des espèces sont-ils stables dans différents environnements? Nous avons pour cela reproduit l'expérience pendant deux années consécutives, et estimé TE dans deux conditions d'alimentation hydrique contrastées.
- (iv) Y a-t-il des relations entre des traits morphologiques et anatomiques foliaires, des traits de photosynthèse foliaire (assimilation nette de CO_2 et conductance stomatique), et $\Delta^{13}\text{C}$, W_i ou TE?
- (v) Les espèces des régions les plus arides présentent-elles une TE plus élevée que celles des zones plus humides?

Pour répondre à ces questions, nous avons mis en place des expérimentations en conditions contrôlées sur des semis de cinq espèces australiennes et de quatre espèces sahéliennes d'*Acacia* sélectionnées pour couvrir un gradient d'aridité important dans leur habitat d'origine

II. Analyse bibliographique

II.1. Aires d'origine des espèces

II.1.1 Le Sahel

Le Sahel est une entité biogéographique définie en premier lieu par son climat tropical aride à semi-aride contrôlé par la mousson du golfe de Guinée et l'Harmattan (alizée) saharien (Hiernaux et Le Houérou 2006). Situé dans le nord du continent Africain entre les latitudes 12° et 20°, il s'étend sur près de 6000 km des côtes de l'Atlantique à celles de la Mer Rouge, sur une largeur de 400 à 600 km des confins sud du Sahara, aux savanes, forêts claires et parcs agraires de la zone soudanienne. Généralement la limite nord est définie par 100-200 mm, et la limite sud par 400-600 mm de pluviométrie moyenne annuelle. Les sols sont polygéniques grâce à l'héritage laissé depuis le quaternaire par l'alternance des climats tantôt arides, voire hyperarides, tantôt tropicaux et humides (Bertrand 1998).

Malgré une augmentation de la pluviométrie de 10% en moyenne entre 1990 et 2007 par rapport aux 20 années de sécheresse de 1970 à 1989, la zone sahélienne souffre globalement d'un déficit pluviométrique par rapport aux années humides qu'elle avait connues entre 1956 et 1969 (Lebel et Ali 2009). Ces variations et tendances des précipitations ont eu un impact négatif sur la dynamique de la végétation, et la disponibilité en ressources alimentaires pour les populations locales.

La végétation du Sahel se compose presque toujours de deux éléments majeurs : une strate herbacée dominée par des graminées et une strate de plantes ligneuses éparses de hauteur et phénologie variées (Le Houérou 1980 ; Le Houérou 1997). Cette composition différencie la végétation du Sahel non seulement des deux zones biogéographiques voisines (la zone soudanienne et le désert saharien), mais aussi d'autres écosystèmes arides et semi-arides. Plus de 80 % des espèces ligneuses du Sahel sont des acacias (Guinko 1990).

II.1.2 L'Australie

Elle est considérée comme le continent le plus aride au monde, et son climat caractérisé par une forte fréquence d'épisodes de sécheresse (Kershaw et al. 2003 ; Mcalpine et al. 2009 ; Mpelasoka et al. 2008). Située entre 10° et 40° de latitude sud, de part et d'autre du tropique du Capricorne, dans une position semblable à celle du Sahara dans l'hémisphère nord,

l'Australie s'étend sur environ 4.000 km (extrémité est) à l'Australie-Occidentale (limite ouest) et sur environ 3.700 km, au nord, à la Tasmanie, au sud. Sa superficie, Tasmanie comprise, est de 7.682.300 km² (Encarta 2005). Le climat de l'Australie est très varié même si la majeure partie est désertique ou semi-aride. Le continent est bordé à l'ouest par des eaux froides; cette situation a transformé la plus grande partie de l'Australie occidentale en un désert chaud et aride. Seules les régions au sud-est et au sud-ouest bénéficient d'un climat tempéré et d'un sol moyennement fertile. Le nord du pays, qui connaît un climat tropical, est couvert de forêts tropicales humides, de savanes arborées et de déserts.

Les précipitations sont extrêmement variables, avec de fréquentes sécheresses qui durent plusieurs saisons, et que l'on pense liées à la synchronisation des phénomènes El Niño couplés avec les fluctuations quaterdécennale et interdécennale de la température de surface des océans (Power *et al.* 1999 ; White *et al.* 2003). Plus de 80 % de la surface de l'Australie est soumise à une pluviométrie annuelle inférieure à 600 mm. En passant à un autre extrême, certaines côtes nord du Queensland reçoivent plus de 4000 mm par an (<http://www.cig.ensmp.fr/>). En somme il y a quatre raisons principales à la sécheresse du continent australien : (i) courants océaniques froids sur les côtes occidentales, (ii) absence de relief marqué, (iii) prédominance d'un système de hautes pressions atmosphériques et (iv) forme du continent (forme compacte, pas de vaste plan d'eau qui pénètre à l'intérieur des terres).

L'Australie possède l'une des flores les plus riches au monde ; 20000 espèces de plantes vasculaires (Orchard 1999), 10000 à 12000 espèces de plantes non vasculaires (Australia Biological Resources Study), et plus de 3000 espèces de lichens (McCarthy 2006). Cette flore est fortement influencée par la flore du Gondwana, continent originel dont l'Australie s'est détaché au Jurassique (-160 millions d'années). Elle présente, au dessous du niveau de la famille, une part importante de taxons d'angiospermes endémiques dont la diversité a été façonnée par les effets de la dérive des continents et des changements climatiques depuis le Crétacé. Les caractéristiques de la végétation australienne sont l'adaptation de nombreuses espèces à la sécheresse (plantes sclérophylles, dont les acacias) et aux feux (plantes sérotiniques). Cette flore a subi des modifications ou des destructions à grande échelle depuis la colonisation par les Aborigènes (il y a environ 40.000 ans) et les Européens depuis 1788. Dans la classification taxonomique jusqu'au niveau des familles, la flore australienne est assez similaire à celle du reste du monde.

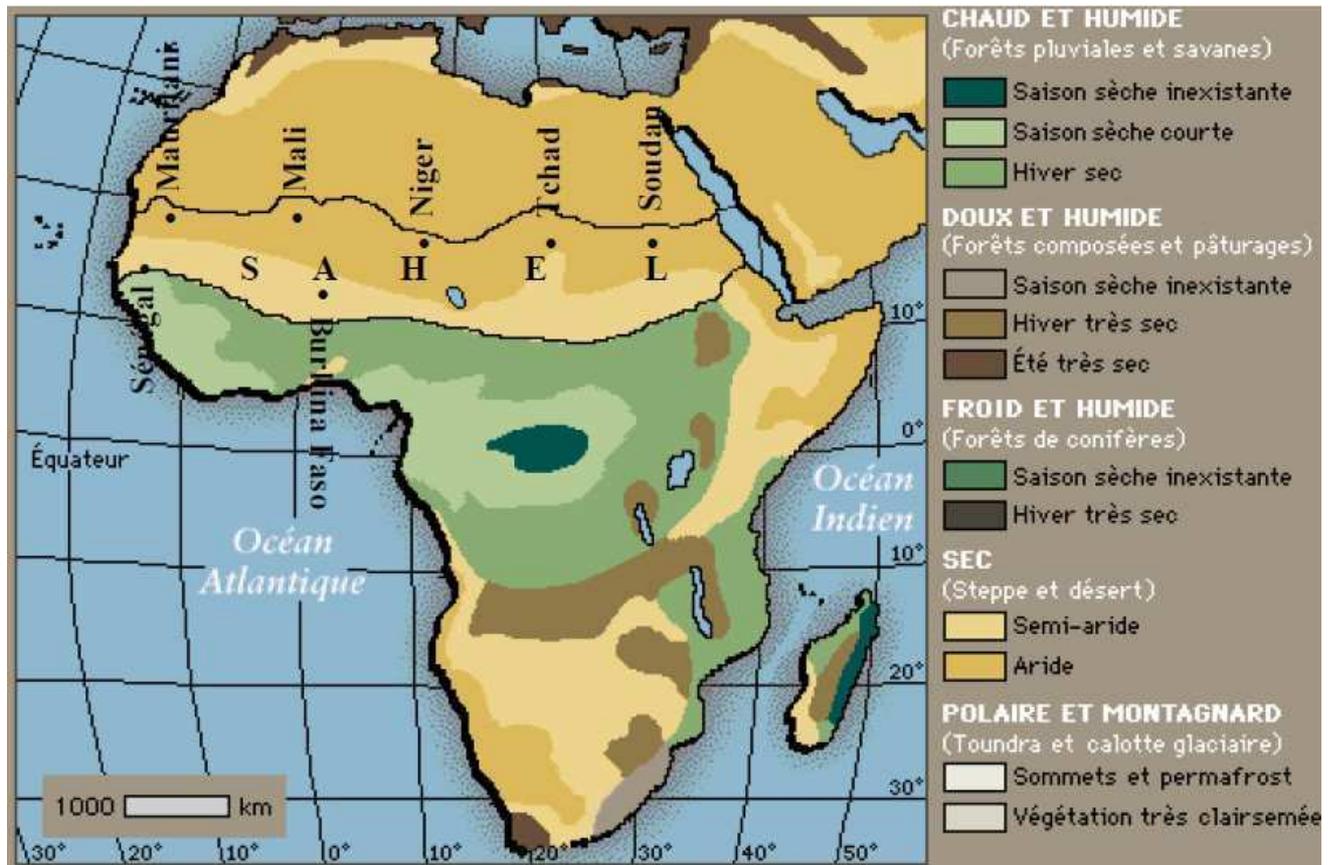


Figure 1 : Carte bioclimatique de l'Afrique (Encarta, 2005).

Australie

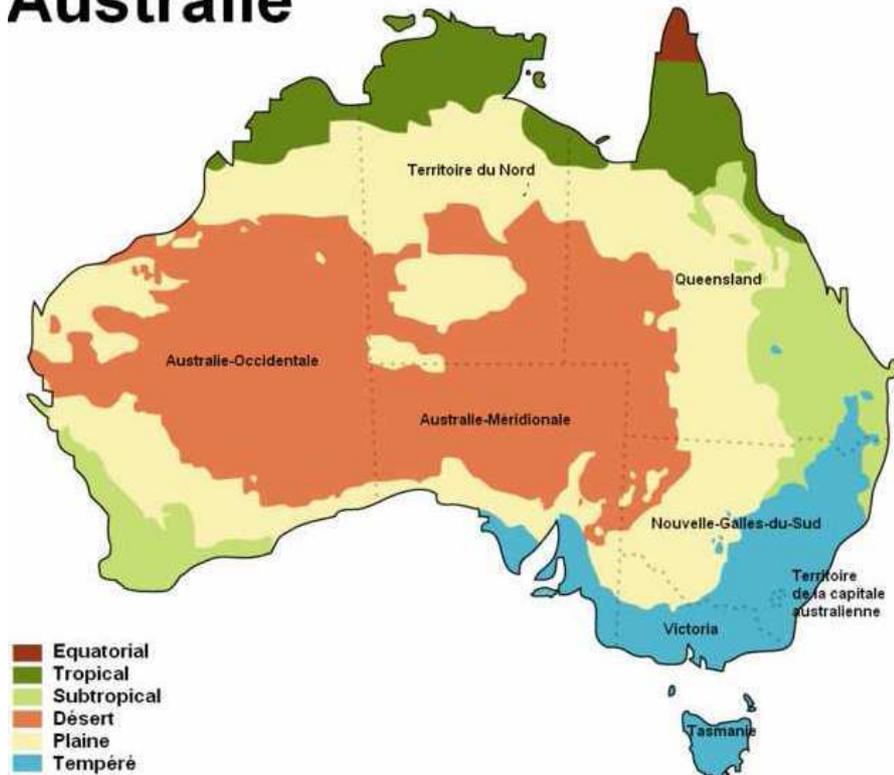


Figure 2 : Zones climatiques en Australie selon la classification de Köppen (1920)

II.2. Diversité du genre *Acacia*

Acacia est un genre cosmopolite très riche en espèces. De nouvelles espèces sont découvertes régulièrement. 1250 espèces ont été identifiées et la majorité sont originaires d'Australie; seules 134 espèces sont africaines (Wickens 1996). Ce nombre est passé à plus de 1350 espèces dont 957 en Australie (Maslin *et al.* 2003) et trois nouvelles espèces tout récemment décrites au Kimberley, en Australie Occidentale (Lewington et Maslin 2009).

II.2.1 Taxonomie: Classifications de Bentham (1875) à Maslin *et al.* (2003)

Les *Fabaceae* au sens large sont apparues il y a 70 millions d'années (Polhill *et al.* 1981). Elles sont subdivisées en trois sous-familles : *Papilionoideae*, *Mimosoideae* et *Caesalpinioideae* (Lewis *et al.* 2001). Parmi les *Mimosoideae*, *Acacia* représente le genre le plus nombreux.

La systématique du genre *Acacia* a une histoire complexe (Maslin *et al.* 2003). Le nom *Acacia* proviendrait du grec *akazein* (aiguiser), par allusion aux stipules épineuses de nombreuses espèces africaines et asiatiques (Ross 1973). Le genre a été décrit pour la première fois par Philipp Miller en 1754; qui réserva le nom "*Acacia*" pour les plantes

"Mimosoides" présentant de nombreuses étamines libres; l'espèce de référence était *A. nilotica*. Cette définition étroite resta relativement acceptée jusqu'à la série de publications de George Bentham, botaniste britannique, entre 1842 et 1875. Bentham réintégra dans le genre *Acacia* de nombreuses espèces rattachées maintenant aux tribus *Ingeae* et *Mimoseae*.

En 1875, Bentham publie la version finale de sa classification du genre *Acacia* ; en identifiant six séries : *Gummiferae*, *Vulgares*, *Filicinae*, *Phyllodinae*, *Botryocephalae* et *Pulchellae*. Cette division était basée principalement sur les caractères du feuillage et des stipules, et dans une moindre mesure de l'inflorescence. Cette synthèse de Bentham était remarquable et a pour l'essentiel résisté pendant 100 ans environ (Maslin *et al.* 2003). La classification de Bentham a été modifiée pour la première fois par Jacques Vassal en 1972 puis par Pedley en 1978 et 1986 (tableau 1).

Depuis lors, de nombreuses données nouvelles ont été accumulées à partir d'études morphologiques et moléculaires. Elles ont conduit à une meilleure compréhension de la phylogénie des acacias. Ces études ont montré que les sous-genres *Acacia* et *Phyllodineae* (tableau 1) sont monophylétiques, contrairement au sous-genre *Aculeiferum*. Dans ce dernier cas, trois assemblages monophylétiques ont été distingués (Maslin *et al.* 2003). Ainsi cinq genres ont été proposés : (i) *Acacia* fondé à partir du sous-genre (Subg) *Acacia*, (ii) *Senegali* fondé à partir du sous-genre *Aculeiferum* (section *Senegalia*), (iii) *Acaciella* fondé à partir du sous-genre *Aculeiferum* (section *Filicinae*), (iv) *Genus X*⁴ qui n'est pas totalement décrit et (v) *Racosperma* à partir du sous-genre *Phyllodineae*.

Tableau 1 : Classification des acacias, de Bentham (1875) à Maslin et al. (2003)

Bentham 1875	Vassal 1972	Pedley 1978	Pedley 1986	Maslin et al. 2003
<i>Acacia</i>	<i>Acacia</i>	<i>Acacia</i>	<i>Acacia</i>	<i>Acacia</i>
Ser : <i>Gummiferae</i>	Subg : <i>Acacia</i>	Subg : <i>Acacia</i>		
Ser : <i>Vulgares</i>	Subg : <i>Aculeiferum</i>	Subg : <i>Aculeiferum</i>	<i>Senegalia</i>	
Ser : <i>Filicinae</i>	Sec : <i>Monacantha</i> Sec : <i>Aculeiferum</i> Sec : <i>Filicinae</i> ¹	Sec : <i>Spiciflorae</i> Sec : <i>Filicinae</i>	Sec : <i>Senegalia</i> Sec : <i>Filicinae</i>	<i>Senegalia</i> <i>Acaciella</i> <i>Genus X</i> ⁴
Ser : <i>Botrycephalae</i>	Subg <i>Phyllodineae</i>	Subg : <i>Phyllodineae</i>	<i>Racosperma</i>	<i>Racosperma</i>
Ser : <i>Phyllodineae</i>	(syn.Subg <i>Heterophyllum</i>)	Sec : <i>Botrycephalae</i>	Sec :	
Subser : <i>Uninerves</i>	Sec <i>Uninervea</i>	Sec : <i>Phyllodineae</i>	<i>Racosperma</i>	
Subser : <i>Continuae</i>		Sec : <i>ailés</i>		
Subser : <i>ailés</i>				
Subser : <i>Pungentes</i>	Sec : <i>Heterophyllum</i>	Sec : <i>Plurinerves</i>	Sec : <i>Plurinervia</i>	
Subser : <i>Calamiformes</i>		Sec : <i>Juliflorae</i>		
Subser : <i>Plurinerves</i>				
Subser : <i>Juliflorae</i>		Sec : <i>Lycopodiifoliae</i>	Sec : <i>Lycopodiifolia</i>	
Subser : <i>Brunioideae</i> ²				
Ser : <i>Pulchellae</i>	Sec : <i>Pulchelloidea</i> ³	Sec : <i>Pulchellae</i>	Sec : <i>Pulchella</i>	

Note : Sec = Section ; Ser = Série ; Sbser = Sous-série ; Subg = Sous-genre.

¹Fomalisée par (Guinet et Vassal 1978)

²La Sous-série *Brunioideae* peut être rattaché à la section *Phyllodineae*, cependant, les taxons que Bentham inclut dans ce groupe se réfèrent à la section *Lycopodiifoliae*; aucune de ces espèces n'a été incluse dans la classification de Vassal.

³ La Section *Pulchelloidea* inclut des espèces provenant des sous-séries *Alatae*, *Continuae*, *Calamiformes*, *Plurinerves*, *Uninerves* et de la série *Pulchellae* de Bentham.

⁴ Genre non décrit basé sur les espèces du groupe *Acacia coulteri* (Jawad et al. 2000).

II.2.2 Caractéristiques et morphologie générale

Les acacias sont des végétaux de taille très variable. Certains sont des lianes ligneuses (*A. pennata*), d'autres des buissons bas (*A. depressa*), tandis que d'autres encore sont de grands arbres forestiers de plus de 35 mètres de hauteur (*A. melanoxyton*) (FAO 1980). La cime de l'arbre adulte est souvent caractéristique de l'espèce ; de nombreux acacias africains ont une cime aplatie typique, tandis que la plupart des espèces australiennes ont une cime plus ou moins sphérique (FAO 1980).

Les caractéristiques des feuilles et du feuillage des acacias sont diverses. De nombreux acacias africains à l'exception de *Faidherbia albida* (Roupsard *et al.* 1999) perdent leurs feuilles durant la saison sèche, tandis que la plupart des acacias australiens ont un feuillage persistant (FAO, 1980). La régénération naturelle se fait principalement par semis, mais certaines espèces peuvent se régénérer par drageons et par rejets de souche, comme *F. albida* (FAO 1980). Le système de reproduction des acacias est préférentiellement allogame (Moffett 1956 ; Sherry 1971).

II.2.3 Morphologie des acacias

Feuilles et Phyllodes :

Dans tous les jeunes semis d'*Acacia* les premières paires de feuilles sont pennées ou bipennées. Cette forme foliaire persiste dans les espèces africaines alors que dans de nombreuses espèces australiennes les feuilles pennées disparaissent durant la première année, et sont ensuite remplacées par des phyllodes qui sont des pétioles développés en organes semblables à des feuilles (Atkin *et al.* 1998). La taille des phyllodes peut varier entre 1.5 mm (*A. minutifolia*) et 30 cm de longueur (*A. dunnii*). Elles peuvent être larges et aplaties (*A. mangium*) ou cylindriques, rigides et pointues (*A. ulcifolia*) (FAO 1980). La figure 3 montre un exemple typique de feuille et de phyllode d'*Acacia*.

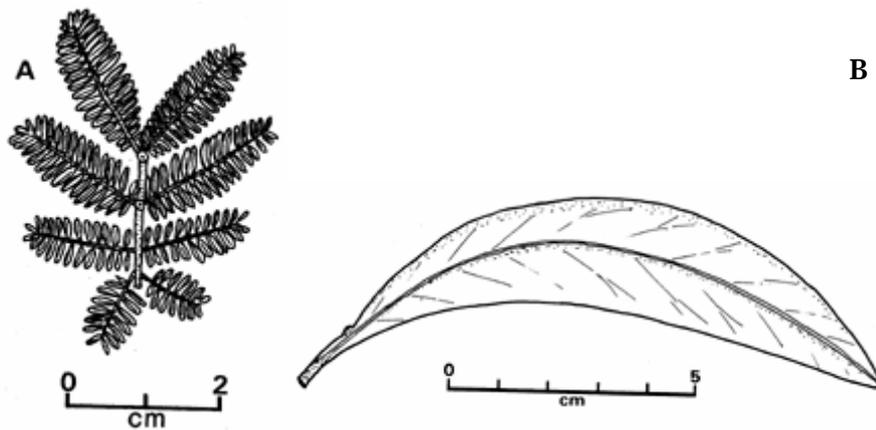


Figure 3 : Exemple typique de feuille et de phyllode d'*Acacia*. (A) : Feuille de *A. baileyana* avec 4 paires de folioles ; (B) : Phyllode d' *A. falciformis* (Doran *et al.* 1983)

Epines et aiguillons :

Ils ont un intérêt taxonomique important. Une épine possède un système vasculaire qui prolonge celui de la tige et peut atteindre jusqu'à 30 cm de longueur (*A. karroo*). Un aiguillon est une simple excroissance épidermique non vascularisée. On trouve les épines sur de nombreux acacias et particulièrement sur les espèces africaines et américaines. Les espèces africaines se divisent en deux groupes selon qu'elles possèdent des stipules spinescentes comme *A. nilotica*, ou non comme *A. senegal* (FAO 1980).

II.3. Répartition des acacias dans le monde

L'aire naturelle des acacias s'étend sur tous les continents sauf l'Europe et l'Antarctique (FAO 1980), (Fig. 4). Les 1350 espèces d'*Acacia* dans le monde (y compris le genre monospécifique *Faidherbia*. Chev (Maslin *et al.* 2003) se répartissent comme suit : 144 en Afrique, 89 en Asie, 185 en Amérique, et 993 en Australie et dans les régions du Pacifique.



Figure 4 : Aire de répartition du genre *Acacia* dans le monde (Maslin *et al.* 2003).

II.4. Ecologie

Dans la zone aride d'Australie, les acacias dominent surtout sur des sols contenant une forte proportion de sable et de gravier dans leur profil, tels que dunes, plaines sableuses ou crêtes rocheuses où ils forment des forêts claires (Beadle 1981). Dans les zones semi-arides ils remplacent les *Eucalyptus* dans des stations particulières comme les sols superficiels à texture fine situés sur les crêtes. L'espèce australienne typique de ces zones est *A. aneura*, qui est également commun dans une grande partie de la région subhumide. Elle est moins représentée dans la région humide, et l'est rarement dans la forêt dense tropicale ou dans les formations herbacées.

Une des caractéristiques remarquable des acacias est leur capacité à coloniser des sols pauvres, ce qui est rendu possible grâce à leur capacité à réduire l'azote atmosphérique grâce à leur association symbiotique avec les *Rhizobium*, bactéries se trouvant dans les nodosités des racines (Brockwell *et al.* 2005 ; Wickens 1996). Ils sont capables également de s'acclimater à la sécheresse (Akhter *et al.* 2005 ; Albouchi *et al.* 2001), de tolérer des niveaux de salinité élevés (Thrall *et al.* 2005), et le feu (Dart et Brown 2001).

II.5. Présentation des espèces choisies

Dans le cadre de ce travail, nous avons sélectionné cinq espèces australiennes et quatre espèces sahéliennes issues de stations contrastées du point de vue de leur aridité. Toutes ces espèces (australiennes et sahéliennes) ont été choisies sur deux critères :

- ✓ degré d'aridité très contrasté de leur site d'origine (aride, semi-aride, semi-humide et humide) pour avoir un gradient d'aridité important.
- ✓ morphologie foliaire, folioles et phyllodes qui sont les deux types de feuilles représentatives du monde des acacias.

Tableau 2 : Présentation et caractérisation des sites d'origine des espèces d'*Acacia* sélectionnées pour ce travail.

Espèces	Origines	Pays	Sites	Altitudes	Feuilles
<i>A. raddiana</i>	Sahel	Niger	47km.N Akarereb parc Afassas Wadi	900	Folioles
<i>F. albida</i>	Sahel	Mali	34km.N Mopti, 2km.N Foussi	273	Folioles
<i>A. senegal</i>	Sahel	BF	N. Village Bisiga 52km.N Ouga vers Kaya.	211	Folioles
<i>A. seyal</i>	Sahel	BF	N. Village Bisiga 55km.NE.Ouaga.	324	Folioles
<i>A. aneura</i>	Australie	QLD	6km.E Charville	300	Phyllodes
<i>A. trineura</i>	Australie	Victoria	Albacutya (Mildura)	0	Phyllodes
<i>A. dealbata</i>	Australie	ACT	Tidbinbilla Nat. Rest (Canberra)	600	Phyllodes
<i>A. melanoxylon</i>	Australie	SA	25km.SE Mount Gambier	40	Phyllodes
<i>A. mangium</i>	Australie	QLD	SW Cairns, Bruce HWY	180	Phyllodes

ACT : Territoire de la Capitale Australienne, **BF**: Burkina Faso, **QLD**: Queensland, **SA** : Australie Méridionale, Altitude (m) **Ouaga** : Ouagadougou.

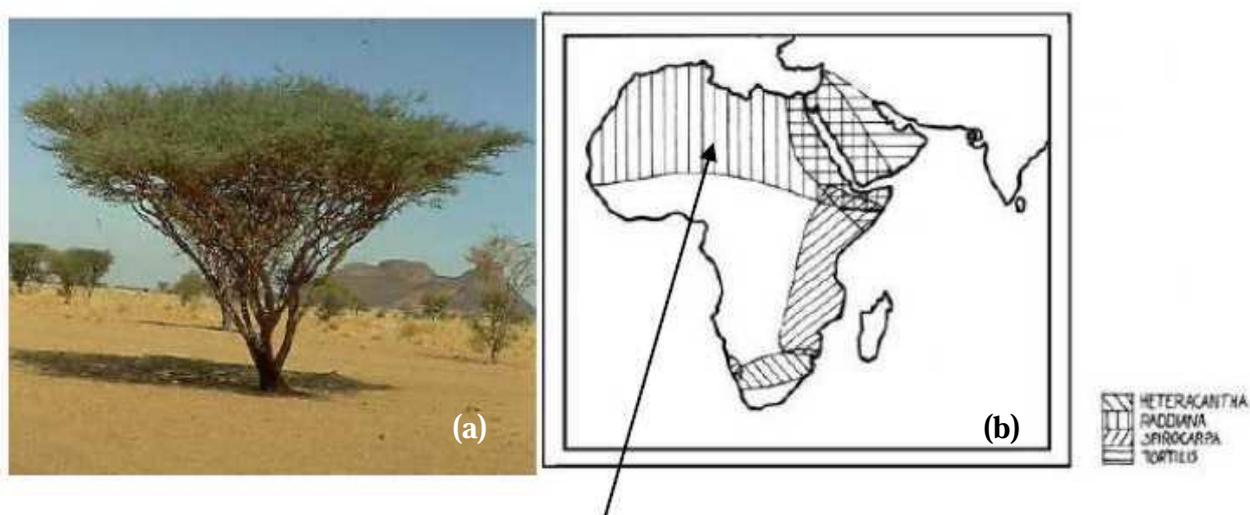
II.5.1 Les espèces sahéliennes

II.5.1.1 *Acacia tortilis* subsp *raddiana* (Savi) Brenan (1957).

Typiquement africaine, elle appartient au genre *Acacia* (Maslin *et al.* 2003). Généralement sous forme d'arbre, parfois arbuste ou buisson, de 1,5–18 m de hauteur, occasionnellement jusqu'à 21 m (FAO 1980). *A. raddiana* est l'espèce africaine d'*Acacia* dont l'aire de répartition remonte le plus au nord (entre 5° et 32° nord). Elle est caractérisée par une grande plasticité écologique (Brenan 1983) et colonise des régions recevant entre 50 et 1000 mm de précipitation annuelle et situées du niveau de la mer jusqu'à une altitude de 2100 m (Grouzis et Le Floc'h 2003). Dans le contexte du reboisement des régions sahéliennes, cette espèce n'est pas sans intérêt grâce à :

- une grande tolérance au climat aride, à mettre en relation avec une consommation en eau particulièrement faible (Ayyad et Ghabbour 1985), et une capacité à se développer sur des milieux de forte salinité (Howaida *et al.*, 2008);

- l'amélioration du recouvrement végétal en facilitant le développement des espèces environnantes (AbdElRahman et Krzywinski 2008) ;
- une grande diversité d'utilisation par les populations locales comme: (i) plante médicinale, (ii) fourrage (Guinko 1989), (iii) bois d'énergie, charbon en raison du pouvoir calorifique élevé de son bois, (iv) bois d'œuvre dans l'artisanat pour la confection d'outils et d'ustensiles divers, (v) tannin pour les peaux et (vi) gomme consommée



Site de provenance des graines de *Acacia raddiana* Akarereb, Parc Afassas Wad (Niger)

Figure 5 : *A. raddiana*, arbre et répartition géographique. (a) : photo d'un arbre adulte de *A. raddiana*. (www.biologie.uni-hamburg.de/.../sudan/acacia.htm) (b) : Carte de répartition d'*A. raddiana* et des trois autres sous-espèces de *A. tortilis* (Brenan 1983).

II.5.1.2. *Faidherbia albida* (Delille 1813).

Arbre typiquement africain il est très proche du genre *Acacia* malgré son intégration dans le genre monospécifique *Faidherbia* (Maslin *et al.* 2003). Habituellement, c'est un arbre de 4-30 m de hauteur, parfois un arbuste, avec un tronc généralement unique jusqu'à 2 m, rarement 6 m (FAO 1980). Avec 20 m de hauteur et 1 m de diamètre, il dépasse souvent en taille et en volume les autres espèces forestières rencontrées dans son aire de répartition (Giffard 1964). Toutefois, l'utilité de cette espèce réside essentiellement dans son pouvoir de fertiliser et de reconstituer les sols tout en permettant aux paysans de cultiver sous son ombrage et aux éleveurs de retirer des feuilles et des gousses un important fourrage en période de soudure. Elle a fait l'objet de nombreuses études scientifiques, de projets de développement, de

campagnes pour la conservation et l'utilisation rationnelle de ses ressources génétiques (Roupsard *et al.* 1998b).

Son aire de répartition est remarquablement vaste (Fig. 6). On la rencontre dans toutes les contrées à longue saison sèche ; au nord elle occupe une bande des côtes occidentales aux côtes orientales de la zone subsaharienne, remonte également dans le Sahara, mais uniquement à la faveur de cours d'eau. Elle contourne la zone centrale guinéenne (humide), trouve sa limite australe au Lesotho, remonte le long de la côte atlantique Sud en Namibie et en Angola. Cette distribution s'accompagne d'une très importante amplitude écologique, en termes de pluviométrie (50 à 1500 mm, Fagg et Barnes 1990), de distribution des pluies (une ou deux saisons humides), d'hygrométrie, d'altitude, de sols, etc. Il semble que *F. albida* affectionne les sols profonds, légers, et pourvus d'une nappe phréatique, même profonde; ce serait une espèce phréatophyte (CTFT 1988). En effet le système racinaire pivotant est toujours très développé. Lorsque le plant n'atteint que quelques centimètres de hauteur, la racine dépasse déjà plusieurs mètres de longueur. En région sèche, les semis supportent difficilement la concurrence des graminées et d'autres arbres. Ils doivent profiter au maximum de la totalité des précipitations afin de constituer en quelques mois un réseau racinaire puissant (Giffard 1964).

En plus de son amplitude écologique, la caractéristique la plus remarquable de *F. albida* adulte est sa phénologie inversée. Sa phase de végétation est centrée sur la saison sèche: *F. albida* débourre en fin de saison des pluies, fleurit et fructifie en cours de saison sèche, et la chute des feuilles suit généralement l'arrivée des nouvelles pluies. Conservant ses feuilles en saison sèche dans un milieu particulièrement chaud, ensoleillé et ventilé, *F. albida* est très exigeant en eau (Giffard 1964). Il se peut donc qu'elle subisse des contraintes hydriques fortes au cours de la saison sèche, et /ou au cours de sa vie. L'une des potentialités de cette espèce est sa capacité à éviter les contraintes hydriques en mettant à profit sa profondeur d'enracinement (Roupsard *et al.* 1999).

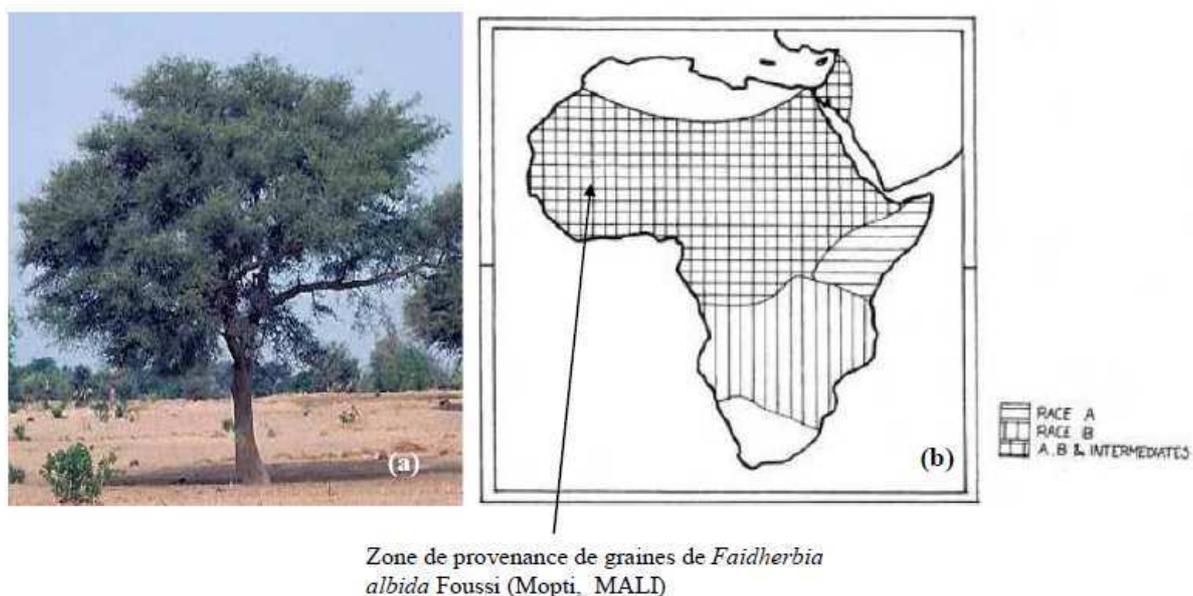


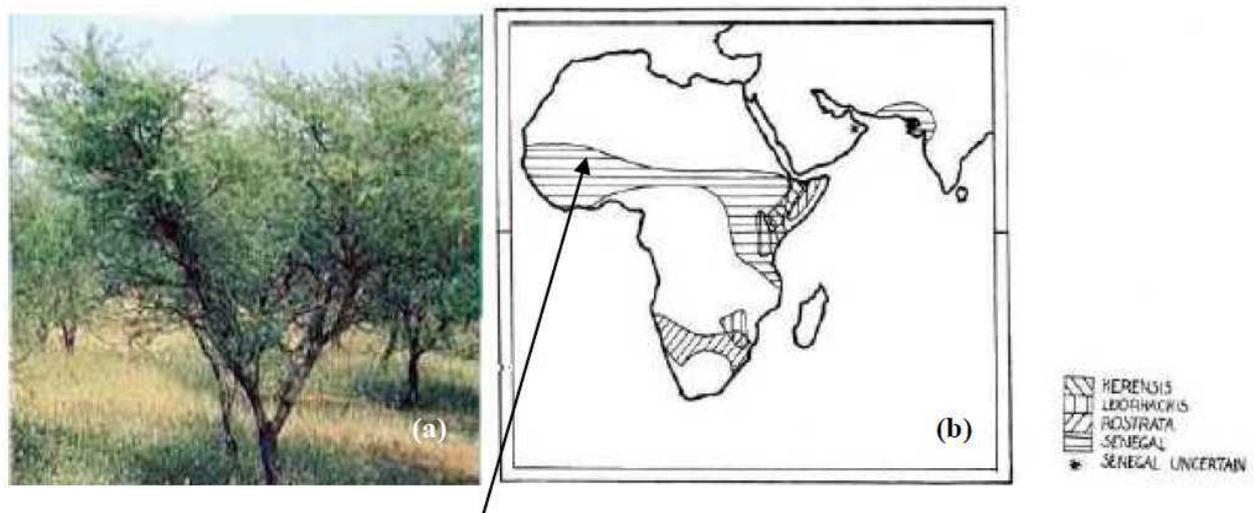
Figure 6: *Faidherbia albida*: arbre et répartition. (a) Photo d'arbre adulte (<http://www.css.cornell.edu/ecf3/Web/new/AF/treeShrub.html>). (b) Carte de répartition (Brenan, 1983), les races A et B ont été définies par (Brenan 1959).

II.5.1.3 *Acacia senegal* (L.) Willd.

Elle appartient au genre *Senegalia* (Maslin *et al.* 2003). C'est un arbuste ou arbre habituellement de 2 à 15 m de hauteur, rarement moins (Brenan 1983). *A. senegal* est répandue dans toute l'Afrique tropicale et subtropicale, dans l'est du continent depuis l'Afrique du sud jusqu'au Soudan et vers l'ouest dans le sud de l'Angola et en Namibie, et à partir du Sénégal vers l'est. Elle est également présente en Arabie, au Pakistan et en Inde (FAO 1980).

Espèce d'une très grande plasticité, *A. senegal* peut supporter une assez forte aridité (pluviométrie annuelle moyenne de 150 mm), mais également une pluviométrie élevée (jusqu'à 900 mm environ) sur sols mal drainés (argileux). Dans l'espace sahélien et soudano-sahélien, son aire est délimitée par les isohyètes 250 mm au nord et 600 mm au sud. Elle pousse essentiellement sur des sols sableux, aérés et facilement pénétrables par les racines, où les températures se maintiennent à des valeurs élevées pendant toute l'année.

C'est un arbre à usages multiples, excellent producteur de gomme arabique, récoltée depuis au moins 4000 ans, dont il représentent 90 % des quantités mises sur le marché (Guinko 1990). *A. senegal* améliore les sols des milieux où elle pousse (Assoumane *et al.* 2009) et assure leur protection grâce à son système racinaire ramifié (Mallet *et al.* 2002). Mais elle fournit aussi du bois pour la combustion et du fourrage pour les animaux pendant les périodes de soudure.



Site de provenance des graines de *A. senegal* Bisiga
(vers Kaya, Ouagadougou, Burkina Faso)

Figure 7: *Acacia. senegal*, arbre et répartition géographique. (a) Photo d'arbre adulte (www.scienceinafrica.co.za/2006/march/colour.htm). (b) Carte de répartition (Brenan, 1983).

II.5.1.4 *Acacia seyal* (Del.)

Appartenant au genre *Acacia* (Maslin *et al.* 2003). *A. seyal* est un arbre mince, atteignant 6-15 m de hauteur, avec un diamètre de tige jusqu'à 60 cm (FAO 1980). Son aire de répartition s'étend vers l'ouest du Soudan central et au nord du parallèle 18° dans le nord de l'Afrique tropicale, et s'étend à l'Égypte. Elle se développe dans les régions à pluviométrie annuelle comprise entre 500 et 1200 mm. Dans l'espace sahélo-soudanien, on la rencontre entre les isohyètes 400 et 800 mm. Son optimum écologique se situe sur les sols alluviaux à texture moyenne à fine, entre les isohyètes de 500 à 700 mm. Elle colonise des sols argileux et argilo-siliceux, souvent inondés pendant la saison des pluies et forme des populations monospécifiques dès que le terrain lui convient (Mallet *et al.* 2002). Sa phénologie est largement déterminée par le régime de précipitation. C'est une espèce à croissance rapide parmi les acacias africains, mais qui présente une forte transpiration (Deans et Munro 2004).

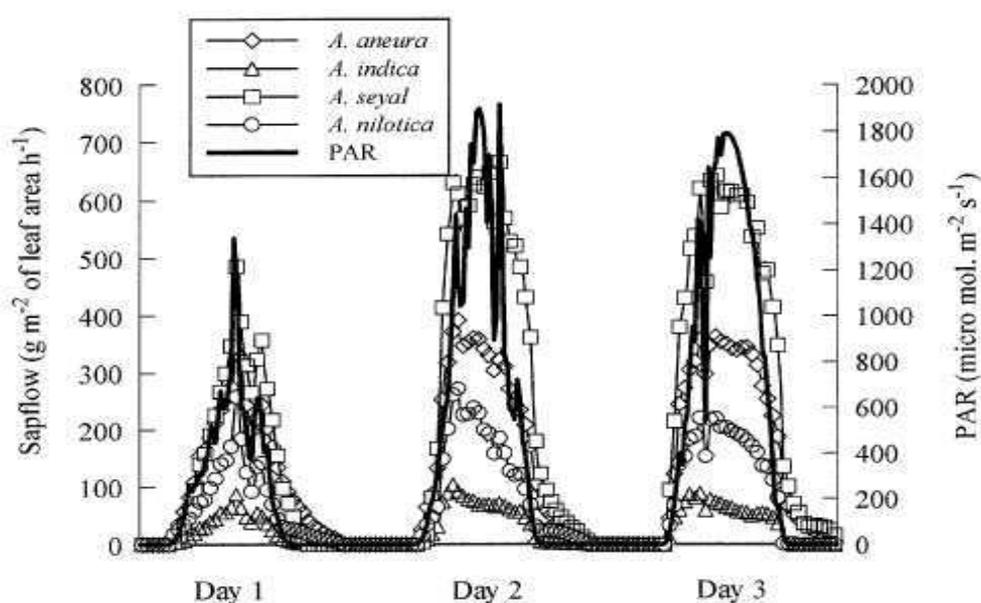
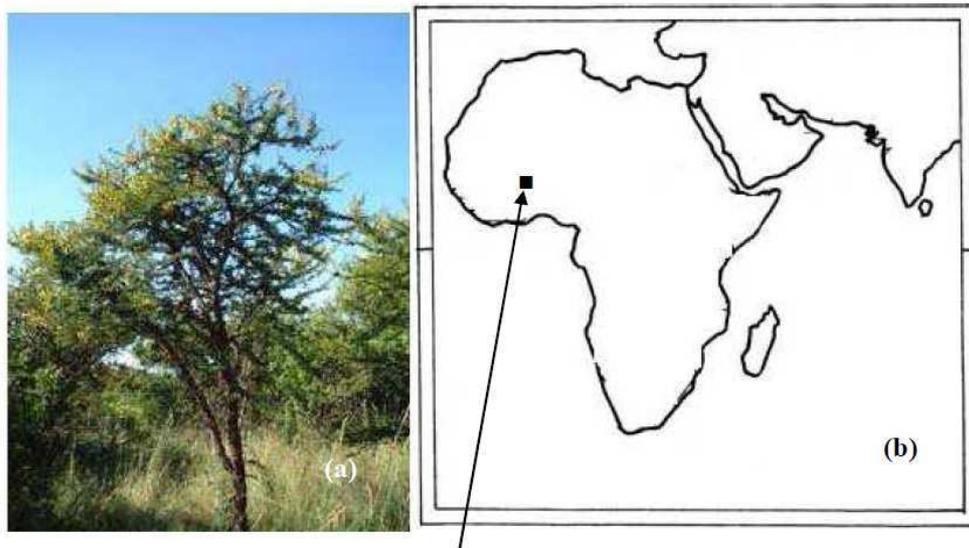


Figure 8 : Comparaison des moyennes de flux de sève et de flux de rayonnement photosynthétique actif (PAR) de 4 espèces pendant 3 jours successifs pendant la saison d'hivernage sur les sols arides au Sénégal (Deans et Munro 2004).

A. seyal montre une consommation d'eau par surface foliaire plus importante que les 3 autres espèces ; pendant les phases des pics, la consommation en eau de *A. indica* par unité de surface foliaire ne représente que 15% de celle de *A. seyal* (Deans et Munro 2004). Ces différences de flux de sève sont surtout liées à une différence de morphologie foliaire. Des résultats similaires (Ullman 1989) montrent que les espèces à folioles comme *A. seyal* présentent des conductances stomatiques plus importantes que celles des espèces à phyllodes.

A. seyal est une espèce à fortes potentialités notamment dans le cadre de la production de gomme arabique (gomme friable, de 2^{ème} choix après celle produite par *A. senegal*). Son bois est utilisé pour le feu. Ses feuillages et ses gousses sont un excellent fourrage (Le Houérou 1980) recherché dans l'alimentation du bétail et des nombreux animaux sauvages. L'arbre est robuste : mutilé, il repousse ; brûlé, il repart souvent dès les premières pluies (Giffard, 1974). Il est également tolérant à la salinité (Fall *et al.* 2009). Il est largement utilisé dans des programmes de reboisement dans la sous-région, dans des milieux extrêmement contraignants incompatibles avec beaucoup de cultures (Doran et Turnbull 1997).



Site de provenance des graines de *Acacia seyal*,
Bisiga (Ouagadougou, Burkina Faso).

Figure 9: (a): Photo d'arbre adulte *Acacia seyal* (www.ethnopharmacologia.org/default.asp?page=p...). (b) : Site de provenance de graines.

II.5.2. Espèces australiennes

II.5.2.1. *Acacia aneura* (F. Muell.ex Benth.)

Couramment appelée Mulga, elle appartient au genre *Racosperma* (Maslin *et al.* 2003). Arbuste ou petit arbre, haut d'environ de 15 m, *A. aneura* est une espèce à phyllodes sans nervure visible, d'où le nom *aneura*. Les dimensions des phyllodes varient de 2.5 à 12.5 cm de long et de 0.8 à 9 mm de large (Wattle CD, 2001). Elle est largement répandue dans les zones arides d'Australie centrale et méridionale, mais elle est rarement présente dans le désert de Simpson ou dans le grand désert de Victoria. Son aire de répartition s'étend en latitude entre 21 et 33° Sud, et va du niveau de la mer jusqu'à 1000 m d'altitude. Son aire s'étend aussi dans les régions semi-arides, avec une pluviométrie moyenne annuelle comprise entre 200 et 400 mm, mais dans des nombreux endroits, elle croît dans les creux ou à la base des pistes où elle reçoit une quantité d'eau supplémentaire par ruissellement. On la trouve souvent dans les plaines inondables, mais rarement sur les versants des collines et des crêtes. Les peuplements colonisent habituellement des terres infertiles, bien drainées ou des sols sablonneux. C'est une espèce dominante des savanes arbustives arides et semi-arides. *A. aneura* présente un grand intérêt notamment pour son bois dur et durable utilisé dans la fabrication de meubles, comme bois de chauffage, pour des poteaux de clôture. Elle produit également une alimentation importante pour les moutons, de l'ombre et de l'abri. Elle est

tolérant au feu (Nicholas *et al.* 2009). Cependant, elle présente une croissance lente (Atkin *et al.* 1998). *A. aneura* occupe 150 Mha dans les régions arides et semi-arides. De 1991 à 2001, 400.000 ha ont été déboisés par an dans le Queensland et 95 % de cette surface a été utilisée pour les pâturages (DNRM 2003), ce qui a diminué drastiquement les teneurs en carbone et en azote dans les sols de ces milieux.

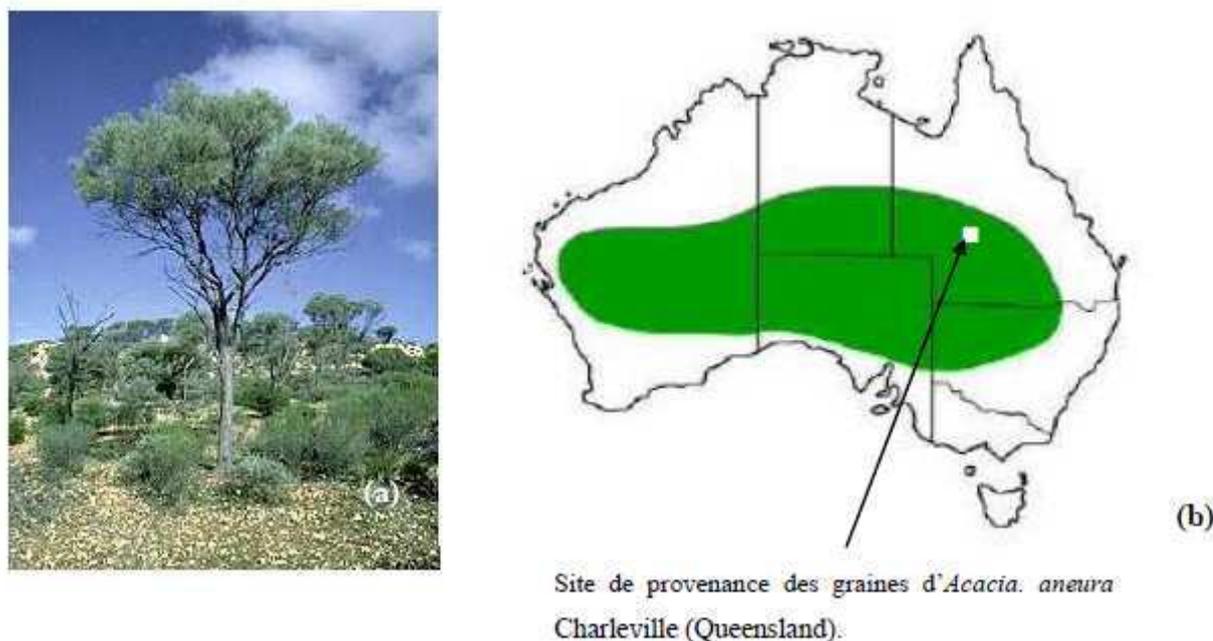


Figure 10: (a) : *A. aneura*, arbre adulte (<http://www.environment.gov.au/cgi-bin/species-bank/sbank-treatment.plid=21561>). (b) : Répartition géographique et lieu de provenance des graines

II.5.2.2. *Acacia trineura* (F. Muell., Fragam.)

Elle appartient au genre *Racosperma* (Maslin *et al.* 2003), et se présente sous la forme d'arbustes de 1 à 5 m de hauteur. Elle est originaire des régions chaudes, sèches et tempérées de l'Australie, résistant au froid et tolérant le gel. Isolée, elle se développe à travers les pentes centrales et le sud-ouest des plaines de Nouvelle-Galles du Sud, dans l'ouest de Victoria, de l'Australie-Méridionale et de l'Australie-Occidentale. Souvent à l'intérieur des terres près des eaux, elle croît sur des terres rouges et argileuses.

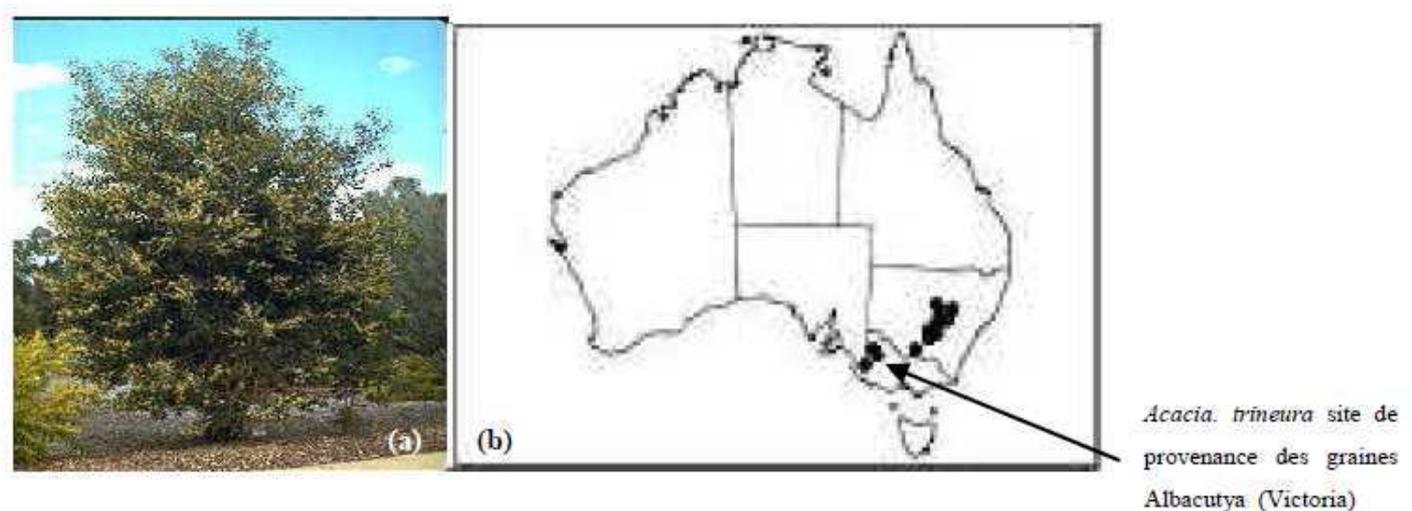


Figure 11: (a), *A. trineura*, arbre (www.chah.gov.au/.../301610241330/076.html). (b) : répartition géographique et site de provenance des graines

II.5.2.3. *Acacia dealbata* (Link.) ssp. *dealbata*

Elle a été nommée en 1822 par Heinrich F. Link. C'est un arbuste ou arbre de 6-30 m de hauteur du genre *Racosperma* (Maslin *et al.* 2003). Les feuilles sont bipennées avec une nervure de 4-10 cm de long et 10-26 paires de pennes sur lequel sont insérées 20-50 paires de pinnules fines (petites folioles) de 2-5 mm de long et environ 0,5 mm de large.

Nommée souvent *Acacia argenté* (*dealbata*) en raison de l'apparence blanchâtre ou argentée de sa canopée, c'est une espèce à croissance rapide (Atkin *et al.* 1998) qu'on trouve principalement dans les Alpes australiennes du New South Wales et dans le moitié ouest du Victoria et de la Tasmanie. Son aire de répartition s'étend entre le 29 et 43° de latitude Sud; en altitude elle se trouve principalement entre 250 et 900 m, mais peut atteindre jusqu'à 1500 m.

Elle supporte de 20 à 80 jours de gel par an, constituant à ce titre l'une des espèces d'*Acacia* les plus tolérantes au froid. La précipitation annuelle dans son aire varie de 600 à 1000 mm. Elle pousse principalement sur les collines sur les pentes raides et le long des berges, sur des sols plus ou moins bien drainés. Cependant *A. dealbata* pousse mieux dans les sites abrités, dans les forêts ouvertes entre des grands *Eucalyptus*, comme *E. regnans* et *E. delegatensis*.

C'est une espèce qui présente un grand intérêt. Son bois est utilisé comme bois de chauffage, dans la fabrication des meubles, et fournit une bonne qualité de pâte à papier. Elle est largement cultivée comme plante ornementale ou comme brise-vent ou pour lutter contre l'érosion. Son huile aromatique est utilisée dans le sud de la France comme source de

parfumerie, et le tanin extrait de l'écorce est parfois utilisé pour préparer des cuirs, ses feuilles pour la coloration de la laine.

A. dealbata est une espèce très envahissante dans les régions où elle a été introduite, notamment en Afrique du Sud (De Neergaard *et al.* 2005), à Madagascar (Kull *et al.* 2007), dans certaines parties de l'Inde voire en Europe. Son caractère envahissant est lié à sa forte production de semences et sa capacité de produire des drageons.

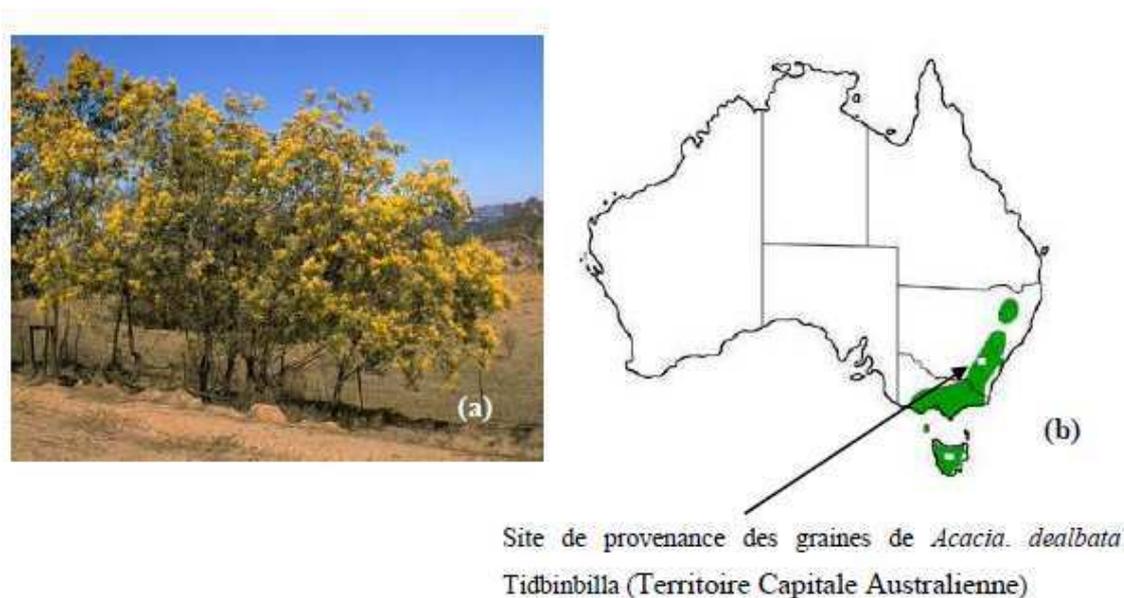


Figure 12: *A. dealbata*: (a) arbre adulte (<http://www.environment.gov.au/cgi-bin/species-bank/sbank-treatment.pl?id=10832>); (b) répartition géographique et lieu de provenance des graines.

II.5.2.4. *Acacia melanoxylon* (R. Brown.)

Elle appartient au genre *Racosperma* (Maslin *et al.* 2003). Elle a été décrite en 1813 par Robert Brown (botaniste Ecossais). Nommé bois noir par allusion à la couleur de ce dernier, elle est distribuée depuis le sud du Queensland jusqu'au sud de la Tasmanie entre les latitudes 16 et 43° sud. Habituellement, ces arbres mesurent de 10 à 20 m de hauteur et environ 50 cm de diamètre, mais sont aussi parmi les plus grands acacias d'Australie, atteignant 40 m de hauteur et 150 cm de diamètre dans les basses terres du nord-ouest de la Tasmanie. En effet, c'est une espèce à croissance rapide (Atkin *et al.* 1998).

Elle se situe principalement dans les zones climatiques humides où les étés sont doux. Elle est tolérante au gel, mais vulnérable à des températures inférieures à -7°C. La moyenne annuelle des précipitations varie entre 750 et 1500 mm avec les hivers les plus froids au sud et les étés les plus chauds au nord. Elle pousse sur les basses terres marécageuses, les pentes de montagne jusqu'au sommet. Elle présente une plus forte croissance dans des conditions de

faible acidité du sol, sur des podzols relativement fertiles et sur des alluvions, mais tolère une large gamme de sols. Elle se manifeste essentiellement comme une espèce de sous étage dans des milieux frais, des forêts pluviales tempérées (haute taille), des forêts d'*Eucalyptus* ouvertes et se trouve également dans les marécages en Tasmanie.

C'est une espèce de très grande utilité, notamment pour son bois utilisé dans la fabrication des meubles, ou comme carburant en Inde et au Sri Lanka. Ses plants sont très apétants pour les animaux (sauvages et domestiques) et ses feuilles sont utilisées au sud de l'Inde comme fourrage pour le bétail.

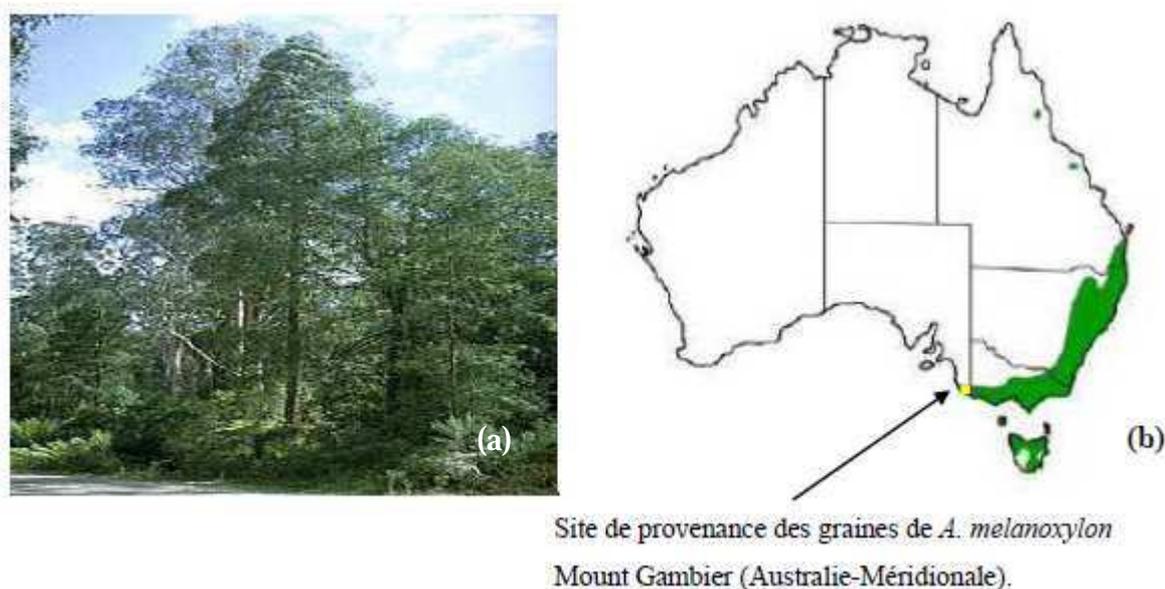


Figure 13 : *A. melanoxylon*: (a) arbre adulte (<http://www.environment.gov.au/cgi-bin/species-bank/sbank-treatment.pl?id=10902>). (b) répartition géographique et lieu de provenance des graines

II.5.2.5 *Acacia mangium* (Willd.)

Elle appartient au genre *Racosperma* (Maslin *et al.* 2003). Décrite en 1806 par Carl Ludwig von Willdenow, elle se développe dans le nord du Queensland, et reste confinée aux basses terres côtières tropicales. Elle se situe principalement de 8 à 18° de latitude sud et à partir du niveau de la mer jusqu'à 300 m d'altitude.

C'est un arbre à croissance très rapide, à tronc droit et d'une hauteur d'environ 30 m. Elle a une courte longévité, des arbres d'un diamètre de plus de 50 cm sont rares. Les phyllodes d'âge mûr sont très grandes, jusqu'à 25 cm de long et 5-10 cm de large. On trouve cette espèce dans les régions tropicales humides (sans gel), où la température est élevée et uniforme tout au long de l'année. Elle se développe dans les milieux dont la pluviométrie annuelle est comprise entre 1500 et 3000 mm. Dans le Queensland, *A. mangium* pousse sur podzols

acides, sur des terres rouges, jaunes et friables, sur les contreforts modérés et peu fertiles des chaînes côtières, et sur des sols sablonneux et limoneux de la plaine côtière. Elle pousse sur les marges de la forêt tropicale, ou dans les forêts claires et dans les régions boisées, en particulier en cas de perturbation par le feu.

C'est une espèce qui présente de très grandes potentialités grâce à sa croissance extrêmement rapide et sa tolérance de sols acides et peu fertiles (Yang *et al.* 2009). Elle est devenue l'une des espèces majeures utilisées dans les plantations, notamment sur les basses terres tropicales humides d'Asie. En Indonésie et en Malaisie, elle constitue une importante source de pâte à papier. Son bois est adapté pour les meubles, dans la construction par les populations locales. Son feuillage persistant et dense fournit de l'ombre, et de l'abri pour les cultures. Elle est parfois plantée en mélange avec d'autres arbres pour maintenir ou améliorer la fertilité des sols (Yang *et al.* 2009).

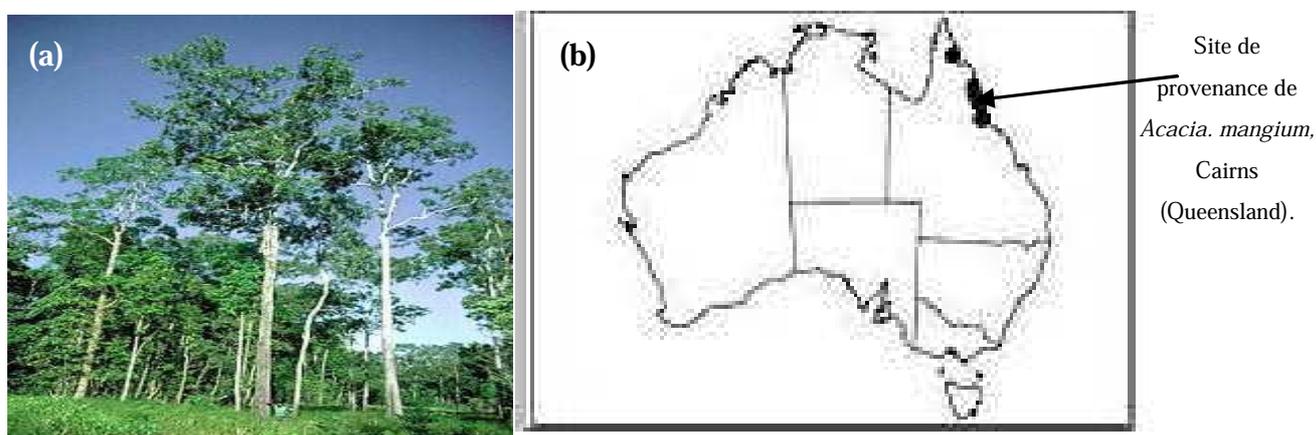


Figure 14: *A. mangium* (a) arbre adulte (<http://www.environment.gov.au/cgi-bin/species-bank/sbank-higher.pl?alt=Y&restrict=Y&htaxon=Mimosaceae>). (b) : répartition géographique et site de provenance des graines.

Remarque : la plupart des informations sur les espèces de provenance australienne ont été obtenues sur le site web de World Wide Wattle (<http://www.worldwidewattle.com>) et Wattle CD, (2001).

II.6. Efficience d'utilisation de l'eau

II.6.1. Cadre théorique

II.6.1.1. Assimilation nette de CO₂

L'assimilation nette de CO₂ (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) résulte de l'ensemble des processus biophysiques et biochimiques de la photosynthèse. CO₂ diffuse de l'atmosphère vers les sites de carboxylation (i) de la **Rubisco** (Ribulose 1,5-biphosphate carboxylase/oxygénase) située dans le stroma des chloroplastes et (ii) de la **PEPc** (phospho-énol pyruvate carboxylase) située dans le cytosol. La fraction molaire de CO₂ dans l'air est actuellement aux environs de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ et il existe un gradient de fraction molaire décroissant entre l'atmosphère et les sites de carboxylation. Ce gradient est le moteur du flux de CO₂ entrant dans la feuille pendant la journée. A dépend de la conductance stomatique pour la diffusion du CO₂ (g_{sCO_2}) et du gradient de fraction molaire de CO₂ entre l'atmosphère et les espaces intercellulaire ($C_a - C_i$) :

$$A = g_{\text{sCO}_2} \times (C_a - C_i) \quad (1)$$

La conductance stomatique pour la diffusion du CO₂ peut être estimée à partir de celle pour la vapeur d'eau ($g_{\text{sCO}_2} = g_{\text{sH}_2\text{O}} / 1,6$).

II.6.1.2. Transpiration

La transpiration foliaire, c'est-à-dire le flux de vapeur d'eau sortant des feuilles (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est le produit de la différence de fraction molaire de vapeur d'eau entre les espaces intercellulaires de la feuille et l'atmosphère ($w_i - w_a$, mmol mol^{-1}) et de la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) :

$$E = g_s \times (w_i - w_a) = g_s \times v \quad (2)$$

La transpiration foliaire est fortement dépendante de paramètres climatiques (éclairage, température et vitesse du vent) et limitée par la conductance stomatique.

II.6.1.3. Efficience d'utilisation d'eau

En considérant le rapport terme à terme des équations (1) et (2) et en les réarrangeant, on obtient l'expression suivante de l'efficience de transpiration :

$$W = \frac{A}{E} = \frac{(C_a - C_i)}{1.6 \times v} \quad (3)$$

L'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau W_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) traduit les caractéristiques de fonctionnement propres aux différences espèces. Elle peut être exprimée par :

$$W_i = \frac{A}{g_s} = \frac{(C_a - C_i)}{1.6} = \frac{C_a \times \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right)}{1.6} \quad (4)$$

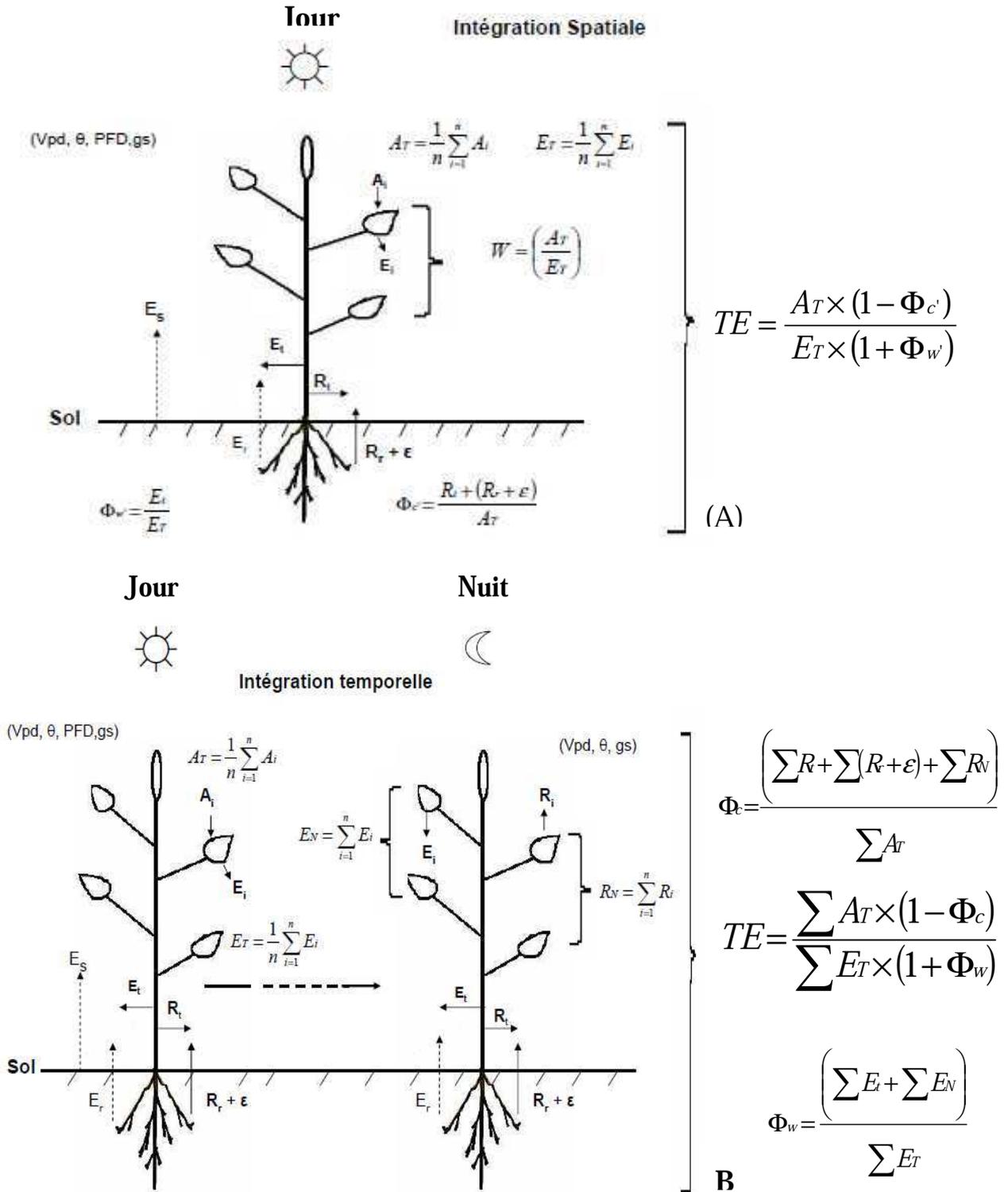


Figure 15: Intégration spatiale (A) et temporelle (B) de l'efficacité d'utilisation de l'eau. R_t : respiration de la tige, E_t : transpiration de la tige, R_r : respiration des racines, ϵ : perte de carbone par exsudations des racines, E_s : évaporation au niveau du sol (non prise en compte), E_r : transpiration des racines (négligeable), A_i : assimilation du CO_2 d'une feuille, E_i : transpiration d'une feuille pendant la photosynthèse, Φ_c' : proportion de carbone perdu par la plante à l'instant t_i , Φ_c : proportion de carbone perdu par la plante entière Φ_w' : proportion d'eau perdue par la plante à l'instant t_i , Φ_w : proportion d'eau perdue par la plante entière, A_T : assimilation totale de CO_2 par les feuilles, E_T : transpiration totale des feuilles pendant la photosynthèse, R_N : respiration nocturne, E_N : transpiration nocturne, W : efficacité instantanée d'utilisation de l'eau, TE : efficacité de transpiration de la plante entière intégrée dans le temps.

L'intégration spatiale de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Fig. 15A) prend en compte l'assimilation nette de CO₂ de l'ensemble des feuilles et la transpiration de ces feuilles; elle intègre également la respiration des tiges et des racines (décrite par Φ'_c fraction du carbone assimilé perdu par respiration des organes non photosynthétiques) et la transpiration des organes non photosynthétiques (décrite par Φ'_w , fraction de la transpiration due aux organes non photosynthétiques).

L'intégration temporelle (Fig. 15B) de l'efficacité de transpiration du plant dépend du cumul d'assimilation nette de CO₂ des feuilles (A_T), du cumul de transpiration (E_T) et des cumuls de différents composants de la respiration (respiration nocturne des feuilles en sus des composantes déjà identifiées) et du cumul de la transpiration des organes non photosynthétiques et de la transpiration nocturne. Ces deux termes sont exprimés par les fractions cumulées de carbone perdu par respiration Φ_c (variable en fonction des espèces et des conditions de milieu et dépend notamment de la concentration en azote des différents compartiment de l'arbre (Amthor 1991 ; Ryan 1991), apport en eau (Picon *et al.* 1996 ; Sun *et al.* 1996) et de transpiration indépendante de la photosynthèse Φ_w .

Les différences de TE observées entre espèces peuvent de ce fait être dues : (i) à des différences de W_i (ii) à des différences de Φ_c ou (iii) à des différences de Φ_w . En effet Φ_c peut représenter de 30 à 50% de la quantité nette de carbone assimilée durant la phase diurne et des études ont montré des variations de Φ_w : 5% chez *Eucalyptus grandis* (Benyon 1999), 10% pour *Betula papyrifera* (Daley et Phillips 2006), 11% chez *Ficus insipida* (Cernusak *et al.* 2007b) et 13 à 28% chez des espèces de savane brésilienne (Bucci *et al.* 2004).

En effet par substitution des termes (équation 4), TE_c peut être décrit par:

$$TE_c = \frac{(1 - \Phi_c) \times (C_a - C_i)}{1.6v \times (1 + \Phi_w)} = \frac{C_a \times (1 - \Phi_c) \times \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right)}{1.6v \times (1 + \Phi_w)} \quad (5)$$

où C_i/C_a est une moyenne des valeurs instantanées pondérées par l'assimilation nette de CO₂.

L'efficacité de transpiration peut être exprimée aussi par rapport au gain de biomasse sèche:

$$TE = TE_c \times \left(\frac{12}{18 \times m_c}\right) = \frac{C_a \times (1 - \Phi_c) \times \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right)}{1.6v \times (1 + \Phi_w)} \times \left(\frac{12}{18 \times m_c}\right) \quad (6)$$

Le facteur $12/18$ représente le rapport entre les masses molaires de C et de la vapeur d'eau, et m_c la fraction massique de C dans la biomasse sèche, qui peut à son tour influencer TE en sus de W_i , Φ_c et Φ_w .

II.6.1.4. Relations entre efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (W_i) et efficacité de transpiration (TE)

W_i est défini à un pas de temps très court (quelques secondes, équation 5) et est très instable: il présente de fortes variations avec les conditions de micro-environnement (lumière, VPD, température, etc...). TE est intégré dans le temps à l'échelle d'une plante entière, et sa mesure se fait généralement sur plusieurs semaines, voire sur plusieurs mois et se base sur des mesures gravimétriques de pertes en eau et de biomasse cumulées sur toute la période. Son estimation est très laborieuse, les études sur le terrain sont très rares (Olbrich *et al.* 1993), l'estimation est faite le plus fréquemment sur des plants en pots (Roupsard *et al.* 1998a ; Roussel *et al.* 2009b).

En effet, par la simplicité de la détermination de W_i et de la relation théorique qui le lie à TE (équation 6), W_i peut en fait être un moyen d'estimation de TE (Matzner *et al.* 2001). Des études ont vérifié cette relation sur des populations d'*Eucalyptus microtheca*, chez *Pseudotsuga menziesii* et *Populus × euroamericana* (Li 2000 ; Ripullone *et al.* 2004).

II.6.1.5. Utilisation des isotopes stables du carbone pour estimer W_i et TE

Depuis 1970, les isotopes (atomes avec le même nombre d'électrons, et de protons que l'atome de base mais qui diffèrent par leur nombre de neutrons dans le noyau ; c'est-à-dire par leur masse atomique) du carbone, de l'oxygène, de l'hydrogène ou de l'azote jouent un rôle important en écophysologie. Nous nous intéressons aux isotopes stables, du fait des propriétés physiques et chimiques légèrement différentes des éléments de base en raison des différences de masse atomique.

Le carbone possède deux isotopes stables : ^{12}C qui représente 98,89 %, et ^{13}C qui représente 1,11 % du carbone de la biosphère. La proportion respective de ces deux éléments est estimée par le rapport isotopique R ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$). La composition isotopique d'un composé est désignée par (δ), exprimé en (‰) :

$$\delta\left(\text{‰}\right) = 1000 \times \frac{R_{\text{éch}} - R_{\text{std}}}{R_{\text{std}}} \quad (7)$$

éch : échantillon

std : standard ; la bélemnite (Pee Dee Bélemnite), prise comme référence (0‰) dans le cas du ^{13}C .

δ_{air} est estimé à environ -8‰; il évolue régulièrement du fait de la dilution du ^{13}C atmosphérique par du $^{12}\text{CO}_2$ émis par la combustion des réserves de combustibles fossiles.

Chez les végétaux, on observe une différence de composition isotopique du carbone entre les deux grand types de métabolisme, en l'occurrence les plantes C_3 (tous les arbres), dont la moyenne est estimée à -27‰ et les plantes C_4 dont la moyenne est estimée aux environs de -12‰ (Deléens *et al.* 1995).

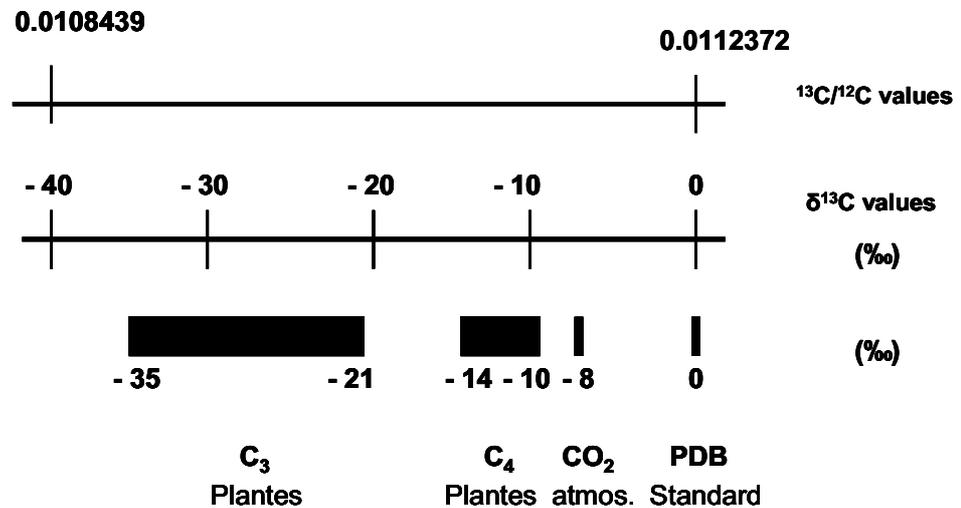


Figure 16 : Composition en ^{13}C de l'air et des végétaux ayant un métabolisme en C_3 et C_4 (Deléens *et al.* 1995) .

II.6.1.6. Modèle de discrimination isotopique par la photosynthèse des plantes C_3 :

La photosynthèse provoque une modification du rapport isotopique entre la source de carbone (atmosphère) et le produit : c'est la discrimination isotopique ($\Delta^{13}\text{C}$). Cette discrimination a été modélisée et une version simple de ce modèle a été proposée par (Farquhar *et al.* 1982) qui tient compte de deux étapes principales :

- (i) la diffusion du CO_2 à travers les stomates
- (ii) la carboxylation dans les chloroplastes.

Les processus de cette discrimination sont résumés à l'échelle de la feuille (Fig. 17)

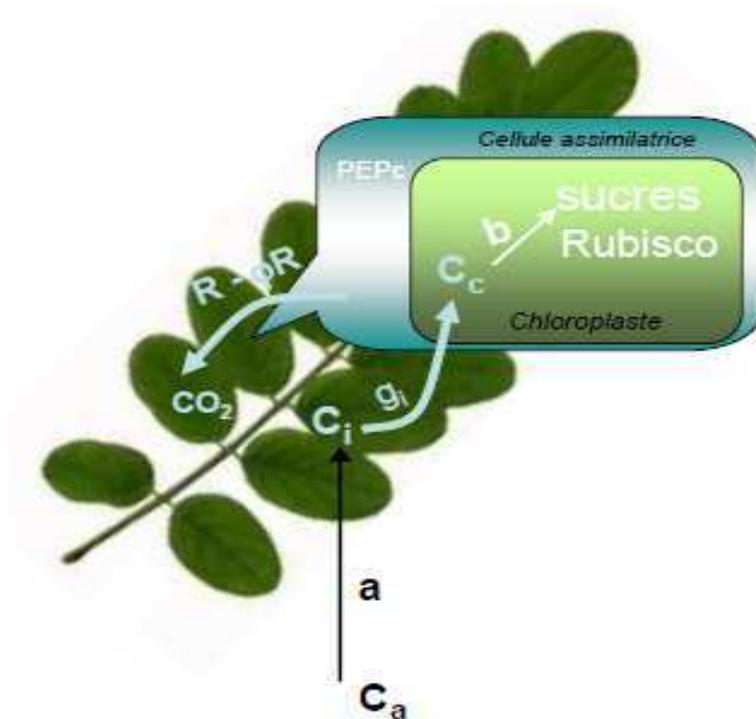


Figure 17 : Processus de discrimination isotopique du carbone au niveau d'une feuille. Un premier fractionnement se produit lors du passage par les stomates, un second lors de la carboxylation par la rubisco. Le fait que la conductance mésophyllienne ne soit pas infinie conduit à un fractionnement additionnel et à une baisse supplémentaire de concentration en CO_2 dans le stroma chloroplastique.

$\Delta^{13}\text{C}$ est décrit par l'expression (8).

$$\Delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = a + \left[(b - a) \times \frac{C_i}{C_a} \right] - d \quad (8)$$

a : coefficient de discrimination contre le $^{13}\text{CO}_2$ durant la diffusion à travers les stomates (4,4‰)

b : coefficient de discrimination lors de la carboxylation (27‰)

C_i / C_a : rapport entre les concentrations intercellulaire et atmosphérique en CO_2 .

d : ce terme regroupe tous les processus de fractionnement causés par la photorespiration, la respiration et la diffusion du CO_2 des espaces intercellulaire aux sites de carboxylation (Farquhar *et al.* 1989).

Ce modèle simple prévoit une corrélation positive entre $\Delta^{13}\text{C}$ et le rapport C_i/C_a . Cette relation a été vérifiée pour de nombreuses espèces C_3 : (i) à l'échelle instantanée grâce aux mesures classiques de C_i/C_a dans un système de mesure d'échange gazeux foliaire et de mesure de Δ par analyse isotopique de la feuille (Farquhar *et al.* 1989 ; Farquhar et Richards 1984); (ii) ; à l'échelle d'une ou plusieurs journées par analyse isotopique des photosynthétats récemment assimilés (sucres soluble ; Brugnoli et Farquhar 2000 ; Brugnoli *et al.* 1988 ; Cernusak *et al.* 2003) ; (iii) à l'échelle intégrée par analyse de la signature isotopique de la matière organique totale foliaire (Cernusak *et al.* 2007a ; Cernusak *et al.* 2008).

On constate que le fractionnement isotopique global de la photosynthèse dépend de paramètres constants a et b , et d (qui est souvent considéré comme négligeable) et d'un paramètre physiologique variable C_i/C_a . Un exemple de relation entre $\Delta^{13}C$ et C_i/C_a des plants de *Ficus insipida* (Cernusak *et al.* 2007b) est décrit fig. 18.

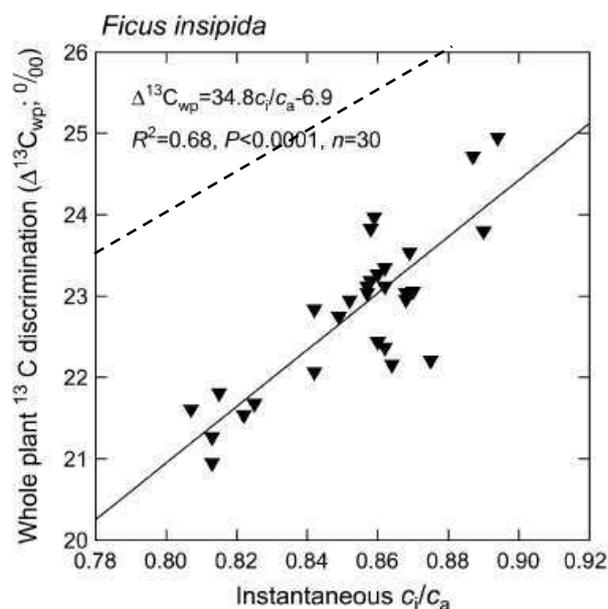


Figure 18 : Relation entre la discrimination isotopique au niveau de la plante entière ($\Delta^{13}C_{wp}$ ‰) et le rapport entre les fractions molaires intercellulaire et atmosphérique en CO_2 (C_i/C_a) des plants de *Ficus insipida* croissant à différents niveaux de fertilité du sol. C_i/C_a est estimé par une mesure instantanée des échanges gazeux foliaires pendant le matin et à midi du 20 octobre 2005. $\Delta^{13}C_{wp}$ est déterminée par une mesure de la signature isotopique ($\delta^{13}C$) des feuilles, des tiges et des racines. $\delta^{13}C$ de CO_2 atmosphérique est estimé à -8‰ . La droite en trait plein représente la droite expérimentale, la droite en trait discontinu représente la droite théorique avec $d = 0$ (Cernusak *et al.* 2007b).

La relation entre $\Delta^{13}C_{wp}$ et C_i/C_a est très significative ($p < 0.0001$ et $r^2 = 0.68$). Par rapport au modèle théorique (avec $d = 0$), les valeurs de $\Delta^{13}C_{wp}$ étaient sous estimées. La droite théorique s'écarte de la droite expérimentale et l'ordonnée à l'origine est différent. Ceci peut être dû à un décalage des paramètres fixés par le modèle : b et surtout d chez *Ficus insipida*. Le paramètre a est considéré comme stable.

L'étude de ces relations est encore compliquée par le fait que toutes les mesures ne sont pas réalisées à la même échelle temporelle (Fig. 19). D'une part, le degré d'intégration temporelle de $\Delta^{13}C$ dépend du compartiment métabolique pris en compte; il va de quelques jours dans le cas des sucres à plusieurs mois dans le cas de la cellulose et couvre la durée de vie de la feuille. Les mesures d'efficacité intrinsèque (A/g_s) sont instantanées et très variables: une comparaison directe de $\Delta^{13}C$ et de A/g_s doit donc faire l'objet de beaucoup de prudence dans l'interprétation.

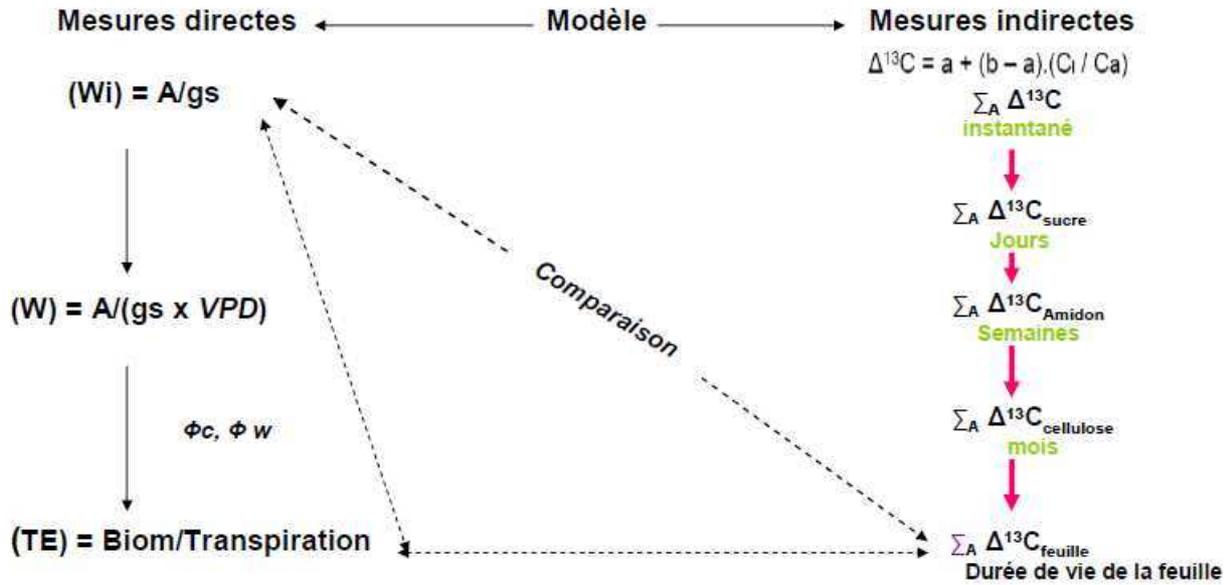


Figure 19 : Intégration et comparaison entre les différentes estimations de l'efficacité d'utilisation de l'eau. W_i ($\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{mmol}^{-1}_{\text{H}_2\text{O}}$): efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, W ($\text{mmol}_{\text{CO}_2} \text{mol}^{-1}_{\text{H}_2\text{O}}$): efficacité instantanée d'utilisation de l'eau, TE (g/kg d'eau) : efficacité de transpiration, $\Delta^{13}\text{C}$ (‰): discrimination isotopique.

II.6.1.7. Relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et efficacité d'utilisation de l'eau (W_i)

La relation entre Δ et W_i est obtenue en combinant les équations (5) et (8) :

$$\Delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = b - d - \left[\frac{(b - a) \times 1.6 \times W_i}{C_a} \right] \quad (9)$$

Plusieurs études ont vérifié l'existence d'une relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et W_i chez plusieurs espèces à l'échelle intra-spécifique, en particulier chez le riz (Dingkuhn *et al.* 1991), et le blé (Condon *et al.* 1993). Une telle relation a également été mise en évidence chez le pin maritime, et le chêne sessile soumis à des conditions de cultures contrastées (Picon *et al.* 1996), ou dans une famille F1 de chêne pédonculé (Fig. 20, Roussel *et al.* (2009b)).

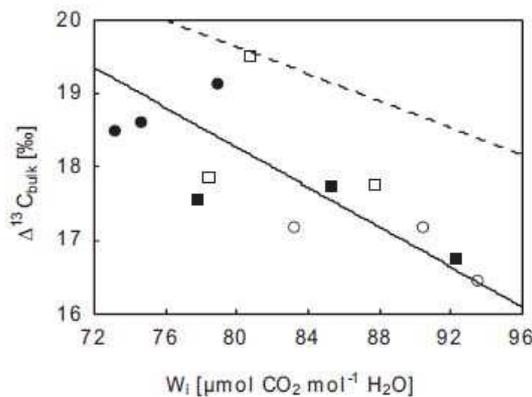


Figure 20 : Relation entre discrimination isotopique dans les feuilles ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$) et efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (W_i) des géotypes de chêne pédonculé. La droite en trait plein représente la droite expérimentale, celle en trait discontinu représente celle du modèle (Roussel *et al.* 2009b).

La figure 20 montre cependant que la régression s'écarte de la droite théorique. Ceci indique que les paramètres fixés dans le modèle ne sont pas peut être pas bien définis pour le chêne pédonculé. Ces paramètres peuvent être :

- Le paramètre b : carboxylation de PEPc à la fixation du carbone peut varier (Evans *et al.* 1986). Par contre le paramètre a est supposé invariable.
- Le paramètre d qui résume la discrimination isotopique causée par photorespiration, la respiration et la conductance mésophyllienne (g_m) (Evans et Von Caemmerer, 1996).
- Il peut également y avoir un biais de mesure lié au décalage de temps de mesure séparant W_i et $\Delta^{13}\text{C}$.

L'existence d'une relation linéaire a également été vérifiée à l'échelle interspécifique chez le chêne pédonculé et le chêne sessile soumis à différents traitements lumineux (Ponton *et al.* 2002).

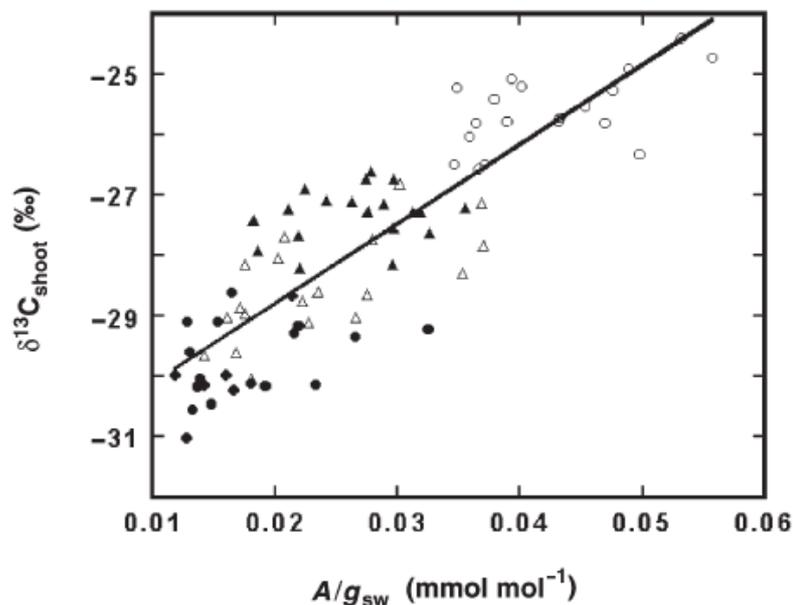


Figure 21 : Relation entre la signature isotopique de la partie aérienne ($\delta^{13}\text{C}_{\text{shoot}}$) des individus et les moyennes de l'efficacité instantanée d'utilisation de l'eau (A/g_{sw} , 12 mesures ont été effectuées sur des feuilles de dernières pousses) des plants de chêne sessile et de chêne pédonculé croissants sous différents régimes de luminosités (● : 8%, Δ 18%, \blacktriangle : 48%, \circ : 100%) (Ponton *et al.* 2002)

La relation entre $\delta^{13}\text{C}_{\text{shoot}}$ et A/g_{sw} était significative pour les deux espèces. La différence entre les deux espèces dépendait plus de la conductance stomatique g_{sw} que A . En effet le chêne sessile montrait des valeurs faibles de g_{sw} par rapport au chêne pédonculé (Ponton *et al.* 2001). Des résultats similaires ont été trouvées par Bonal *et al.* (2000) sur des arbres d'espèces tropicales.

Certaines études n'ont pas pu vérifier l'existence d'une relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et W_i au niveau intraspécifique : c'est le cas de populations d'épinette blanche (*Picea glauca*) cultivées dans des conditions optimales (Sun *et al.* 1996), de clones de peuplier (Monclus *et al.* 2006). De même, au niveau interspécifique, c'est le cas avec quatre espèces de conifères méditerranéens (Froux *et al.* 2002), ou avec des provenances d'épinette blanche (Sun *et al.* 1996, fig. 22).

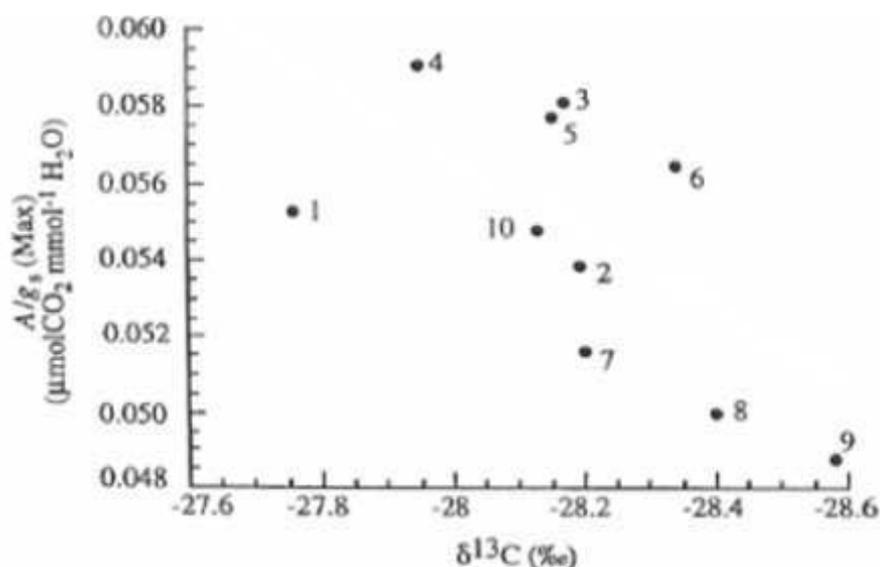


Figure 22 : Relation entre efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (A/g_s , Max) et la signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des plants d'épinette blanche. Les numéros représentent les origines des plants (Sun *et al.* 1996). La relation entre A/g_s et $\delta^{13}\text{C}$ n'est pas significative ($p < 0.2$ et $r^2 = 0.38$).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer l'absence de relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et l'efficacité d'utilisation de l'eau.

- 1) La conductance mésophyllienne g_m contrôle le gradient de CO_2 des cavités sous stomatiques aux espaces intercellulaires à travers le plasmalemme et les membranes chloroplastiques. Elle était considérée comme infinie (Farquhar *et al.* 1980), mais il est actuellement admis qu'elle est suffisamment faible pour diminuer significativement la fraction molaire de CO_2 dans les chloroplastes (C_c). En fait, g_m est de même ordre de grandeur que g_s (Lauteri *et al.* 1997) et la différence $C_i - C_c$ est

similaire à la différence $C_a - C_i$ conditionnée par g_s et qui varie fortement entre les espèces (Warren et Adams 2006). Par conséquent g_m peut fortement limiter la photosynthèse (Warren et Adams 2006).

En réduisant C_c , g_m vient interférer avec l'interprétation de la discrimination isotopique (von Caemmerer, 1996), sur la relation entre $\Delta^{13}C$ et W_i (von Caemmerer et Evans 1991).

- 2) Le paramètre de fractionnement b . En effet la discrimination isotopique contre $^{13}CO_2$ lors de la carboxylation dépend de la fraction relative de carbone fixé par les deux carboxylases (Rubisco, chloroplastique et PEPC, cytoplasmique). Les deux carboxylases ont des fractionnements très différents. La fraction relative peut varier entre génotypes ou espèces. Le facteur b dépend des proportions relatives de carboxylation effectuées par la Rubisco et par la PEPC et varie entre 27 et 30‰.

$$b = [b_3 \times (1 - \beta) + (\beta \times b_4)] \quad (10)$$

b_3 : fractionnement isotopique lors de la carboxylation par la Rubisco (30 ‰) (Roeske et O'Leary 1984).

b_4 : fractionnement isotopique lors de la carboxylation par la PEPC (-5,7 ‰) (O'Leary 1981) .

β : fraction du carbone fixé par la PEPC chez les C_3 (β est de l'ordre de 5%).

- 3) Il peut y avoir une discrimination post-photosynthétique significative qui se surimpose à la discrimination pendant la photosynthèse et complique l'interprétation des signaux isotopiques et de la relation entre $\Delta^{13}C$ et W_i . En effet, la composition isotopique des feuilles entières intègre le $\delta^{13}C$ des différents pools carbonés existant dans la feuille (Brendel *et al.* 2002). En effet $\delta^{13}C$ provient de pools carbonés des structures cellulaires (Brendel 2001) mises en place au moment de la croissance foliaire (cellulose, hémicellulose) et plus tard la lignine, et de pools de composés carbonés à renouvellement rapide, issus directement de l'assimilation de CO_2 (sucres solubles et amidon). En outre des variations de $\delta^{13}C$ de la matière organique peuvent être observées : entre organes (Cernusak *et al.* 2007a ; MacFarlane *et al.* 2004), au cours du développement de la feuille, tout au long de la saison végétative (Keitel *et al.* 2003).

Pour éviter ce problème, on peut estimer $\Delta^{13}C$ directement à partir des produits de la photosynthèse, c'est-à-dire les glucides solubles extraits des feuilles. L'étude de la signature isotopique de différentes molécules permet d'accéder à différents temps d'intégration de l'efficacité d'utilisation de l'eau. La signature isotopique des sucres solubles (glucose, fructose et saccharose) produits aux premiers instants de la photosynthèse, reflète une

intégration à des échanges gazeux à l'échelle de un à quelques jours (Brugnoli et Farquhar 2000). La signature de l'amidon intègre sur le moyen terme (environ une semaine). L'analyse de constituants à plus longue durée de vie, tels que la cellulose, permet d'intégrer d'échange gazeux de période beaucoup plus longue (depuis la période de la formation des feuilles, Brugnoli et Farquhar 2000).

Cependant malgré la modification de $\delta^{13}\text{C}$ par les processus cités ci dessus, les différences entre individus ou génotypes sont souvent conservées d'une fraction métabolique à l'autre (Lauteri *et al.* 2004), d'un organe à l'autre (Guehl *et al.* 1998).

II.6.1.8. Relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et efficacité de transpiration (TE)

En combinant les équations (6) et (9), nous obtenons une relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et TE à l'échelle de l'individu :

$$\Delta(\text{‰}) = b - d - \left[(b - a) \frac{1.6 \times v \times (1 + \Phi_w)}{C_a \times (1 - \Phi_c)} TE \right] \quad (11)$$

Des études ont pu vérifier la réalité de cette relation chez différentes provenances de Pin maritime (Guehl *et al.* 1995b) et des provenances de *Castanea sativa* (Lauteri *et al.* 1997), des plants de *Faidherbia albida* de provenances panafricaines (Roupsard *et al.*, 1998), et *Ficus insipida* (Cernusak *et al.* 2007b). Cette relation est aussi validée (i) avec des semis d'épinette blanche (*Picea glauca*, Livingston *et al.* 1999) dont la composition isotopique a été déterminée sur les aiguilles de l'année des plants soumis à un double stress, hydrique et azoté ; (ii) chez des populations de *Eucalyptus microtheca* cultivées dans des conditions d'alimentation hydrique contrastées (Li 2000) ; (iii) des populations de chêne pédonculé (Roussel *et al.* 2009a). Un exemple de relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et TE chez *Ficus insipida* (Cernusak *et al.* 2007b) est donné figure 23.

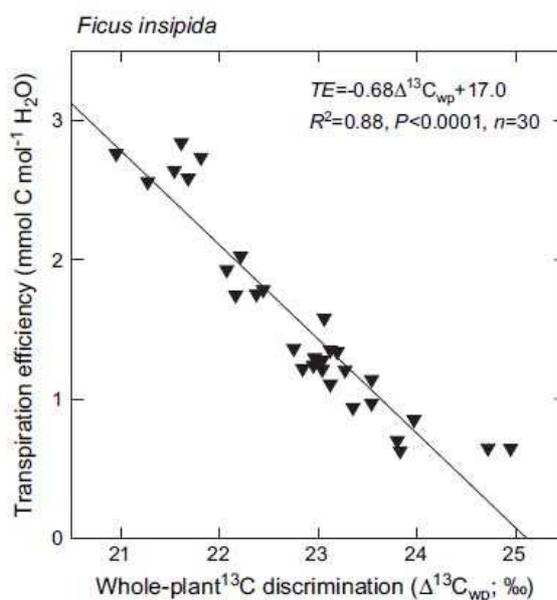


Figure 23 : Relation entre l'efficacité de transpiration de la plante entière (TE) et la discrimination isotopique ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{wp}}$ ‰) des plants de *Ficus insipida* croissant à différents niveaux de fertilité du sol. $\Delta^{13}\text{C}_{\text{wp}}$ est déterminée par une mesure de la signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des feuilles, des tiges et des racines. $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 atmosphérique est estimé à -8‰ (Cernusak *et al.* 2003).

La corrélation entre les deux paramètres était très significative ($p < 0.0001$, $r^2 = 0.88$). La variation de TE était linéairement corrélée avec celle de C_i/C_a (mesure instantanée) qui est parfaitement intégrée dans l'estimation de $\Delta^{13}\text{C}_{\text{wp}}$ (Fig. 18). Cependant ces trois facteurs : C_i/C_a , $\Delta^{13}\text{C}_{\text{wp}}$ et TE variaient fortement avec la teneur en azote des feuilles et la photosynthèse. Ces facteurs v , Φ_c et Φ_w du modèle semblaient très peu expliquer la variation de TE en réponse à la fertilité du sol (Cernusak *et al.* 2003).

Des corrélations ont également été obtenues à l'échelle interspécifique ; (Knight *et al.* 1994) dans deux milieux d'alimentations hydriques contrastées pendant une saison de végétation pour six espèces de graminées de prairies ; chez des Conifères, des arbres et lianes des Angiospermes d'espèces tropicales (Cernusak *et al.* 2008), chez *Swietenia macrophylla* (Meliaceae), *Tectona grandis* (Verbenaceae) et *Platymiscium pinnatum* (Fabaceae) croissant dans des conditions non limitantes en eau et en azote (Cernusak *et al.* 2009).

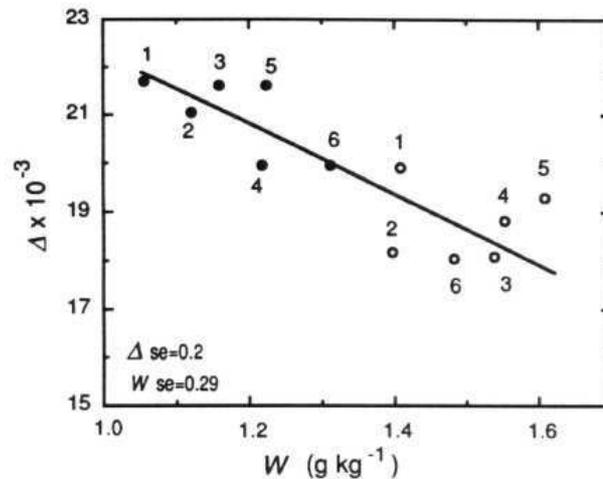


Figure 24 : Relation entre les moyennes d'efficacité de transpiration (W) et la discrimination isotopique $\Delta^{13}\text{C}$ de tous les plants des espèces. Les points pleins sur la figure représentent les plants témoins, les points creux les plants stressés. se : représente l'erreur standard des moyennes. Les numéros sur la figure représentent les espèces : (1) : colza de type polonais, (2) : le pois, (3) : colza de type argentin, (4) : blé dur, (5) : moutarde, (6) : blé tendre (Knight *et al.* 1994).

La relation entre W et $\Delta^{13}\text{C}$ était significative ($p < 0.001$, $r^2 = 0.71$). La relation entre ces deux paramètres dépendait fortement de l'eau disponible. La relation a été vérifiée aussi chez *Platymiscium pinnatum* (Fabaceae) croissant dans des conditions non limitantes en eau et en azote (Cernusak *et al.* 2003 ; Cernusak *et al.* 2009).

Plusieurs auteurs n'ont pas réussi à mettre en évidence de relation entre $\Delta^{13}\text{C}$ et TE : chez *Q. robur* et *P. pinaster* en conditions optimales (Guehl *et al.*, 1995), chez *Pseudotsuga menziesii* et *Populus x euroamericana* (Ripullone *et al.* 2004) et au niveau des plantes des espèces tropicales (Cernusak *et al.*, 2007a). Un exemple d'absence de relation entre Δ et TE (Ripullone *et al.* 2004) :

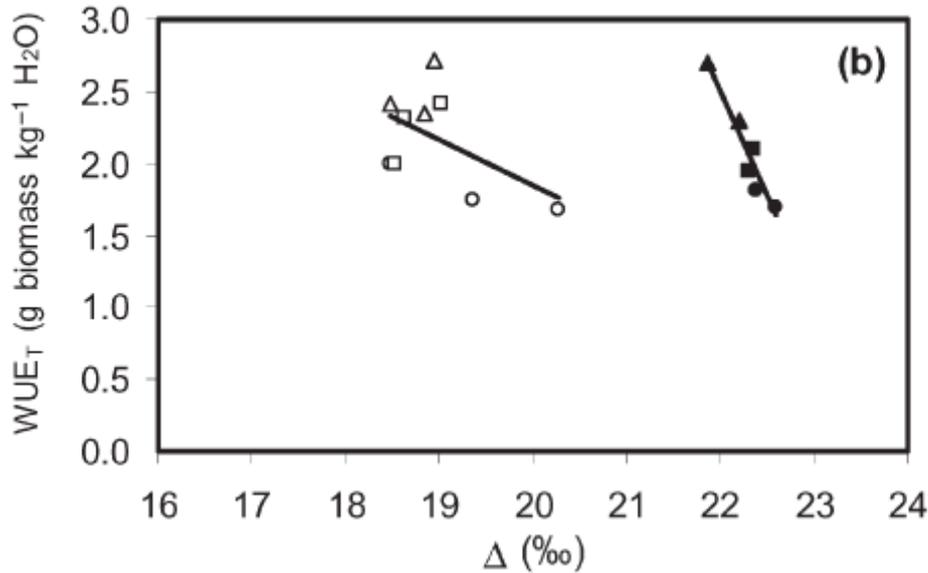


Figure 25: Relation entre efficacité de transpiration (TE) et la discrimination isotopique (Δ) des plants de douglas représentés par les symboles (\square , Δ et \circ) et les plants de peuplier représentés par (\blacksquare , \blacktriangle et \bullet). La forme des symboles représentent les différents traitements en azote. (\square) : élevé en N, (\circ) : moyenne en N, et (\blacktriangle) : faible en N (Ripullone *et al.* 2004).

On constate que la relation entre WUE_T (TE) et $\Delta^{13}C$ n'est pas significative lorsque les plants des espèces sont regroupés. Le traitement à différents niveaux en azote sur les espèces peut influencer l'appareil photosynthétique de ces espèces plus précisément la conductance mésophyllienne et perturber la relation entre $\Delta^{13}C$ et TE . Le modèle décrit par l'équation (10) faisant intervenir Φ_c et Φ_w peut expliquer la non vérification de cette relation. En effet Φ_c (proportion de carbone perdu par la plante) ou Φ_w (proportion d'eau perdue indépendamment de la photosynthèse) peuvent varier entre espèces et traitements. Des résultats similaires ont été trouvés par Guehl *et al.* (1995b).

II.6.2. Croissance et efficacité d'utilisation de l'eau.

Le taux de croissance relative (RGR , $g \cdot g^{-1} \cdot jr^{-1}$, équation 12) est l'une des variables principales influençant l'écologie de la plante (Grime 1979 ; Grime 2001). Le potentiel inhérent de croissance des espèces est variable et est un indicateur de leur performance dans un écosystème réel et de leur répartition géographique dans divers écosystèmes (Khurana et Singh 2004) :

$$\left(\frac{1}{M} \right) \left(\frac{dM}{dt} \right) = \left(\frac{1}{L_A} \right) \left(\frac{dM}{dt} \right) \times \frac{L_A}{L_M} \times \frac{L_M}{M} \quad (12)$$

RGR
NAR
SLA
LMR

Ce trait est intrinsèquement lié aux espèces et dépend de plusieurs facteurs. Les espèces provenant des environnements riches en ressources sont caractérisées par un RGR élevé par rapport à celles d'environnements pauvres (Lambers et Poorter 1992). RGR dépend également de la forme des espèces : ligneuse ou non ligneuse (Poorter et Remkes 1990), de la concentration des plants en azote (Atkin *et al.* 1998 ; Poorter et Remkes 1990). La perte relative par respiration du carbone fixé pendant la journée est influencée par RGR: elle est significativement plus élevée dans les espèces à faible RGR (Poorter et Remkes 1990). Atkin *et al.* (1998) ont montré que les espèces d'*Acacia* à phyllodes provenant des milieux semi-arides présentent un RGR plus faible que les espèces à folioles provenant des milieux humides, cette différence étant surtout liée au faible SLA des espèces d'*Acacia* à phyllodes.

RGR est un trait complexe dépendant de composantes morphologiques, physiologiques et de la répartition de la biomasse. Pratiquement la détermination de RGR repose sur la détermination de trois composantes (taux d'assimilation nette, surface foliaire spécifique et ratio masse foliaire sur biomasse totale équation 12), Shipley (2006).

Dans le cadre de ce travail une approche simple développée par Hunt *et al.* (2002) a été utilisée pour estimer les paramètres fondamentaux de la croissance basés sur un intervalle de temps entre deux récoltes, contrairement aux approches fonctionnelles ou dynamiques qui nécessitent plusieurs récoltes successives et des courbes d'ajustements (Hunt 1982). Cet outil utilise les principes décrits par Shipley (2006). RGR se décompose en : (i) efficacité foliaire unitaire (ULR) (taux d'assimilation nette NAR, pour beaucoup d'auteurs), (ii) surface foliaire spécifique (SLA), c'est-à-dire le rapport entre la surface et la biomasse des feuilles, (iii) LMR, le rapport entre la biomasse foliaire totale et la biomasse totale du plant, (iv) LAR, le rapport entre la surface foliaire totale et la biomasse totale qui résulte du produit entre SLA et LMR et en fin la pente de la droite biomasse racinaire, biomasse aérienne. Une première étude qui décomposa explicitement RGR et mesura les corrélations qui en découlent entre des groupes d'espèces d'écologie contrastée (Poorter et Remkes 1990) avait trouvé une forte relation entre SLA et RGR, par contre RGR était largement indépendant de NAR et LMR. Ce résultat a été confirmé par d'autres études (Cornelissen *et al.* 1998).

Au niveau interspécifique, malgré les différences remarquables de climat, de sol et l'histoire de l'évolution entre différents biomes (forêts tropicales et forêts tempérées aux toundras et déserts), une relation interspécifique stable a été trouvée entre la structure foliaire et la croissance pour tous les biomes. Ceci révèle une convergence globale dans le fonctionnement des plantes malgré les différences biologiques et écologiques (Reich *et al.* 1997).

Bien que beaucoup d'études aient confirmé cette forte relation entre SLA et RGR, d'autres ont détecté plus de corrélations significatives entre RGR et les autres composantes de la croissance comme Kirongo et Mason (2003) sur trois jeunes clones de *Pinus radiata* soumis à divers niveaux de compétition. RGR était dépendant de NAR.

Dans un environnement où la disponibilité en eau devient limitante, la croissance et l'efficacité d'utilisation d'eau deviennent par conséquent des traits très importants (Van Den Boogaard *et al.* 1997). Beaucoup d'études se sont intéressées à la relation entre vitesse de croissance et biomasse produite ainsi que le rendement qui en résulte chez le blé (Whan *et al.* 1993). RGR et TE peuvent être influencés par l'allocation de biomasse aux différents organes et par les propriétés physiologiques et morphologiques de ces derniers. L'influence des traits physiologiques sur l'efficacité d'utilisation de l'eau dépend de l'équilibre entre les effets sur la croissance et sur l'utilisation de l'eau. Lorsque les traits foliaires augmentent TE, ils peuvent inversement diminuer RGR (Van Den Boogaard *et al.* 1997). La voie d'allocation suivie pour maximiser RGR ou TE dépend de la disponibilité en eau. En effet dans des conditions de déficit hydrique, l'allocation relative à la biomasse racinaire augmente (Hamblin *et al.* 1991). Cette réallocation en faveur de la croissance racinaire peut augmenter la capacité d'absorption de l'eau. Cependant le coût en carbone alloué à cette croissance peut se faire au détriment des tissus photosynthétiques et leur maintenance est associée à une élévation de la respiration. Dans cette optique une hypothèse peut être formulée : l'augmentation d'allocation de la biomasse à la croissance racinaire est associée à la fois à un avantage en terme de capacité d'absorption de l'eau, mais aussi à un coût en terme de carbone. Ceci peut influencer l'efficacité d'utilisation de l'eau qui est un compromis entre biomasse accumulée et eau consommée.

L'efficacité d'utilisation d'eau de la plante au niveau de la feuille (W_i) devient élevée lorsque la plante montre un ratio élevé entre la surface foliaire et la biomasse de la plante entière LAR et non de RGR. La variation de W_i est plus liée à la variation de la conductance stomatique qu'au taux photosynthétique (Van Den Boogaard *et al.* 1997).

Dans le cadre de ce travail nous avons étudié l'évolution de RGR dans deux conditions expérimentales contrastées (dans des conditions d'alimentation en eau optimale et dans les conditions de sécheresse) et vérifié si des relations existent avec ses composantes (SLA, NAR, LMR, LAR et $\log(R/S)$). Si oui, nous essayons de les interpréter pour voir les stratégies qui sont mises en place par les espèces en cas de contrainte hydrique. Nous

estimons leur influence sur les différentes approches de l'efficacité d'utilisation de l'eau, en vue de déterminer les traits écophysiological qui sont liés à ces derniers.

II.6.3. Les indicateurs foliaires et l'efficacité d'utilisation de l'eau

On peut également se poser la question des relations entre W_i ou TE et les traits de structure foliaire comme la densité stomatique et les teneurs en azote foliaire.

En effet, l'assimilation nette de CO_2 (A) est largement influencée par la teneur en azote dans les feuilles. Plus de 75% de l'azote organique foliaire est présent dans le chloroplaste (Evans et Seemann 1989). Une fraction importante de cet azote est investie dans la machinerie photosynthétique et 20 à 40% dans la Rubisco. La quantité d'azote et la capacité photosynthétique sont corrélées positivement (Field et Mooney 1986). Monclus *et al.* (2005) ont trouvé une corrélation négative entre $\Delta^{13}\text{C}$ et l'azote foliaire de clones de peupliers. Cependant certains travaux n'ont trouvé aucun lien entre la concentration en azote dans les feuilles et $\Delta^{13}\text{C}$ (Guehl *et al.* 1995a ; Ripullone *et al.* 2004).

Nous essayerons de savoir si cette relation se vérifie chez les acacias.

Le nombre de stomate par mm^2 de surface foliaire ainsi que leur taille sont très variables (Willmer 1983). La densité va d'environ 100 mm^{-2} chez *Larix decidua* à plus de 1000 mm^{-2} chez certains chênes. La conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_s) n'est pas nécessairement corrélée directement à la densité stomatique à cause de la répartition particulière que peuvent prendre les stomates, de leurs différences de taille et la variabilité de l'ouverture stomatique. Malgré ces variations, des relations ont pu être mises en évidence entre conductance stomatique et densité stomatique : chez le peuplier (Pearce *et al.* 2006), chez des provenances d'*Azadirachta indica* (Kundu et Tigerstedt 1999). Des corrélations positives ont été trouvées entre densité stomatique et $\Delta^{13}\text{C}$: pour des provenances de *Pinus ponderosa* (Cregg *et al.* 2000), des clones de peuplier Monclus *et al.* (2006), et des génotypes de chênes pédonculés (Fig. 26) Roussel *et al.* (2009a). En outre Dillen *et al.* (2008) ont trouvé une corrélation négative entre densité stomatique et $\Delta^{13}\text{C}$. Ces études montrent que la densité stomatique peut influencer W_i ou TE. Qu'en est-il entre les espèces d'*Acacias* ?

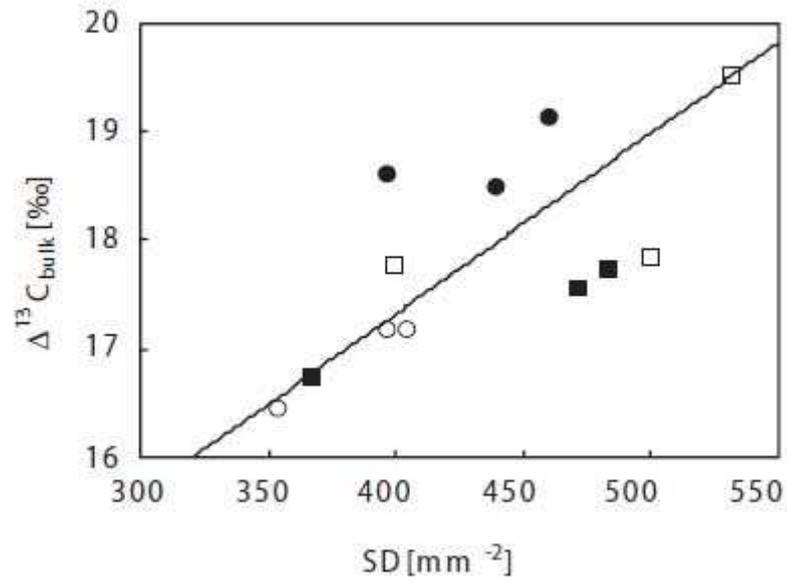


Figure 26 : Relation entre discrimination isotopique foliaire ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{buik}}$) et densité stomatique (SD). Chaque point sur la figure représente une moyenne par génotype. La relation entre Δ et SD est significative ($p < 0.02$, $r^2 = 0.68$) Roussel *et al.* (2009a).

III. Matériel et méthodes

III.1. Le matériel végétal

Le travail a été réalisé sur 9 espèces d'*Acacia* de deux régions géographiques différentes: 5 espèces australiennes et 4 espèces sahéliennes. Parmi les espèces australiennes, 3 portent des phyllodes (*Acacia aneura*, *A. trineura* et *A. mangium*), 1 porte à la fois phyllodes et folioles (*A. melanoxylon*) et 1 porte des folioles (*A. dealbata* ssp. *dealbata*). Les 4 espèces sahéliennes portent toutes des folioles (*A. senegal*, *A. seyal*, *A. tortilis* subsp *raddiana* et *Faidherbia albida*).

Les espèces de chaque région ont été échantillonnées le long d'un gradient d'aridité (tableau 3). Les semis provenaient de graines commandées chez Australian Tree Seed Centre, CSIRO Forest Biosciences, Kingston ACT 2604, Australie (pour les espèces australiennes). Les espèces sahéliennes ont été commandées chez Millennium Seed Bank, Royal Botanic Gardens, Kew Royaume-Uni.

III.2. Caractérisation de l'aridité des habitats d'origine

Les données météorologiques (températures et précipitations) des stations météo situées à proximité des sites de collecte des graines (tableau 3) proviennent de Météo France. Des températures moyennes et des précipitations mensuelles enregistrées pendant 30 ans ont été utilisées (1941-1970).

L'indice de Martonne de chaque habitat a été calculé par l'équation (13), et cet indice a permis de classer les espèces selon l'aridité de leurs milieux respectifs. Cette classification a été utilisée dans la présentation des résultats.

$$I_M = \frac{P}{T + 10} \quad (13)$$

I_M: indice de Martonne

P : précipitation moyenne annuelle (mm)

T : température annuelle moyenne (°C)

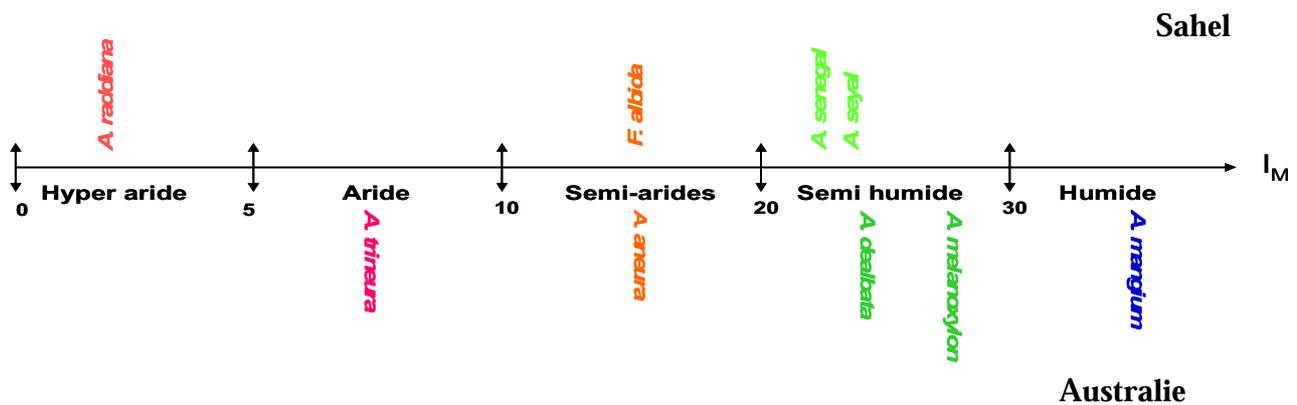


Figure 27: Classement des espèces à l'aide de l'indice d'aridité de Martonne (I_M) de leurs milieux respectifs. Les espèces ont été rangées par un ordre croissant selon leurs I_M de Hyper aride (0 à 5) à humide (à partir de 30). Les espèces placées en haut de la figure sont de provenance sahélienne et les espèces placées en dessous de provenance australienne.

Tableau 3 : Caractérisation de l'aridité des zones de provenance des graines.

Espèce	Station météo	Mois secs	Mois humides	I_M
<i>A. raddiana</i>	Afassas Bilma	12	0	0.45
<i>A. trineura</i>	Mildura	9	3	9.75
<i>F. albida</i>	Mopti	9	3	14.27
<i>A. aneura</i>	Charleville	6	6	14.94
<i>A. senegal et A. seyal</i>	Ouagadougou Oubritenga	7	5	23.95
<i>A. dealbata</i>	Canberra	0	12	24.66
<i>A. melanoxydon</i>	Mount gambier	3	9	26.79
<i>A. mangium</i>	Cairns	3	9	62.99

L'aridité d'une région n'est pas seulement déterminée par les facteurs climatiques (pluviométrie et températures), mais aussi par d'autres facteurs qui sont géographiques (le relief qui gêne sur l'exposition d'une zone au rayonnement solaire, la vitesse des vents qui influent directement sur l'évaporation), et écologiques (par exemple la profondeur des sols).

La sécheresse réellement subie par les plantes peut donc différer significativement de l'indice d'aridité. L'indice de Martonne est un indice climatique qui présente un certain nombre de limitations. Il ne prend pas en compte l'évapotranspiration qui est paramètre important pour l'estimation de l'intensité de la sécheresse que peut subir les plants dans leurs milieux.

Nous ne disposons pas de suffisamment de données pour une estimation plus fine de la sécheresse de ces zones de provenances.

III.3. Site et condition de culture

Les deux expérimentations (2007 et 2008) ont été menées dans le centre INRA de Champenoux–Nancy (France), dans des conditions semi-contrôlées (température, luminosité, VPD) sous serre. Les plants étaient cultivés dans des pots de 4 litres qui étaient auparavant remplis systématiquement à masse identique d'un substrat préparé à partir d'un mélange tourbe/sable (1/2 v/v). Les trous en bas des pots étaient bouchés pendant toutes les expérimentations pour éviter toute fuite d'eau.

Trois pots ont été choisis au hasard, arrosés jusqu'au drainage et ressuyés pendant 12 heures. Un échantillon a été prélevé sur chaque pot (masse de l'échantillon au maximum de sa réserve utile), pesé et placé à l'étuve à 105 °C pendant trois jours. Après 72 heures dans l'étuve, les pots ont ensuite été repesés pour déterminer le poids sec du substrat. Ainsi la fraction de réserve utile disponible a été estimée par :

$$REW = \frac{W - W_s}{W_M - W_s} \quad (14)$$

REW: fraction de réserve utile hydrique disponible (%)

W : Masse du pot à un instant donné

W_s : Masse du pot avec du sol sec

W_M : Masse du pot à capacité au champ.

$W - W_s$: Masse d'eau présente dans le pot

$W_M - W_s$: Masse maximale d'eau pouvant être contenue dans le pot

Les graines des différentes espèces ont été traitées avec de l'acide sulfurique 100% pendant des durées variables selon la dureté des téguments des espèces. Elles ont été mises en imbibition puis semées. Après germination, les plantules ont été repiquées dans des pots de 4 litres. Elles étaient arrosées avec de l'eau osmosée, et fertilisées avec un engrais à libération lente Nutricote 100 (13/13/13 N/P/K avec oligo-éléments) apporté à raison de 18 g par pot (5

g pendant les deux semaines de croissance et 13 g au début de la troisième semaine de croissance).

III.3.1 Expérimentation I : Différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation d'eau chez les acacias : effet d'une sécheresse édaphique.

Après quatre mois de croissance (dans des conditions optimales), une mesure systématique de la hauteur de tous les plants de toutes les espèces en culture a été effectuée. L'échantillonnage a été fait sur cette base (hauteur). 3 grands lots homogènes ont été constitués (lot initial, lot témoin et lot sec). Chaque lot comportait les 9 espèces avec une répétition de 8 plants pour chaque espèce, soit au total $3 \times (9 \times 8) = 216$ plants (Fig. 28).

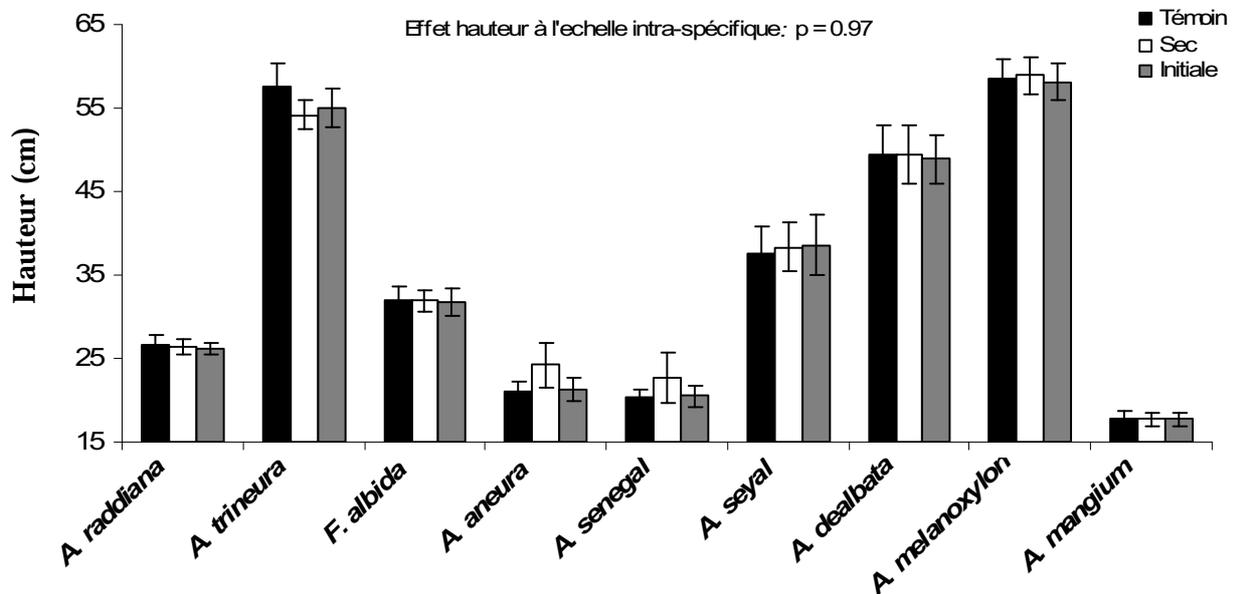


Figure 28 : Hauteur moyenne des plants dans les 3 lots (témoin, sec et initial) des 9 espèces d'*Acacia* (n = 8 plants par espèce). Les histogrammes en noir représentaient les témoins, ceux en blancs les secs et ceux en gris les initiaux. Les barres au dessus des histogrammes représentent des erreurs standard (\pm e.s). Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

Après l'échantillonnage, les plants du premier et du deuxième lot ont été placés sur deux tablettes différentes. Sur chaque tablette 8 rangs de plants étaient constitués, et chaque rang comprenait un représentant de chaque espèce, autrement dit : 72 plants par tablette. En outre, 3 pots vides (remplis au même poids que les pots avec des plants) ont été répartis sur chaque tablette.

Le premier lot était le traitement témoin avec REW maintenue à 80%. Le deuxième lot était le traitement sec avec REW maintenue à 30%.

La consommation d'eau par les plants était suivie à un pas de temps de deux jours où les pots sont pesés avant et après leur réhydratation. Le seuil d'alimentation hydrique pré-fixé pour chaque traitement était systématiquement respecté après réhydratation (80 % de REW pour les témoins et 30 % de REW pour les secs).

L'évapotranspiration des pots était estimée à partir de la différence de masse mesurée juste avant réhydratation le jour $j+2$ et juste après réhydratation le jour j , et la transpiration calculée comme la différence entre l'évapotranspiration d'un pot planté et l'évapotranspiration moyenne des pots vides. Tous les pots, témoin ou sec, avec ou sans plants, ont été pesés dans un même intervalle de temps. La sécheresse a été appliquée le 10 août 2007 et la récolte finale est intervenue le 25 octobre 2007. Quant au troisième lot, il a été récolté le jour même du démarrage de la sécheresse (le 10 août 2007) pour déterminer la biomasse initiale moyenne par espèce et par traitement.



Figure 29 : Un exemple de l'impact de la sécheresse sur deux espèces après un mois et demi de traitement: **a/** *A. mangium* témoin et *A. mangium* sec. **b/** *F. albida*, témoin et *F. albida* sec.

III.3.2 Expérimentation II : Différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau des acacias : recherche de déterminants.

Les mêmes conditions de culture ont été reconduites, sans toutefois d'application de sécheresse. Les mesures de transpiration ont débuté peu après le repiquage des plantules. Une couche superficielle de 2.5 cm d'épaisseur de perlite a été déposée sur tous les pots pour

minimiser l'évaporation directe du sol. Une seule tablette a été constituée contenant les plants des 9 espèces et les 8 répétitions par espèces, soit 72 plants (Fig. 30).



Figure 30 : Dispositif expérimental de l'expérimentation II (2008). **a/** Un exemple de pot recouvert d'une couche superficielle de perlite, ici *A. dealbata* (une semaine après le repicage). **b/** Le dispositif expérimental.

Les mesures ont débuté le 23 juin 2008, jusqu'à la récolte finale le 26 septembre 2008.

III. 4. Mesure de croissance et d'efficacité de transpiration

Les mesures de croissance (hauteur et diamètre du collet) ont été effectuées lors des deux expérimentations, à un pas de temps de deux semaines.

Pour la première expérience, deux récoltes de biomasse (initiale et finale) ont été réalisées. Une analyse de croissance a été faite sur l'intervalle de temps entre les deux récoltes (Δt), avec la procédure développée par Hunt *et al.* (2002). Cette procédure permet d'estimer les paramètres de croissance, avec un intervalle de confiance à 95 %. Le taux de croissance relative (**RGR**, $\text{mg.g}^{-1}.\text{jr}^{-1}$) a été décomposé selon l'équation 12.

Pour l'expérience II, une seule récolte de biomasse a été réalisée en fin d'expérience.

Pour les deux expérimentations, la surface foliaire et la masse fraîche correspondante ont été estimées immédiatement après récolte des feuilles sur 10 feuilles par plant récolté. Dans le cas de *A. melanoxylon* qui possède à la fois les deux types de feuilles (foliole et phyllode), 10 feuilles étaient récoltées pour chaque type de feuille.

Pour les espèces à folioles, la surface foliaire a été obtenue après avoir scanné les folioles, et analysé les images par le logiciel **Win-Rhizo** (2002c Régent Instruments INC. Canada). Pour

les espèces à phyllodes, la surface foliaire était obtenue à l'aide d'un Planimètre (Delta T Area Meter MK2, Delta T Devices, Cambridge, UK), sauf pour *A. aneura* par scanner (phyllodes de petite taille).

Feuilles, racines, rameaux et tiges ont été séchés à 65°C pendant 3 jours et ensuite pesés pour déterminer leur biomasse respective.

L'efficacité de transpiration (TE, gMS.kgH₂O⁻¹) a été estimée par le rapport entre gain de biomasse totale moyenne par espèce (ΔB, gMS) par quantité d'eau transpirée moyenne par espèce (Cons. kg H₂O⁻¹).

La biomasse totale moyenne accumulée est estimée lors de l'expérience 1 par la différence de biomasse moyenne entre la récolte finale et la récolte initiale. Par contre pour l'expérience 2, la biomasse totale moyenne accumulée était estimée par la différence entre la biomasse moyenne récoltée et la masse moyenne des graines par espèces.

III. 5. Mesure des échanges gazeux foliaire

Elle a été réalisée juste avant la récolte finale à l'aide d'une chambre portable Licor 6400 (Licor, Lincoln, USA), sur tous les plants de toutes les espèces. L'assimilation nette de CO₂ (A_{sat} , μmol CO₂ m⁻²s⁻¹), et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_{ssat} , molH₂O m⁻²s⁻¹) ont été mesurées en conditions standardisées: CO₂ ambiant fixé à 370 ppm, éclaircissement saturant (flux de photons dans le PAR de 1000 μmol m⁻²s⁻¹), température de la chambre de mesure : 25°C, et flux d'air passant dans la chambre de 300 μmol s⁻¹. Le déficit de pression de vapeur d'eau entre les espaces intercellulaire et l'atmosphère fluctuait entre 1 et 1,5 kPa. A la suite de ces mesures, l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau en condition saturante W_i a été estimée par le rapport ($A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$, μmolCO₂ mol⁻¹H₂O).

III 6. Analyse isotopique des différentes fractions organiques

Les analyses du rapport isotopique ¹³C/¹²C (δ¹³C) ont été réalisées sur la biomasse foliaire de tous les plants de toutes les espèces après la récolte finale. δ¹³C foliaire (δ¹³C_f) a été mesuré sur 1 mg de poudre brute préalablement séchée à l'étuve à 65°C pendant 72 heures et broyées par un broyeur à anneau (Sodemi modèle CB 2200 France), pendant une minute. δ¹³C a également été mesuré sur la cellulose (δ¹³C_c) des feuilles de l'expérience II.

III 6.1 Extraction de la cellulose

Le protocole d'extraction de la cellulose utilisé était celui cité par Leavitt et Danzer (1993) qui faisait référence à Green (1963). Nous avons procédé d'abord par des phases de test pour vérifier les protocoles sur nos échantillons.

III.6.1.1 Extraction de la cellulose (test I)

75 mg de poudre foliaire ont été placés au centre d'une membrane téflon de porosité 1µm. La membrane était repliée, fermée avec un ruban téflon et identifiée avec un code de perles en verre. Les échantillons ont ainsi subi le mode opératoire de Leavitt et Danzer avec les ajustements cités par Loader *et al.* (1997):

- Phase 1 : élimination des extractibles par les solvants
- Phase 2 : élimination des composés hydrosolubles à chaud
- Phase 3 : digestion des lignines par les agents oxydants
- Phase 4 : réduction de la présence des hémicelluloses

La phase 1 consistait à éliminer les cires, les lipides et les résines par lavages successifs à chaud des échantillons dans un extracteur de type Soxhlet avec 250 ml d'un mélange toluène-éthanol (2 :1, v/v) puis avec 250 ml d'éthanol (99%). Les échantillons étaient ensuite agités dans un bain à ultrasons à température ambiante pendant 10 minutes puis laissés sécher à l'air sous hotte aspirante.

La phase 2 éliminait les composés hydrosolubles (sels inorganiques, polysaccharides à faible poids moléculaire, amidon, certains hydrates de carbone). Cette étape était réalisée en conditions de bain-marie dans de l'eau distillée portée à 100°C pendant 6 heures. Les échantillons étaient une nouvelle fois agités dans un bain à ultrasons à température ambiante pendant 10 minutes.

La phase 3 permettait de soustraire les lignines. L'agent oxydant utilisé était le chlorite de sodium (NaClO_2) en solution dans l'eau distillée et en milieu acide à 70°C. Dans 700 ml d'eau distillée et en présence des échantillons on réalisait une succession de 5 ajouts répétés, toutes les 2 heures, de quantités égales de chlorite de sodium et d'acide acétique soit par 1 g de matière sèche, 2.46 g NaClO_2 et 1.69 ml d'acide acétique.

La phase 4 permettait de diminuer la teneur en hémicellulose des échantillons. Elle était réalisée dans une solution alcaline de soude à 17% à température ambiante dans un bain

ultrasonique pendant 45 minutes et suivie d'une neutralisation par une solution d'acide chlorhydrique à 10%.

Après un rinçage abondant avec de l'eau distillée, les échantillons étaient lavés dans un bain d'éthanol et laissés sécher à l'air sous hotte aspirante.

Le mode opératoire avait produit des extraits avec des teneurs en C et en N non compatibles avec celles attendues pour une molécule de cellulose (tableau 4, test I).

Tableau 4 : Teneurs en C, N et couleur des extraits de cellulose des feuilles d'*Acacia* (Test 1). %C et %N représentaient les valeurs moyennes des plants par espèces (avec n = 3 plants par espèce).

Espèces	répétitions	% C	% N	Couleurs
<i>A. raddiana</i>	3	46.56	0.64	Jaune
<i>A. trineura</i>	3	46.91	0.67	Jaune
<i>F. albida</i>	3	46.91	0.83	blanche brune
<i>A. aneura</i>	3	44.46	0.24	Jaune
<i>A. senegal</i>	3	46.14	0.82	Jaune
<i>A. seyal</i>	3	44.52	0.58	Noir
<i>A. dealbata</i>	3	46.67	0.53	Brune
<i>A. melanoxylon</i>	3	46.96	0.44	Jaune
<i>A. mangium</i>	3	44.02	0.28	Jaune

En effet la teneur en C d'une molécule de cellulose pure est estimée à 44.45 %, et celle en N à 0%. De plus la couleur de la cellulose pure est blanche. A l'exception de *A. mangium* et de *A. aneura*, le test I (tableau 4) avait montré des teneur en C et N qui variaient respectivement de 46 à environ 47 % et de 0.44 à 0.83 %. En conséquence, avons pré-traité (6.1.2) les échantillons de poudre brute en amont du mode opératoire de l'extraction de la cellulose (III.6.1.1) pour rendre l'extrait cellulosique beaucoup plus propre.

III 6.1.2 Traitement au préalable des échantillons

Nous avons testé un traitement des échantillons à l'acide nitrique à chaud (120° C) dans les mêmes conditions que celles déjà travaillées par Brendel *et al.* (2000). Nous avons testé ce traitement sur quelques espèces présentant des pourcentages élevés en C et en N et selon la disponibilité de poudre foliaire brute.

Après avoir pesé la poudre foliaire (75 mg) dans des tubes de 10 ml en pyrex de type Exetenaire, on a ajouté simultanément 2 ml d'acide acétique (80% v/v) et 250 µl d'acide nitrique (69%, v/v). Les tubes étaient mis en agitation à 120 °C pendant 20 minutes, et puis laissés à refroidir. On ajoutait 2.5 ml d'éthanol, et ensuite à un mélange au vortex les tubes

étaient centrifugés à 3000 g pendant 5 minutes. Le protocole se résume ensuite à enlever le surnageant, relaver de nouveau avec 2.5 ml d'éthanol et puis centrifuger à 3000 g pendant 5 minutes. Le culot était ensuite filtré sur Buchner au centre d'une membrane téflon de porosité 1µm et lavé sous filtration à l'éthanol 99%. La membrane qui contenait l'échantillon était repliée, fermée avec un ruban téflon et identifiée avec un code de perles en verre. En suite nous avons appliqué le mode opératoire de l'extraction de la cellulose (III.6.1.1) (tableau 5).

Tableau 5 : Teneur en C, N et couleur des extraits de cellulose des feuilles d'*Acacia* (Test II). %C et %N représentaient les valeurs moyennes des plants par espèces (avec n = 3 plants par espèce).

Espèces	répétitions	% C	% N	Couleur
<i>A. trineura</i>	3	45.74	0.39	Blanche
<i>F. albida</i>	3	42.57	0.34	Blanche
<i>A.seyal</i>	3	43.54	0.23	Blanche
<i>A. dealbata</i>	3	43.75	0.26	Blanche
<i>A.mangium</i>	3	42.25	0.14	Blanche

Ce pré- traitement a permis de réduire la teneur en N de moitié et de normaliser la teneur en C, ramené en moyenne à 43.52 %. Il a par la suite été généralisé sur l'ensemble des espèces pour l'extraction de la cellulose des acacias.

Les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ ont été effectuées sur 1 mg de matière sèche. Toutes les analyses ont été effectuées à l'INRA de Nancy par C. Bréchet et C. Hossan (Plateau Technique d'Ecologie Fonctionnelle de l'UMR INRA-UHP EEF) à l'aide d'un analyseur élémentaire carbone-azote (Na 1500 Carlo Erba, Italie) couplé à un spectromètre de masse isotopique (Thermo Finnigan Delta S, Bremen Allemagne).

$\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ a également été estimé dans l'atmosphère de la serre à l'aide de $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles des plants de maïs, plante C_4 dont le $\delta^{13}\text{C}$ est relativement stable avec les conditions expérimentales, lumière, eau et azote et varie linéairement avec $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$. Les maïs ont été cultivés durant les expériences au milieu des acacias (trois plants de maïs par tablette). $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ a été calculé par l'expression de Marino et McElroy (1991):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} = 3.3 + \delta^{13}\text{C}_{\text{maix}} \quad (15)$$

La valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ dans la serre en 2007 était de -8.56 ‰ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ au dessus des tablettes T, S était la même que partout dans la serre). En effet $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ était stable lors de

l'expérimentation I. Pour l'expérience II (2008), $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ dans la serre était plus bas à -9.31‰ (Fig. 31).

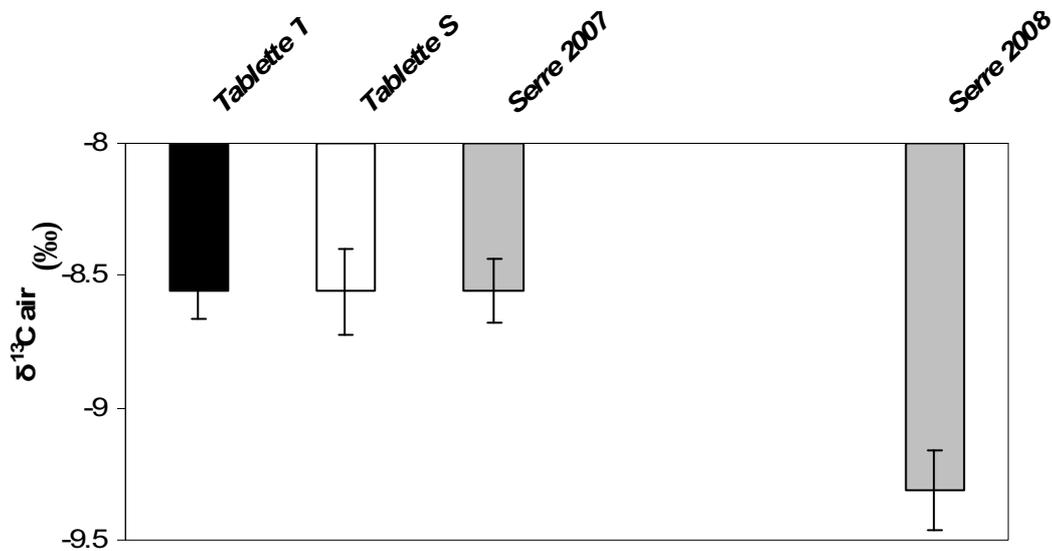


Figure 31 : La signature isotopique de l'air ($\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$) lors des deux expériences. Expérience I (Tablette T et S et Serre 2007). $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ est estimé à partir de la moyenne $\delta^{13}\text{C}$ de 3 plants de maïs disposés sur chaque tablette. $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ dans la serre en 2007 est estimée à partir la moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ de l'ensemble des plants des tablettes T et S ($n = 6$ plants). Expérimentation II : $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ dans la serre en 2008 est estimée à partir de la moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ de 3 plants de maïs disposés sur l'unique tablette. Les barres sur les histogrammes représentent les écartypes.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ ont été utilisées pour calculer la discrimination isotopique des acacias ($\Delta^{13}\text{C}$, ‰) à l'aide de l'expression 16 :

$$\Delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \frac{(\delta^{13}\text{C}_{\text{air}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{acacia}})}{(1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{acacia}})} \times 1000 \quad (16)$$

III.7. Détermination de la densité et du ratio stomatique

La densité stomatique (nombre de stomates par mm^2) et le ratio stomatique (rapport entre le nombre de stomates de la face supérieure et de la face inférieure) des feuilles (folioles ou phyllodes selon les espèces) ont été estimés sur 5/8 feuilles ayant servi pour les mesures d'échange gazeux de l'expérimentation II (2008).

Après récolte, les feuilles ont été congelées à -20°C . Vu que les *Acacias* sont des espèces amphistomatiques (présence des stomates sur la face supérieure et sur la face inférieure de la feuille), 3 prélèvements ont été réalisés sur chaque face et répétés sur les 5 plants de chaque

espèces, soit $(3 \times 2) \times 5 = 30$ photos par espèces. Par conséquent 270 photos ont été réalisées sur les 9 espèces.

Les photos étaient effectuées à l'aide d'un microscope électronique à balayage (modèle 1450VP, Leo, Cambridge, UK, 20-30 Pa dans la chambre, voltage d'accélération 15 kV et distance de travail 12 mm). Les photos étaient ensuite analysées par un logiciel Scion image (Scion Image © Scion Corporation, USA).

III.8. Récapitulation des mesures réalisées.

Les paramètres mesurés pour chaque expérimentation sont indiqués dans le tableau 5.

Tableau 6 : Les paramètres mesurés pour chaque expérimentation

Paramètre	Expérimentation I	Expérimentation II
Croissance	x	X
Transpiration	x	X
$\Delta^{13}\text{C}$ feuille	x	X
$\Delta^{13}\text{C}$ cellulose		X
Echanges gazeux		X
Teneur en azote		X
Densité et ratio stomatique		X

III.9. Analyses statistiques

Une analyse de variance à deux facteurs a été réalisée à partir des valeurs individuelles des plants des différentes espèces (9 espèces), de deux traitements (témoin et sec) suivie d'une comparaison multiple des moyennes par la méthode Tukey-Kramer sur les résultats de l'expérimentation I.

Le modèle utilisé était le suivant :

$$Y_{ijk} = a + b_i + c_j + (bc)_{ij} + e_{ijk} \quad (\text{Modèle 1})$$

Y_{ijk} : paramètre mesuré pour k plant, j : espèce et i : traitement. a : constant b_i : effet traitement c_j : effet espèce, $(bc)_{ij}$: interaction espèce*traitement, e_{ijk} : erreur de mesure.

La même méthode a été utilisée pour l'analyse de variance des résultats de l'expérimentation II, avec seul un facteur. Le modèle utilisé était le suivant :

$$Y_{ij} = a + c_j + e_{ij} \quad (\text{Modèle 2})$$

Y_{ij} : valeur mesurée pour i plant, j : l'espèce ; a : constante ; c_j : effet espèce ; e_{ij} : erreur de mesure.

Les corrélations entre paramètres étaient obtenues par des simples régressions linéaires. La vérification de la stabilité des paramètres est effectuée par un test de corrélation de rang de Spearman. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sur le logiciel SAS software version 9.00 (TS M0) (SAS Institute Inc. 2002, Cary, NC 27513, USA).

IV. Résultats

IV.1. Différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation d'eau chez les acacias : effet d'une sécheresse édaphique.

Une première expérience a été réalisée en 2007 afin de mettre en évidence des différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau chez les acacias et d'étudier la plasticité de ce trait en réponse à une contrainte hydrique. Les plants de 9 espèces ont été cultivés en serre en condition d'alimentation hydrique optimale pendant 4 mois, puis optimale (plants témoins) ou limitante (plants stressés) pendant deux mois. La biomasse produite et la quantité d'eau transpirée ont été mesurées afin de calculer l'efficacité de transpiration. Cette dernière a été comparée à la discrimination isotopique.

IV.1.1. Suivi du contenu relatif en eau du sol (REW) au cours de l'expérimentation.

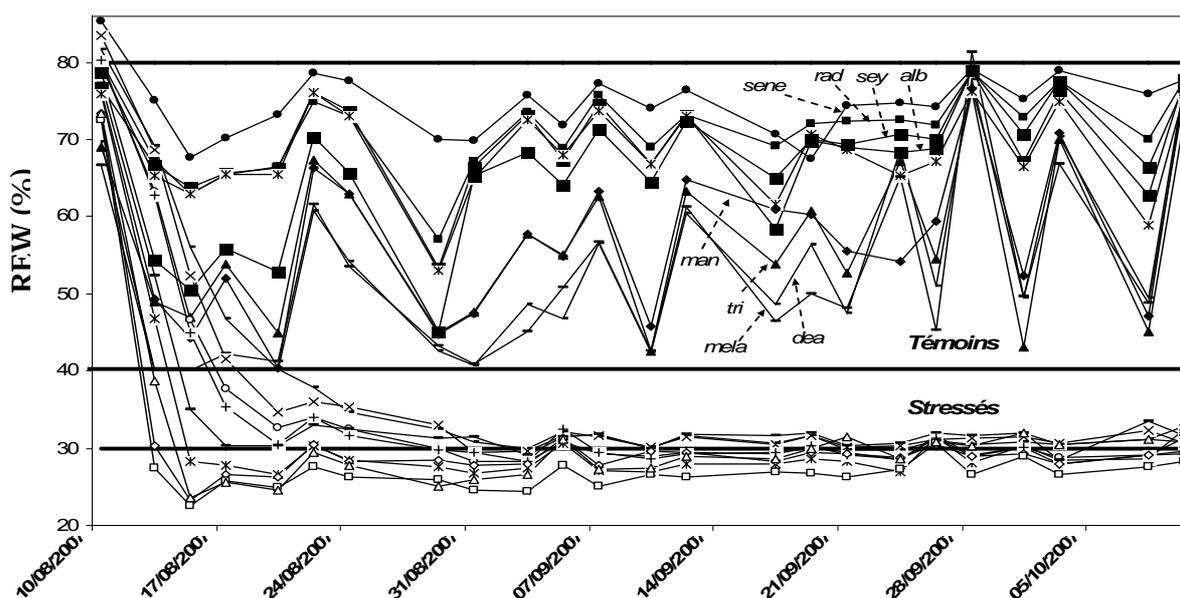


Figure 32 : Suivi du contenu relatif en eau du sol (REW) des plants de 9 espèces d'Acacia au cours de l'expérimentation. Chaque courbe une espèce ($n = 8$ plants). Chaque point d'une courbe représente une moyenne de REW mesurée à un pas de temps de 1 jour sur 2. La ligne droite de 80 % REW, représente la valeur de seuil d'alimentation en eau pour les plants témoins. La ligne droite à 30 % REW, représente le seuil d'alimentation en eau pour les plants stressés.

REW a varié de 53 à 75 % pour les plants témoins, les valeurs les plus fortes étant observées pour *A. senegal* et les plus faibles pour *A. melanoxylon* (Fig. 32). REW de l'ensemble des plants témoins n'a jamais atteint le plancher de 40 % de REW. Une analyse de variance sur

les valeurs moyennes de REW des plants témoins par espèce a mis en évidence des différences interspécifiques très significatives ($p < 0.0001$). Pour les plants soumis à une sécheresse, REW a varié de 27 à 32 % lorsque la sécheresse a été stabilisée avec les valeurs les plus élevées pour *A. senegal* et les plus faibles pour *A. melanoxyton*. REW de l'ensemble des plants soumis à sécheresse se situait en dessous de 40 %. L'analyse de variance sur les valeurs REW des plants stressés ne montrait aucune différence interspécifique ($p = 0.25$).

IV.1.2. Efficience d'utilisation d'eau :

IV.1.2.1 Discrimination isotopique contre ^{13}C ($\Delta^{13}C_f$) dans la feuille

Les valeurs moyennes de $\Delta^{13}C_f$ différaient significativement entre les deux traitements et les espèces (Fig. 33). L'analyse de variance a révélé en plus une interaction espèce-traitement très significative ($p < 0.0001$).

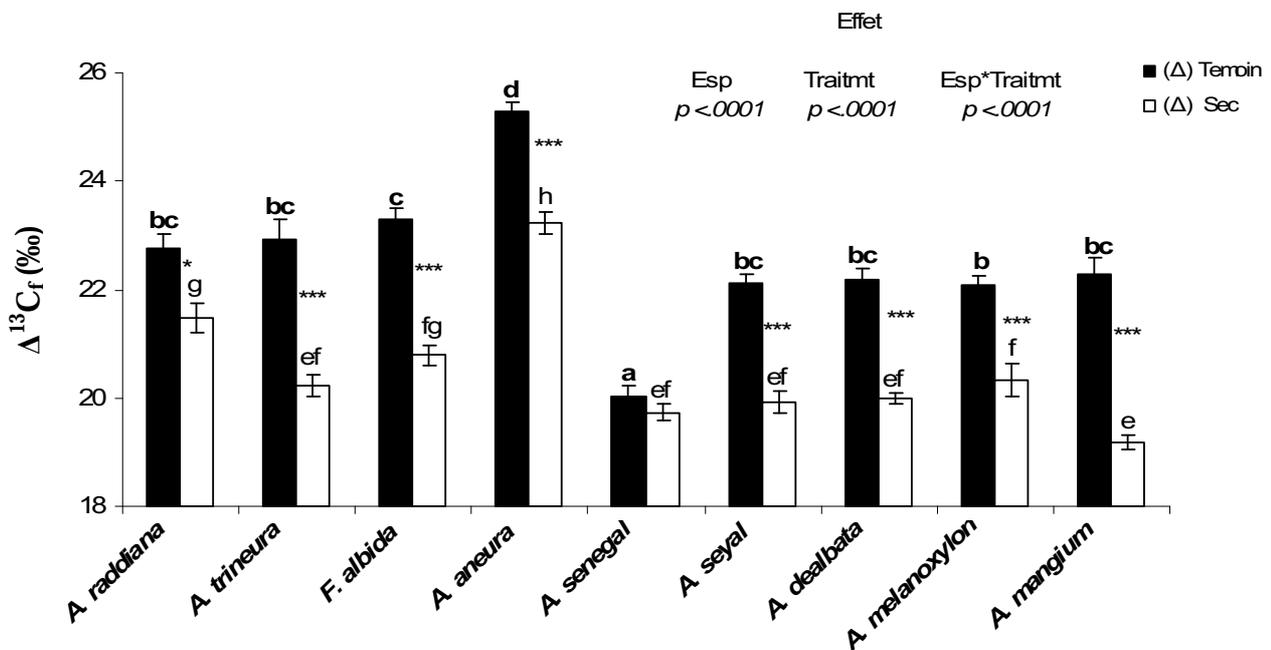


Figure 33 : Moyennes de discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}C_f$) des feuilles de plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et stressé avec un effectif de 6-8 plants. Les histogrammes en noir représentent les plants témoins, ceux en blancs les plants stressés. Les barres représentent les erreurs standards ($\pm e.s$). Les lettres sur les barres représentent des différences entre les espèces, en gras les plants témoins et en caractères normaux les plants stressés. Différence entre traitements par espèce est représentée par : * ($p < 0.01$) ; *** ($p < 0.0001$). Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

$\Delta^{13}C_f$ des plants témoins était significativement plus élevé sur *A. aneura*, espèce à phyllode que pour toutes les autres espèces (25.3 ‰). *A. senegal*, espèce à foliole, présentait des valeurs significativement plus faibles que les autres espèces (20.0‰). Une différence significative était également observée entre *F. albida*, espèce à foliole et *A. melanoxyton*, espèce présentant à la fois des folioles et des phyllodes. Les 5 autres espèces, en position

intermédiaire, ne présentaient pas de différence significative entre elles ou avec *F. albida* et *A. melanoxyton*.

Parmi les plants soumis à sécheresse, *A. aneura* présentait les valeurs les plus élevées de $\Delta^{13}\text{C}_f$ (respectivement 23.2‰), suivi par *A. raddiana* (21.5 ‰). La différence entre les deux espèces était significative. À l'exception de *F. albida* similaire, à *A. raddiana*, les autres espèces présentaient des valeurs plus faibles que celles mesurées sur *A. aneura* et *A. raddiana*. *A. mangium*, espèce à phyllodes, présentait les valeurs les plus faibles (19.2 ‰), significativement différentes de celles obtenues pour *A. aneura*, *A. raddiana*, *F. albida* et *A. melanoxyton*.

Les valeurs de $\Delta^{13}\text{C}_f$ obtenues sur les plants témoins étaient plus élevées (20.0 à 25.3 ‰) que celles obtenues pour les plants stressés (19.2 à 23.2 ‰). Aucune différence significative de $\Delta^{13}\text{C}_f$ n'était trouvée entre les traitements témoin et stressé pour *A. senegal*. Mais elles étaient significatives pour les, 8 autres espèces. Pratiquement toutes les espèces d'*Acacia* ont montré une plasticité à la sécheresse excepte *A. senegal*.

IV.1.2.2 Croissance

La biomasse produite entre les deux récoltes (ΔB) était significativement différente entre les deux traitements, l'analyse de variance révélant de plus des différences interspécifiques et des interactions espèce-traitement très significatives ($p < 0.0001$, Fig. 34).

Des fortes différences interspécifiques ont été détectées dans l'accumulation de biomasse au niveau des plantes témoins. Trois groupes d'espèces ont pu être identifiés. Le premier groupe était composé d'*A. melanoxyton* et d'*A. dealbata* qui présentaient les ΔB les plus élevés. Le deuxième groupe, présentant les ΔB les plus faibles, était composé d'*A. senegal*, d'*A. raddiana*, de *F. albida* et d'*A. aneura*. En position intermédiaire se trouvaient trois espèces : *A. trineura* et *A. mangium* similaires entre elles, et *A. seyal*, présentant une valeur de ΔB plus faible.

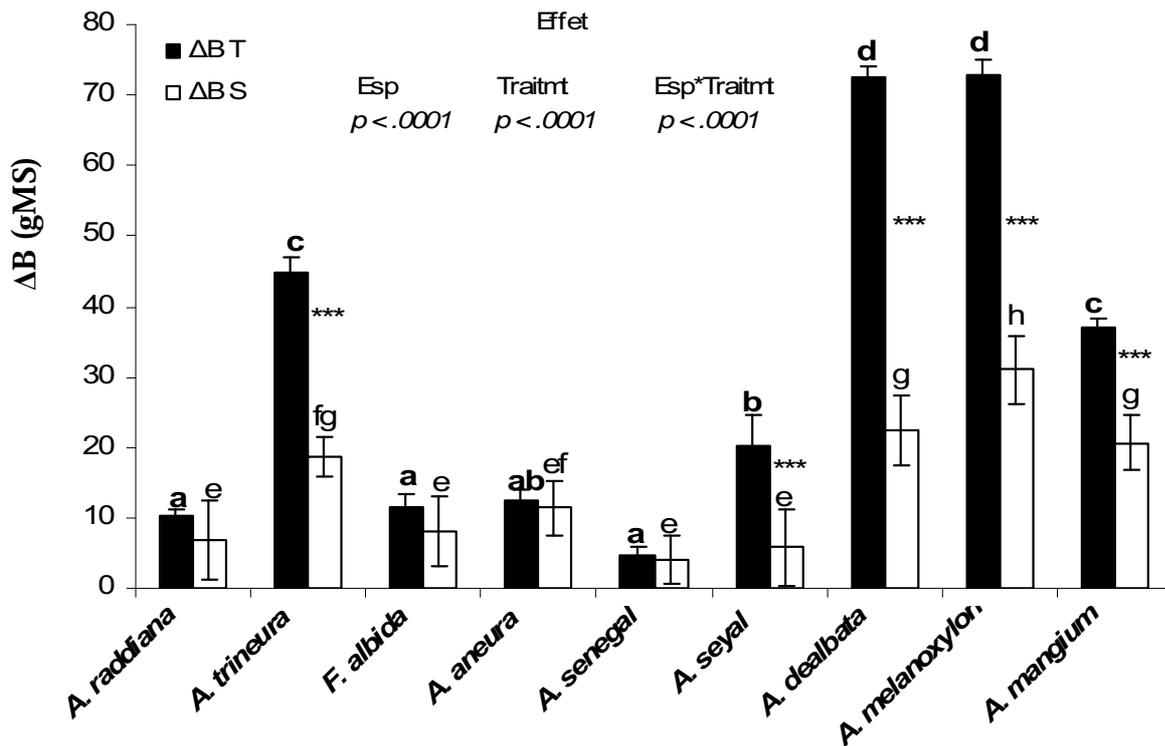


Figure 34 : Biomasse moyenne (ΔB) produite entre les deux récoltes par les plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec avec un effectif de 6-8 plants par traitement. Les barres représentent les erreurs standards ($\pm e.s$). Les histogrammes en noir représentent les plants témoins, ceux en blancs les plants stressés. Les lettres sur les barres représentent des différences entre les espèces, en gras les plants témoins et en caractères normaux les plants stressés. Différence entre traitements par espèce est représentée par : *** ($p < 0.0001$). Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

La comparaison entre les moyennes de ΔB des plants stressés montrait des différences interspécifiques significatives. *A. melanoxyton* présentait la valeur de ΔB la plus élevée par rapport aux autres espèces, suivi par un groupe de trois espèces (*A. dealbata*, *A. mangium*, *A. trineura*). Enfin, les quatre espèces sahéliennes (*A. senegal*, *A. seyal*, *A. raddiana* et *F. albida*) et *A. aneura*, présentaient une croissance en biomasse plus faible.

ΔB sur plants témoins était plus élevé que stressés. Elle variait pour les plants témoins de 4.8 gMS pour *A. senegal* à 72.8 gMS pour *A. melanoxyton* et pour les plants stressés de 4.2 à 31.0 gMS pour ces mêmes espèces. Une différence très significative de ΔB a été trouvée entre plants témoins et plants stressés pour *A. mangium*, *A. melanoxyton*, *A. dealbata*, *A. trineura* et *A. seyal*. Toutes ces espèces étaient d'origine australienne à l'exception de *A. seyal*. Le stress hydrique appliqué a réduit significativement la production de biomasse chez les espèces australiennes à l'exception de *A. aneura*. Par contre aucune différence de ΔB n'était trouvée entre témoins et stressés pour les autres espèces sahéliennes et pour *A. aneura*.

Aucune corrélation n'a été détectée entre moyennes par espèce des valeurs de ΔB et de $\Delta^{13}C_f$ dans aucun des deux traitements (données non montrées).

La surface foliaire (SF) à la fin de l'expérience présentait des différences entre les deux traitements et entre espèces (Fig. 35). L'interaction espèces x traitements était elle aussi très significative.

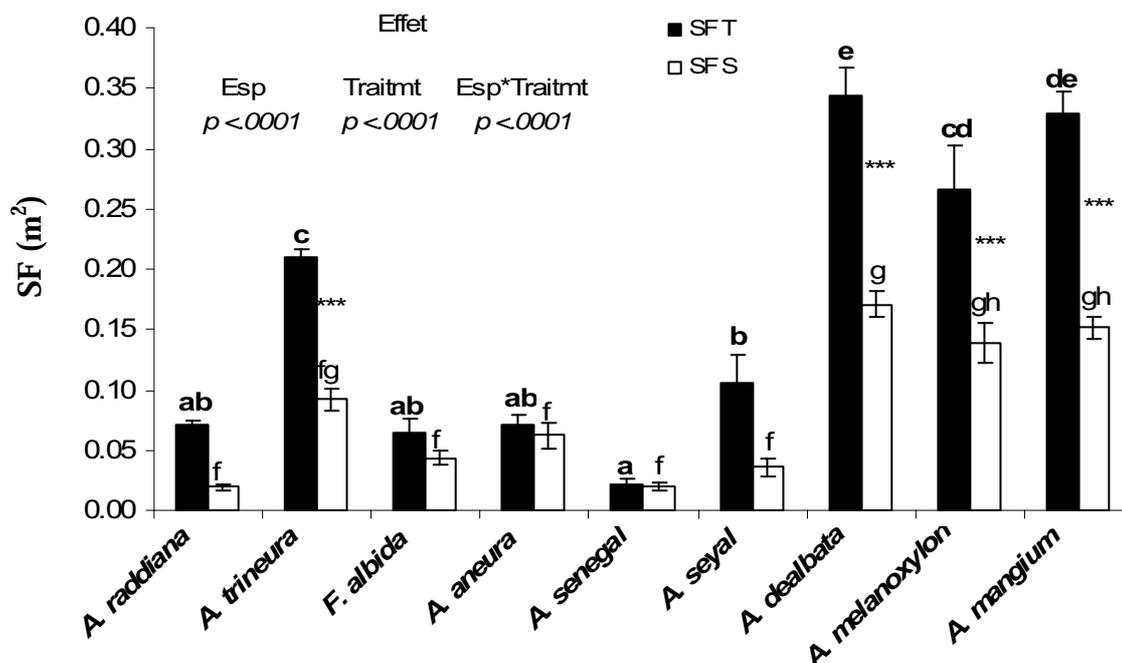


Figure 35 : Moyennes des surfaces foliaires (SF) des plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec avec un effectif de n de 6-8 plants par espèce et par traitement. Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les histogrammes en noir représentent les plants témoins et les blanc les plants stressés. Les lettres représentent des différences entre les espèces, en gras les plants témoins et en caractères normaux les plants stressés. Différence entre traitements par espèce est identifiée par : *** ($p < 0.0001$). Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

La surface foliaire des plants témoins différents entre espèce. *A. dealbata* et *A. mangium* ont mis en place une surface plus élevée que toutes les autres espèces. *A. senegal*, *F. albida*, *A. aneura* et *A. raddiana* formaient le groupe d'espèces ayant déployé la surface foliaire la plus faible. *A. melanoxyton*, *A. trineura* et *A. seyal* ont développé une surface foliaire intermédiaire, significativement plus faible pour *A. seyal* que pour les deux autres.

Les résultats obtenus chez les plants stressés étaient assez proches, *A. melanoxyton* rejoignant le groupe d'espèces présentant les surfaces les plus grandes, et *A. seyal* celles présentant les surfaces les plus réduites. *A. trineura* était toujours en position intermédiaire, non significativement différente des autres.

Les surfaces foliaires des plants témoins étaient plus élevées que celles des plants stressés. Elles variaient de 0.02 à 0.34 m² pour les plants témoins et de 0.02 à 0.17 m² pour les plants stressés. Les plants témoins diffèrent de celle des plants stressés pour quatre espèces (*A. dealbata* espèce à folioles, *A. melanoxylon* et phyllode, et *A. mangium* et *A. trineura*). Toutes les espèces australiennes excepté *A. aneura*, ont réduit significativement leur surface foliaire.

Une corrélation linéaire positive a été détectée entre les moyennes de SF et de ΔB par espèce pour l'ensemble des plants (p<0.0001 et r² = 0.81), pour les plants témoins (p<0.001 et r² = 0.78) et stressés (p<0.0008 et r² = 0.82, Fig. 36).

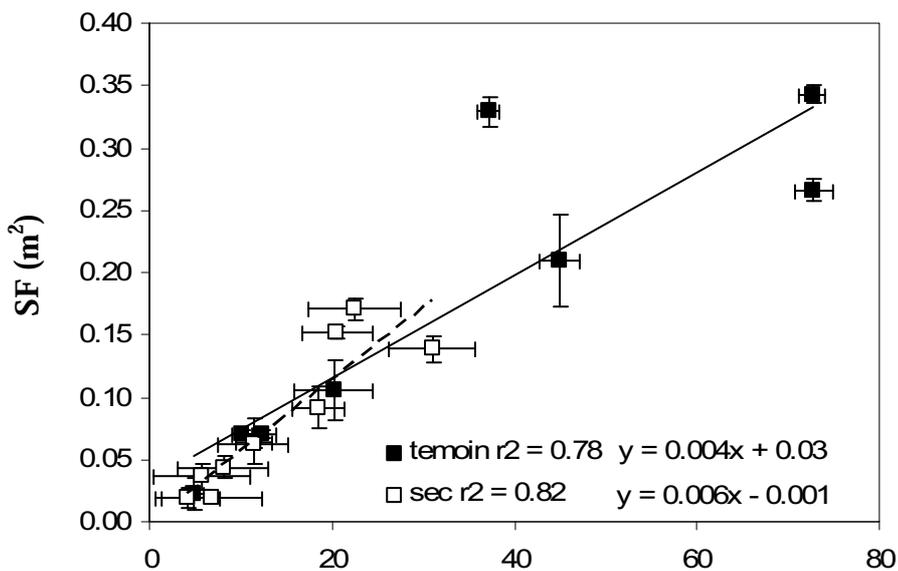


Figure 36 : Corrélation entre la surface foliaire (SF (m²)) et la biomasse produite (ΔB) des plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec. Chaque point de la figure représente une moyenne par espèce avec un effectif de 6-8 plants, les barres représentent les erreurs standards. Les points noirs représentent les plants témoins et les blancs les plants stressés. Y, représente les équations des droites de régressions entre paramètres. La droite en trait plein est pour les plants témoins et la droite en trait discontinu les plants stressés. Le seuil de significativité était fixé à p < 0.05.

Aucune corrélation n'a été trouvée entre les moyennes de SF et de Δ¹³C_f par espèce, ni pour l'ensemble des plants, ni lorsque les plants témoin et stressés étaient pris séparément (données non montrées). Une analyse de la croissance a pu être réalisée pour les deux traitements et les différentes espèces (tableau 6). Les valeurs moyennes de RGR et de NAR des plants témoins étaient plus élevées que celles des plants stressés pour toutes les espèces. Néanmoins, la variabilité étant élevée, les intervalles de confiance se chevauchent (sauf pour *A. trineura*) et il est donc difficile de conclure quant à l'existence de différences entre traitements ou entre espèces.

Tableau 7 : analyse de la croissance : le RGR et ses composantes (NAR, SLA, LMR, LAR et log (r/s))

Espèces	Traimt	RGR (mg.g ⁻¹ .jr ⁻¹)		NAR(g.cm ⁻² .10 ⁻³)		SLA (m ² .kg ⁻¹)		LMR (kg.kg ⁻¹)		LAR (m ² .kg ⁻¹)		log (r : s)	
		m	IC	m	IC	m	IC	m	IC	m	IC	m	IC
<i>A. rad</i>	T	20.73a	±8.81	6.96a	±4.50	8.94a	±4.60	0.36a	±0.12	3.20a	±1.51	0.89a	±0.48
	S	17.28a	±9.90	6.22a	±1.92	8.59a	±3.69	0.35a	±0.12	3.00a	±1.26	1.14a	±0.67
<i>A. tri</i>	T	30.46a	±12.40	5.40a	±1.84	19.70a	±25.57	0.56a	±0.20	11.66a	±16.96	0.98a	±1.05
	S	19.54b	±18.50	1.23b	±1.49	20.40a	±29.48	0.58a	±0.29	12.31a	±19.96	1.50a	±1.44
<i>F. alb</i>	T	20.92a	±17.14	3.09a	±4.21	15.63a	±9.55	0.43a	±0.22	6.73a	±4.08	1.15a	±0.84
	S	19.14a	±13.34	3.41a	±3.19	15.49a	±7.23	0.41a	±0.19	6.41a	±2.93	1.47a	±0.96
<i>A. ane</i>	T	22.30a	±13.18	4.07a	±2.91	9.80a	±3.83	0.60a	±0.22	5.85a	±2.30	0.66a	±0.53
	S	21.41a	±13.86	3.92a	±2.86	9.31a	±3.76	0.62a	±0.28	5.66a	±3.41	0.88a	±0.60
<i>A. sene</i>	T	13.58a	±16.24	3.49a	±5.99	11.07a	±9.36	0.35a	±0.21	3.79a	±3.15	1.01a	±1.56
	S	11.62a	±10.62	4.73a	±3.76	10.89a	±5.78	0.33a	±0.14	3.46a	±2.10	0.94a	±0.99
<i>A. sey</i>	T	16.05a	±16.04	3.00a	±3.79	10.34a	±9.46	0.53a	±0.39	5.05a	±2.94	1.28a	±1.46
	S	7.43a	±13.03	2.10a	±3.63	9.19a	±9.10	0.47a	±0.34	4.29a	±2.64	2.24a	±3.20
<i>A. dea</i>	T	26.60a	±10.27	5.36a	±2.27	13.82a	±12.51	0.48a	±0.17	6.86a	±6.95	1.23a	±0.75
	S	15.08a	±12.01	2.97a	±2.18	13.25a	±11.64	0.52a	±0.22	6.99a	±6.99	1.14a	±2.39
<i>A. mel</i>	T	22.85a	±7.78	6.58a	±3.83	10.71a	±6.78	0.35a	±0.15	3.85a	±2.89	0.86a	±0.65
	S	14.29a	±7.98	3.93a	±2.90	10.50a	±6.37	0.36a	±0.20	3.74a	±2.49	0.80a	±0.95
<i>A. man</i>	T	27.09a	±4.70	3.07a	±0.93	16.52a	±5.31	0.58a	±0.13	9.63a	±2.75	0.92a	±0.45
	S	19.67a	±6.67	2.59a	±1.07	14.05a	±3.87	0.61a	±0.19	8.55a	±2.31	0.89a	±0.83

m : moyenne, **IC** : intervalle de confiance à 95%, **T** : témoin, **S** : sec, les lettres a et b désignent la ressemblance (s'il est unique sur les deux traitements ou la différence s'ils étaient différents sur les deux traitements) par une espèce à IC, traitmt : représentait traitement et ± : IC à 95 %.

LMR et SLA tendaient à diminuer en réponse à la sécheresse chez la plupart des espèces (à l'exception de *A. trineura*). Les variations de LMR et de R/S n'étaient pas systématiquement dans la même direction pour les différentes espèces.

Malgré la forte variabilité, une relation a pu être observée entre RGR et $\Delta^{13}\text{C}_f$ ($p < 0.006$ et $r^2 = 0.39$). Mais aucune relation n'était significative lorsque les plants témoins ou stressés étaient pris séparément (données non montrées).

IV.1.2.3 Consommation d'eau par plant (Cons)

La consommation d'eau a été différente entre les deux traitements, l'analyse de variance révélant de plus des différences interspécifiques et des interactions espèce-traitement très significatives ($p < 0.0001$, Fig. 37).

A. melanoxyton et *A. dealbata* présentaient les valeurs de consommation les plus élevées, supérieures à celles de *A. trineura* et *A. mangium*. *A. senegal*, *A. raddiana*, *F. albida*, *A. aneura* et *A. seyal* formaient un troisième groupe présentant de faibles consommations, *A. senegal* présentant la valeur la plus faible.

Pour les plants stressés, *A. melanoxyton* montrait une consommation plus élevée que les autres. *A. senegal*, *A. raddiana* et de *A. seyal* présentaient les consommations les plus faibles, *F. albida*, *A. aneura*, *A. trineura*, *A. mangium* et de *A. dealbata* se trouvant en position intermédiaire.

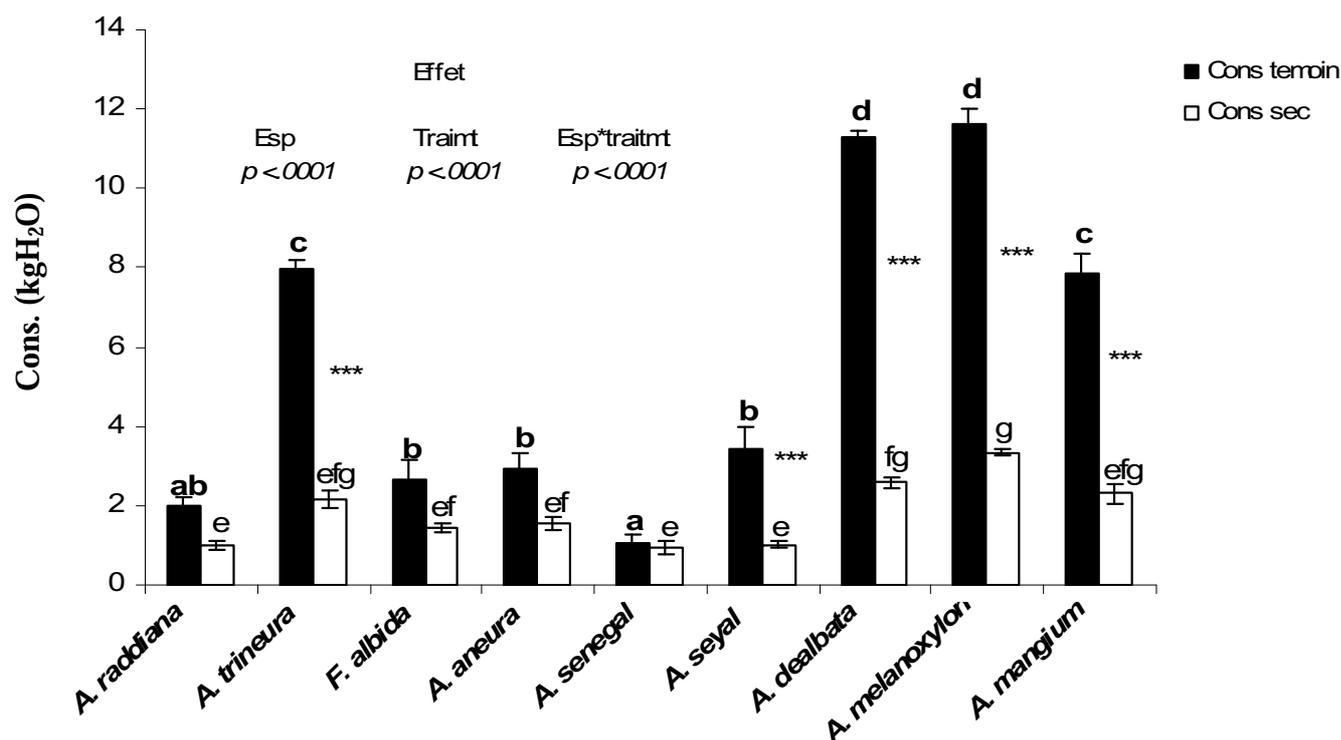


Figure 37 : Consommation en eau cumulée (Cons) des plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec avec 6-8 plants par espèce et par traitement. Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les histogrammes en noir représentent les plants témoins et les blancs les plants stressés. Les lettres représentent des différences entre les espèces, en gras les plants témoins et en caractères normaux les plants stressés. La différence de Cons entre traitements par espèce est représentée par : *** ($p < 0.0001$). Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

La consommation en eau des plants témoins était plus élevée que celles des plants stressés. Pour les témoins elle variait de 1.1 à 11.6 kg H₂O, et pour les stressés de 0.9 à 3.3 kg H₂O. Une différence très significative a été trouvée entre témoins et stressés pour cinq espèces (*A. melanoxylon*, *A. dealbata*, *A. mangium*, *A. trineura* et de *A. seyal*). Toutes ces espèces étaient australiennes excepté *A. seyal*. En outre elles présentaient une consommation plus élevée par rapport à celles des autres espèces, quelque soit le traitement hydrique appliqué (excepté *A. seyal* stressé). Aucune différence significative n'a été détectée pour les quatre autres espèces. Ces espèces étaient toutes d'origine sahélienne, excepté *A. aneura*. Leur consommation en eau était plus faible quelque soit le traitement hydrique appliqué.

Des corrélations linéaires positives ont été détectées entre consommation en eau et surface foliaire ($p < 0.0001$ et $r^2 = 0.83$, Fig. 38) et lorsque les plants témoins et stressés étaient pris séparément. ($p < 0.001$ et $r^2 = 0.86$) pour les plants témoins et ($p < 0.001$ et $r^2 = 0.81$) pour les plants stressés. La pente de la relation est plus faible pour le traitement stressé que pour le traitement témoin.

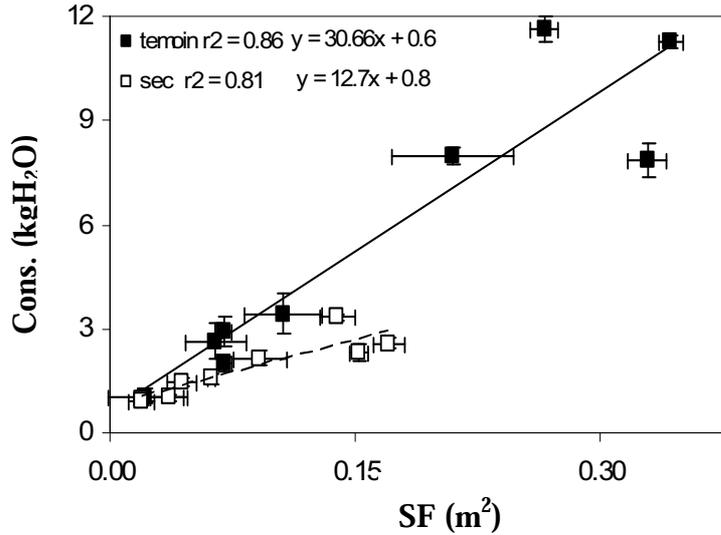


Figure 38 : Corrélation entre consommation d'eau (Cons) et surface foliaire (SF) moyenne des plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec. Chaque point de la figure représente une moyenne par espèce avec un effectif de 6-8 plants, les barres représentent les erreurs standards. Les points noirs représentent les plants témoins, les points blancs les plants stressés.

Les corrélations consommation d'eau et production de biomasse étaient également très significatives ($p < 0.0001$ et $r^2 = 0.94$ pour l'ensemble des traitements, $p < 0.0001$ et $r^2 = 0.98$ pour les plants témoins et $p < 0.0001$ et $r^2 = 0.99$ pour les plants stressés, Fig. 39). Dans les deux cas, la pente de la relation est plus faible pour le traitement stressé que témoin. L'effet traitement est plus marqué sur les espèces productives (australiennes, excepté *A. aneura*).

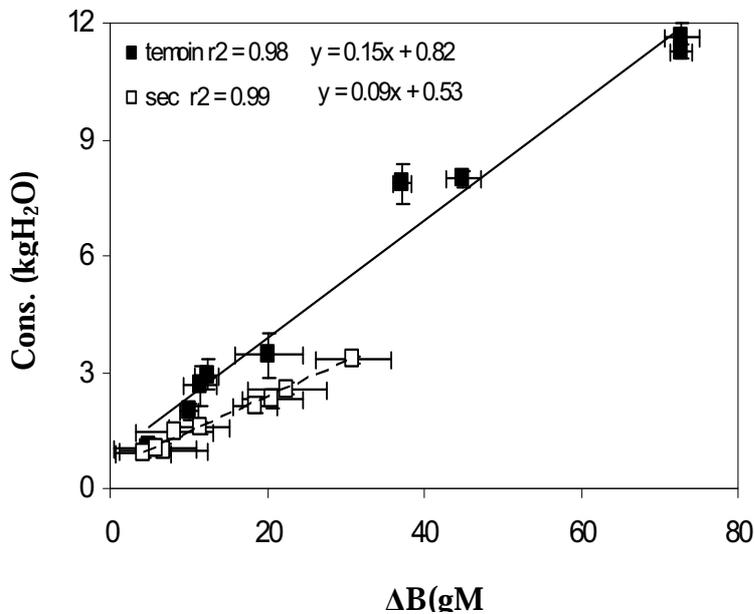


Figure 39 : Corrélation entre consommation d'eau (Cons) et biomasse accumulée (ΔB) de plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoins et sec avec un effectif de 6 -8 plants par espèce et par traitement, les barres représentent les erreurs standards. Les points noirs représentent les plants témoins, les points blancs les plants stressés.

IV.1.2.4 Efficience de transpiration (TE)

L'efficience de transpiration (TE), définie comme le rapport entre biomasse produite et quantité d'eau transpirée par la plante, était différente entre les deux traitements, l'analyse de variance révélant également des différences interspécifiques et des interactions espèce-traitement ($p < 0.0001$, Fig. 40).

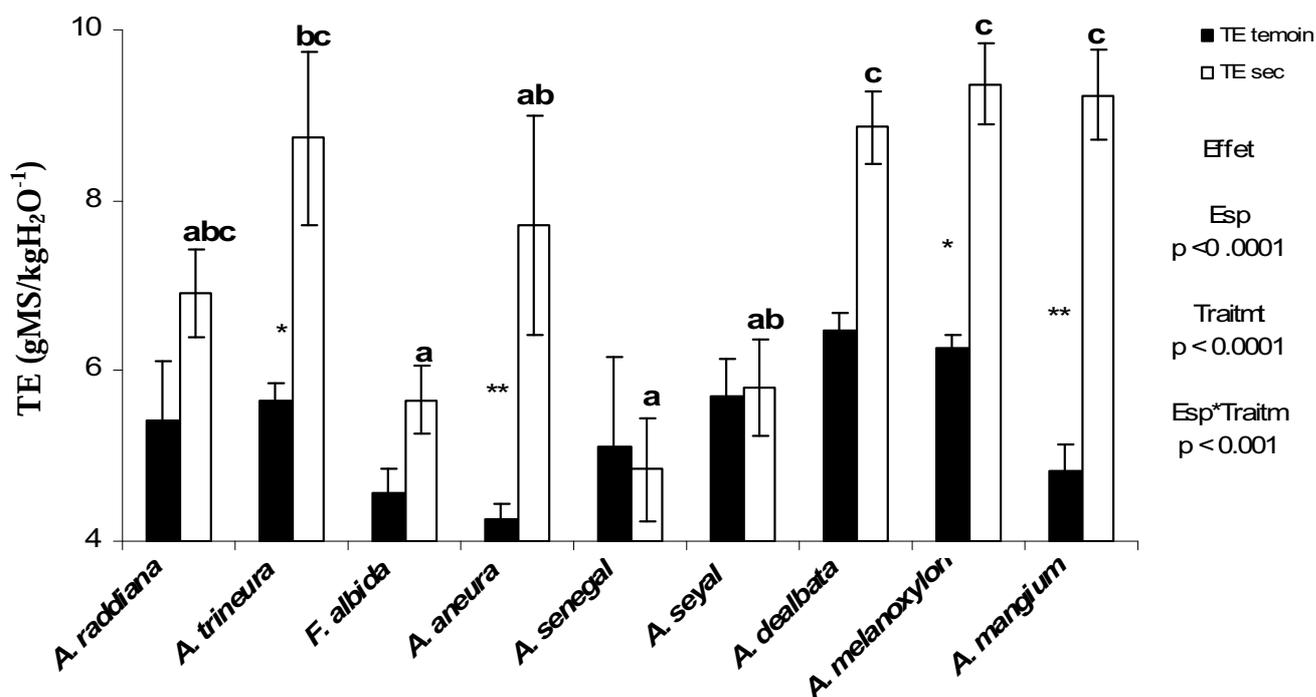


Figure 40 : Moyennes d'efficience de transpiration (TE) de plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec avec un effectif de 6-8 plants par espèce et par traitement. Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les histogrammes en noir représentent les plants témoins et les histogrammes en blancs les stressés. Les lettres représentent des différences entre les plants d'espèces témoins. Les différences de TE entre plants témoins et plants stressés sont identifiées par : * ($p < 0.01$), ** ($p < 0.001$) et *** ($p < 0.0001$).

La comparaison entre les moyennes de TE des plants témoins ne montrait pas de différence interspécifique significative. Par contre celle effectuée entre les moyennes de TE des plants stressés par espèce montrait des différences interspécifiques. Trois groupes d'espèces ont été identifiés. Le premier groupe était composé de *A. melanoxylon*, d'*A. mangium* et d'*A. dealbata*. Le deuxième groupe, présentant des TE très faibles, était composé de *A. senegal* et de *F. albida*, espèces sahéliennes.

Les quatre autres espèces (*A. trineura*, *A. aneura*, *A. raddiana* et *A. seyal*) présentaient des valeurs de TE intermédiaires.

Les valeurs moyennes de TE des plants témoins étaient inférieures à celles des stressés. Pour les plants témoins, TE variait de 4.3 à 6.5 gMS/kgH₂O, et pour les stressés, de 5.8 à 9.4 gMS/kgH₂O.

Une différence de TE a été trouvée entre témoins et plants stressés pour quatre espèces (*A. mangium*, *A. trineura*, *A. aneura*, et *A. melanoxyton*, à la fois). Aucune différence de TE n'a été détectée entre plants témoins et stressés pour les autres espèces.

Une corrélation linéaire positive a été trouvée entre les valeurs moyennes par espèce de TE et de SF pour les plants stressés uniquement ($p < 0.002$ et $r^2 = 0.76$, Fig. 41). Cependant, une relation est visible sur les plants témoins en excluant *A. mangium* de la relation ($p < 0.01$ et $r^2 = 0.68$).

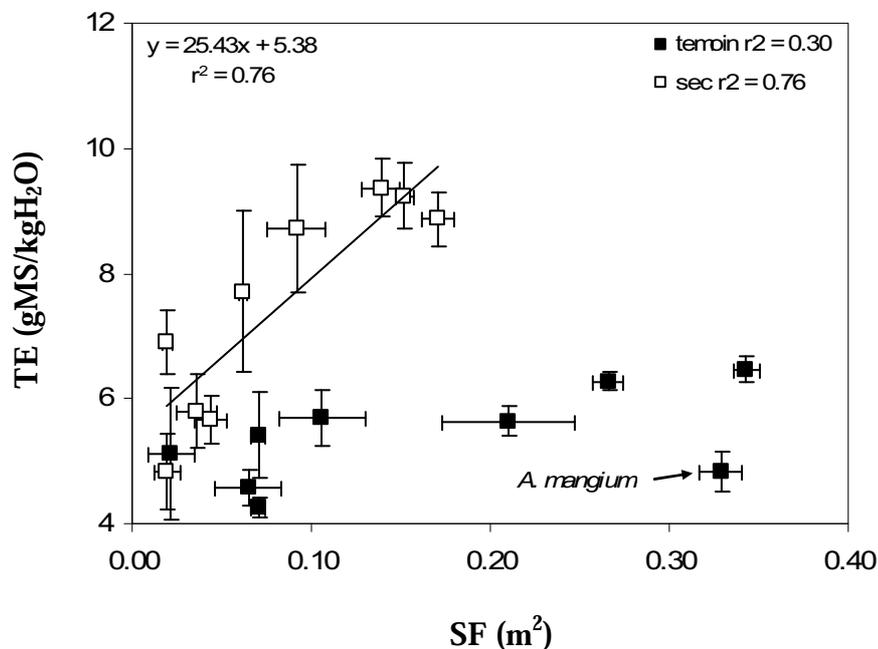


Figure 41 : Relation entre efficacité de transpiration (TE) et surface foliaire (SF) de plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec. Chaque point de la figure représente une moyenne par espèce avec un effectif de 6-8 plants. Les points noirs représentent les témoins, les points blancs représentent les stressés. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

La relation entre les valeurs moyennes de TE et de $\Delta^{13}C_f$ des plants n'est pas significative pour les témoins et stressés pris séparément. Cependant, pour les témoins, en excluant *A. senegal*, la relation devient significative pour le traitement témoin ($p < 0.03$, $r^2 = 0.55$ et $y = -0.55x + 18$, Fig. 42).

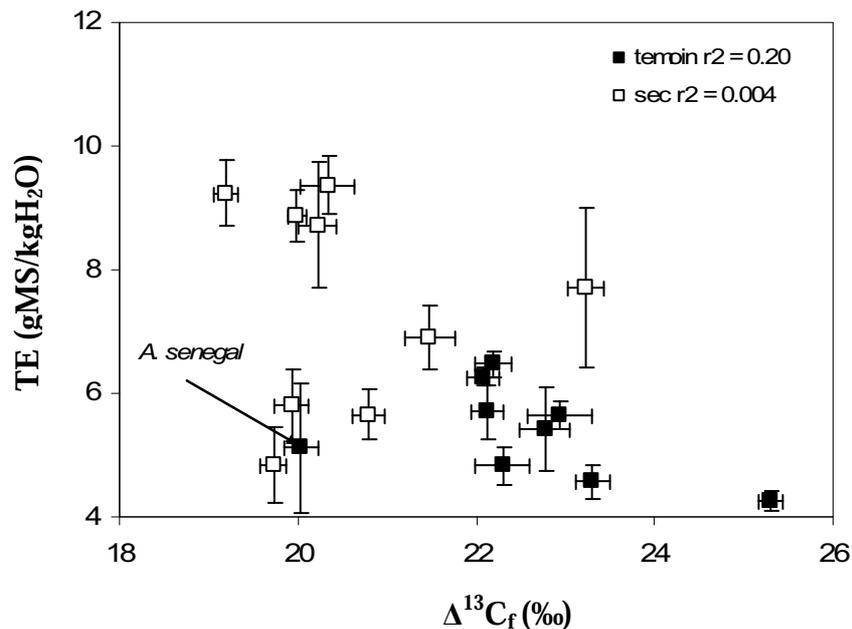


Figure 42 : Relation entre efficacité de transpiration (TE) et discrimination isotopique ($\Delta^{13}C_f$) de plants de 9 espèces d'*Acacia* soumis aux traitements témoin et sec. Chaque point de la figure représente une moyenne par espèce avec un effectif de 6-8 plants. Les points noirs représentent les témoins. Les points blancs représentent les stressés.

IV.2. Différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau des acacias : recherche de déterminants.

Une seconde expérience a été réalisée en 2008 afin de confirmer les différences interspécifiques d'efficacité d'utilisation de l'eau chez les acacias et d'en chercher les déterminants. Les plants de 9 espèces ont été cultivés en serre en condition d'alimentation hydrique optimale pendant deux mois. La biomasse produite et la quantité d'eau transpirée ont été mesurées afin de calculer l'efficacité de transpiration. Cette dernière a été comparée à la discrimination isotopique et à l'efficacité intrinsèque obtenue par la mesure des échanges gazeux foliaires. Les différences d'efficacité entre espèces ont été comparées à des différences de traits foliaires (assimilation nette du carbone, conductance stomatique pour la vapeur d'eau, teneur en azote, densité stomatique, surface spécifique) ou de la plante entière (surface foliaire, allocation de biomasse aux racines).

IV.2.1 Efficience d'utilisation d'eau, comparaison des espèces

IV.2.1.1 Biomasse produite, Transpiration) et Efficience de transpiration

L'accroissement en biomasse (ΔB), la transpiration (Cons) et l'efficience de transpiration (TE) étaient différents entre les 9 espèces ($p < 0.0001$, Fig. 43).

ΔB variait de 4.3 pour *A. aneura* à 74 gMS pour *A. dealbata*. La plus forte croissance a été observée pour *A. dealbata* et *A. melanoxyton* (71.4 gMS en moyenne). *A. mangium* et *A. trineura* formaient un second groupe avec une moyenne de 43 gMS. La plus faible croissance a été observée chez les quatre espèces sahéliennes (*A. seyal*, *A. raddiana*, *A. senegal* et *F. albida*) et chez *A. aneura*, avec une moyenne de 13 gMS.

Les quatre espèces présentant la plus forte croissance en biomasse présentaient aussi la plus forte consommation en eau (*A. dealbata*, *A. melanoxyton*, *A. mangium* et *A. trineura*). *A. raddiana*, *F. albida*, *A. senegal* et *A. aneura* qui présentaient les croissances les plus faibles présentaient aussi la consommation d'eau la plus faible.

TE variait de 3.3 à 6.3 gMS.kgH₂O⁻¹ entre *A. aneura* et *A. melanoxyton*. Une différence très significative de TE avait été trouvée entre le couple d'espèces (*A. melanoxyton*, *A. dealbata*) qui montrait des TE plus élevées et toutes les espèces. *A. aneura* présentait la plus faible TE. Les quatre espèces sahéliennes montraient des TE intermédiaires et *A. senegal* se rapprochant des deux espèces australiennes : *A. mangium* et *A. trineura*.

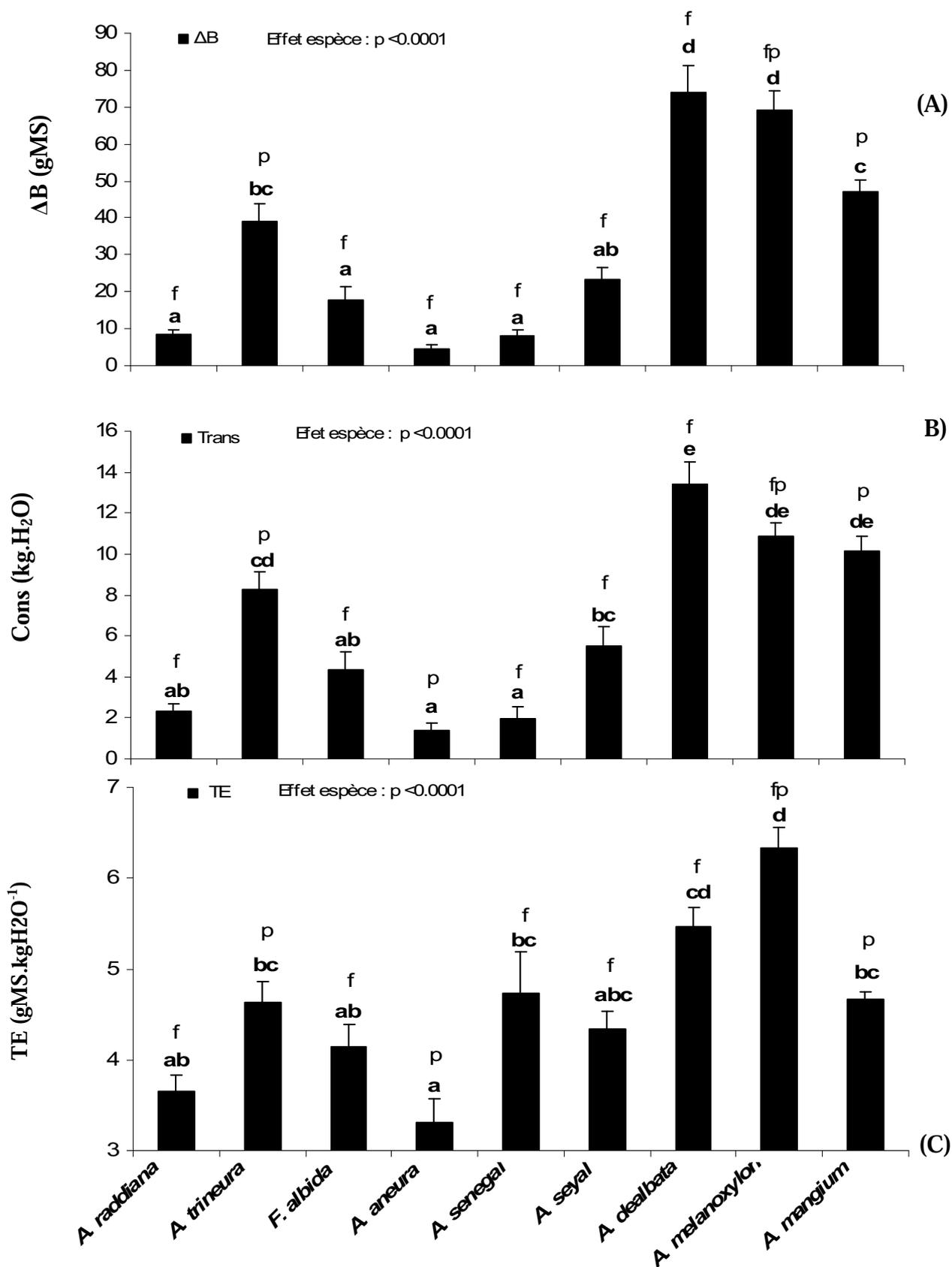


Figure 43 : Moyennes d'efficacité de transpiration (TE) et de ses composantes estimées sur les plants de 9 espèces d'*Acacia* croissant dans les conditions optimales avec un effectif de 8 plants par espèces. A/ Biomasse produite (ΔB). B/ Consommation d'eau (Cons). C/. Efficacité de transpiration (TE). Les barres représentent les erreurs standards permettant de distinguer les moyennes par espèces. Celles qui possédaient la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même sont différentes. Les lettres en caractère normal, représentent le type de feuille par espèce : (f) espèces à foliole et (p) espèces à phyllode.

IV.2.1.2 Discrimination isotopique

La discrimination isotopique a été estimée à partir de la composition isotopique des feuilles ($\Delta^{13}C_f$) et de la cellulose foliaire ($\Delta^{13}C_c$). Des différences interspécifiques très significatives ($p < 0.0001$) de $\Delta^{13}C_f$ et de $\Delta^{13}C_c$ ont été observées (Fig. 44).

Les moyennes de $\Delta^{13}C_f$ variaient de 19.6 ‰ pour *A. senegal* à 23.9 ‰ pour *A. aneura*. Pour $\Delta^{13}C_c$, elles variaient de 18.6 à 23.2 ‰ pour les mêmes espèces.

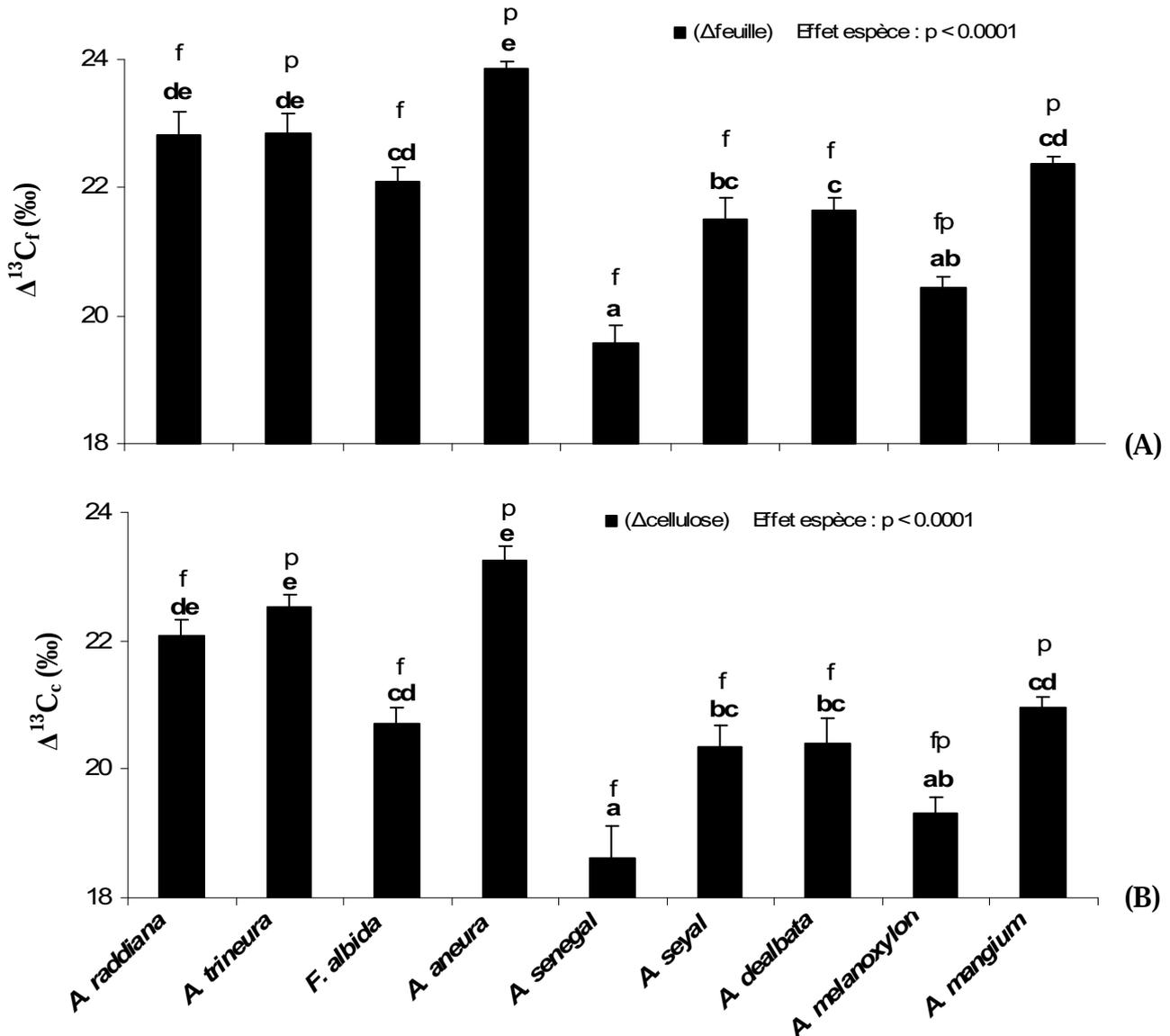


Figure 44 : Moyennes de discriminations isotopiques des feuilles des plants de 9 espèces d'*Acacia* croissant dans les conditions optimales avec un effectif de 8 plants par espèce. A/ Discrimination isotopique de la feuille ($\Delta^{13}C_f$). B/ Discrimination isotopique d'extraits de cellulose foliaire ($\Delta^{13}C_c$). Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les lettres en gras permettent de distinguer les espèces. Celles qui ont la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même sont différentes. Les lettres en caractère normal, représentent le type de feuille par espèce. (f) espèces à foliole et (p) espèces à phyllode.

Un premier groupe d'espèces montraient des valeurs de $\Delta^{13}\text{C}_f$ et de $\Delta^{13}\text{C}_c$ plus élevées : il s'agit de *A. aneura*, *A. trineura* et *A. raddiana*. Le deuxième groupe constitué *A. senegal* et *A. melanoxyton* montrait les valeurs de $\Delta^{13}\text{C}_f$ et de $\Delta^{13}\text{C}_c$ les plus faibles. Enfin le troisième groupe, constitué d'*A. mangium*, *A. dealbata*, *A. seyal* et *F. albida*, montrait des valeurs intermédiaires de $\Delta^{13}\text{C}_f$ et de $\Delta^{13}\text{C}_c$.

Une relation linéaire a été détectée ($p < 0.0001$ et $r^2 = 0.95$) entre $\Delta^{13}\text{C}_f$ et $\Delta^{13}\text{C}_c$ (Fig. 45). Les valeurs de $\Delta^{13}\text{C}_f$ étaient plus élevées que celles de $\Delta^{13}\text{C}_c$, avec une ordonnée à l'origine de 4.07 ‰ et une pente inférieure à 1. La différence moyenne était de 1 ‰ avec des amplitudes qui varient de 0.3 (*A. trineura*) à 1.41 ‰ (*A. mangium*). Le fractionnement qui explique la différence entre $\Delta^{13}\text{C}_f$ et $\Delta^{13}\text{C}_c$ est quasi-similaire dans les 9 espèces.

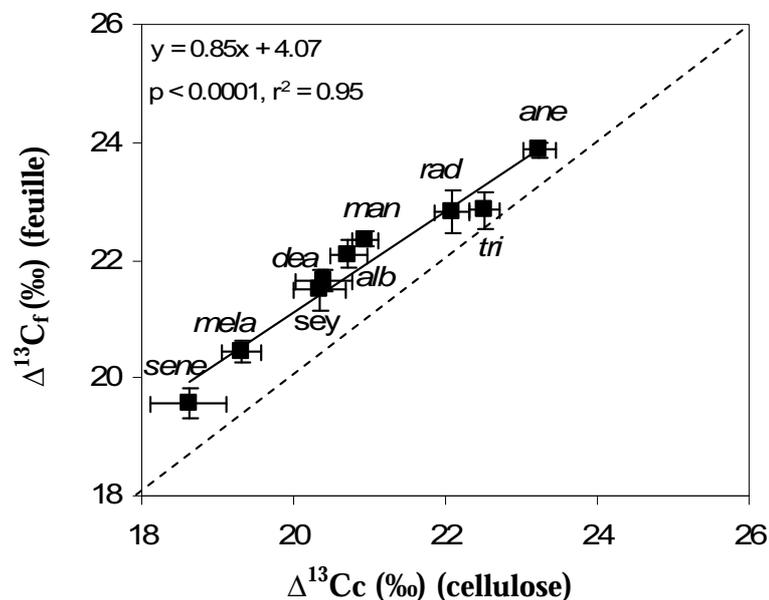


Figure 45 : Corrélation entre les moyennes de discrimination isotopique des feuilles ($\Delta^{13}\text{C}_f$) et la cellulose foliaire ($\Delta^{13}\text{C}_c$) des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales. Chaque point de la figure correspond à une moyenne avec un effectif n de 8 plants par espèce, les barres représentent les erreurs standards. *rad* : *A. raddiana* ; *mela* : *A. melanoxyton* ; *man* : *A. mangium* ; *sene* : *A. senegal* ; *sey* : *A. seyal* ; *tri* : *A. trineura* ; *alb* : *F. albida* ; *dea* : *A. dealbata* ; *ane* : *A. aneura*.

IV.2.1.3 Efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau W_i (A_{sat} / g_{ssat}) et ses composantes Assimilation nette du CO_2 (A_{sat}) et conductance stomatique (g_{ssat}).

L'assimilation nette de CO_2 (A_{sat}) et la conductance stomatique mesurée sous éclairément saturant (g_{ssat}) différaient entre les 9 espèces ($p < 0.0001$, Fig. 46), tout comme le rapport entre ces deux variables qui correspond à l'efficience intrinsèque d'utilisation de l'eau à un instant donné de la vie d'une feuille (A_{sat}/g_{ssat} , $p < 0.001$).

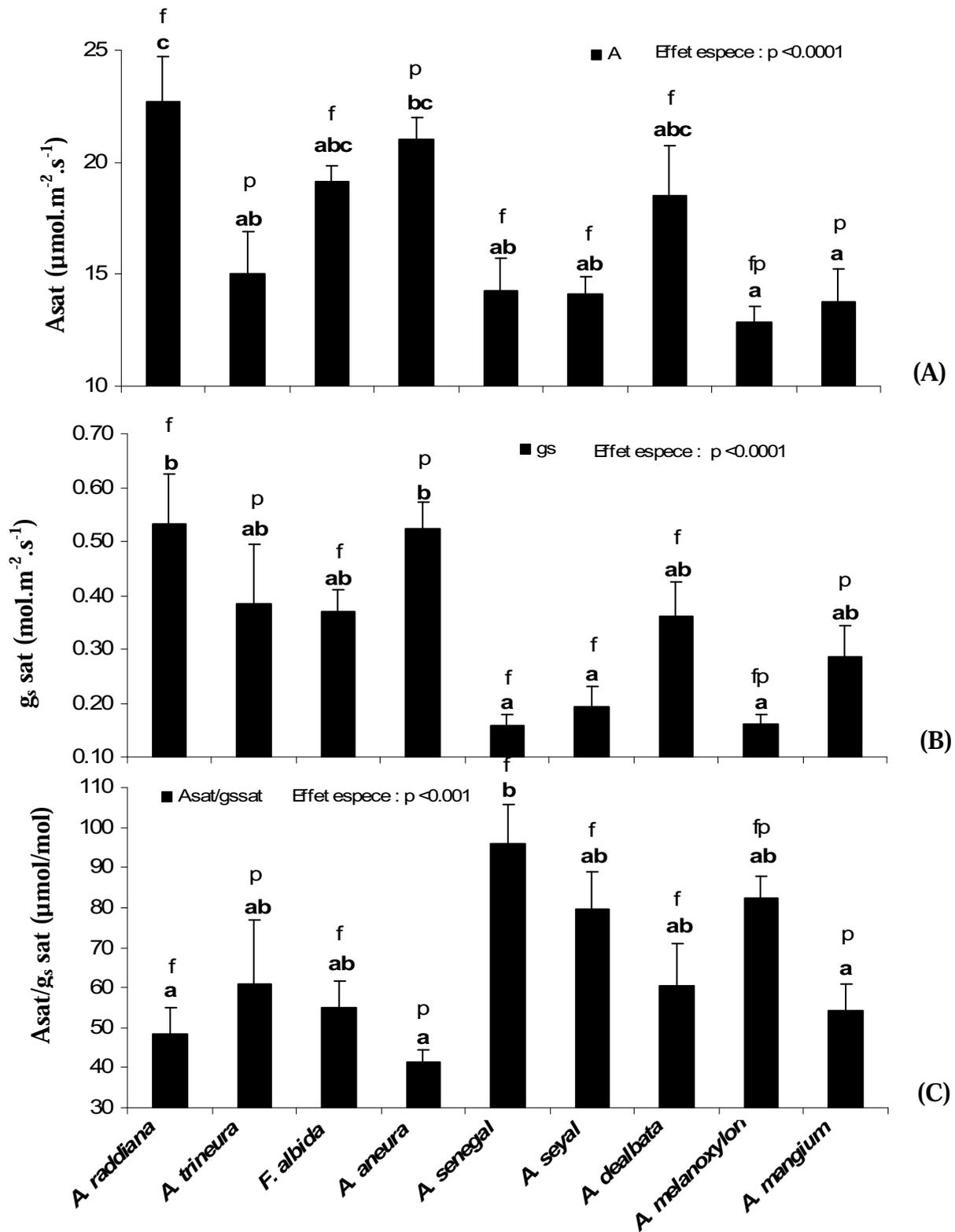


Figure 46 : Les moyennes d'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau et de ses composants estimées sur les plants de 9 espèces d'acacias dans les conditions optimales avec un effectif de 8 plants. A/ Assimilation nette du CO₂ (A_{sat}). B/ Conductance stomatique pour la vapeur d'eau (g_{ssat}). C/ efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau ($A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$). Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les lettres en gras permettent de distinguer les espèces, celles qui ont la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même sont différentes. Les lettres en caractère normal représentent le type de feuille par espèce. (f) espèce à foliole et (p) espèce à phyllode. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

A_{sat} variait entre 12.9 pour *A. melanoxyton* et 22.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pour *A. raddiana*, alors que g_{ssat} variait entre 0.16 pour *A. senegal* et 0.53 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour *A. raddiana*. *A. senegal* et *A. seyal* présentaient des valeurs faibles de conductance stomatique, similaires à celle d'*A. melanoxyton* (0.17 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ en moyenne). Des corrélations linéaires ont été trouvées entre A_{sat} et TE ($r = -0.67$) et entre A_{sat} et $\Delta^{13}\text{C}_f$ ($r = 0.62$), et entre g_{ssat} et TE ($r = -0.69$) et g_{ssat} et $\Delta^{13}\text{C}_f$ ($r = 0.87$).

$A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$ (W_i) variait entre 41 $\mu\text{mol/mol}$ pour *A. aneura* et 96 $\mu\text{mol/mol}$ pour *A. senegal*. Cette dernière valeur était plus élevée que celles obtenues pour *A. raddiana*, *A. aneura* et *A. mangium* (48 $\mu\text{mol.mol}^{-1}$ en moyenne). Une corrélation négative a été trouvée entre W_i et A_{sat} ($p < 0.05$ et $r = -0.74$), et entre W_i et g_{ssat} ($p < 0.01$ et $r = -0.90$). Le coefficient de variation de g_{ssat} est supérieur à celui de A_{sat} . Plus le coefficient de variation de A_{sat} est faible devant g_{ssat} , plus la pente de la relation entre A_{sat} et W_i tendra vers $-\infty$.

Dans la plus part des cas A_{sat} est positivement corrélé à W_i , c'est-à-dire une augmentation de A_{sat} augmentera W_i , ce qui veut dire un contrôle direct de A_{sat} sur W_i . Cependant la corrélation négative forte trouvée entre W_i et A_{sat} montre plus tôt l'inverse c'est-à-dire que W_i n'est pas directement influencé par A_{sat} , mais par g_{ssat} .

L'efficacité d'utilisation de l'eau semble contrôlée par g_{ssat} .

IV.2.2 Comparaison des différentes estimations d'efficacité d'utilisation d'eau

IV.2.2.1. Efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau W_i ($A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$) $-\Delta^{13}\text{C}_f$.

Une corrélation linéaire négative a été détectée entre W_i et $\Delta^{13}\text{C}_f$ ($p < 0.0005$ et $r^2 = 0.84$, Fig. 47) conformément au modèle théorique proposé par Farquhar *et al.* (1984). Néanmoins, la relation s'écarte du modèle théorique.

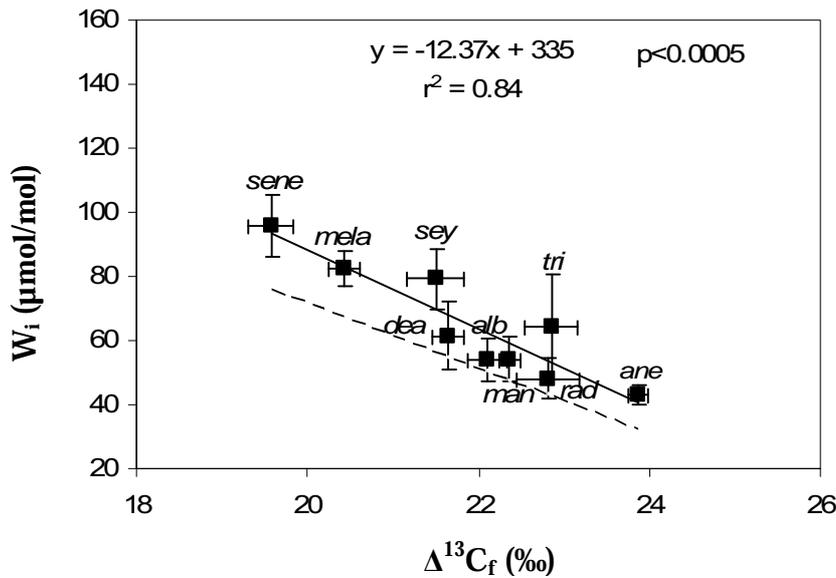


Figure 47 : Corrélation et écart avec le modèle de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau ($A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$) et la discrimination isotopique de la feuille ($\Delta^{13}C_f$) des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales. Chaque point sur la figure représente une moyenne avec un effectif de 8 plants par espèce, les barres représentent les erreurs standards. Y, représente l'équation linéaire de la droite de régression (trait plein) des paramètres estimés. La droite en trait discontinue représente le modèle théorique : $A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}} = (C_a / 1.6) \times [(b - \Delta) / (b - a)]$. $a = 4.4$ ‰ $b = 27$ ‰ et C_a : la concentration en CO_2 dans la chambre de mesure (370.19 ppm en moyenne). rad : *A. raddiana* ; mela : *A. melanoxydon* ; man : *A. mangium* ; sene : *A. senegal* ; sey : *A. seyal* ; tri : *A. trineura* ; alb : *F. albida* ; dea : *A. dealbata* ; ane : *A. aneura*.

On constate que $\Delta^{13}C_f$ est un estimateur fiable de W_i . L'écart entre la relation et le modèle théorique peut s'expliquer par : une différence de temps d'intégration entre W_i et $\Delta^{13}C_f$. En effet W_i est estimé instantanément, alors que $\Delta^{13}C_f$ est intégré dans le temps.

L'écart peut s'expliquer également par : la variation des paramètres du modèle, notamment les paramètres b et d (équation 9).

IV.2.2.2. Efficacité de transpiration (TE)- W_i ($A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$), TE $-\Delta$ foliaire

Pour la relation entre TE et W_i , nous avons mise en évidence deux relations en fonction de l'origine géographique des espèces. Une relation significative a été détectée pour les espèces d'origine australienne : *A. aneura*, *A. mangium*, *A. trineura*, *A. dealbata*, et *A. melanoxydon* ($p < 0.02$ et $r^2 = 0.86$) et une deuxième pour les espèces sahéennes : *A. raddiana*, *F. albida*, *A. seyal* et *A. senegal* ($p < 0.05$ et $r^2 = 0.87$)

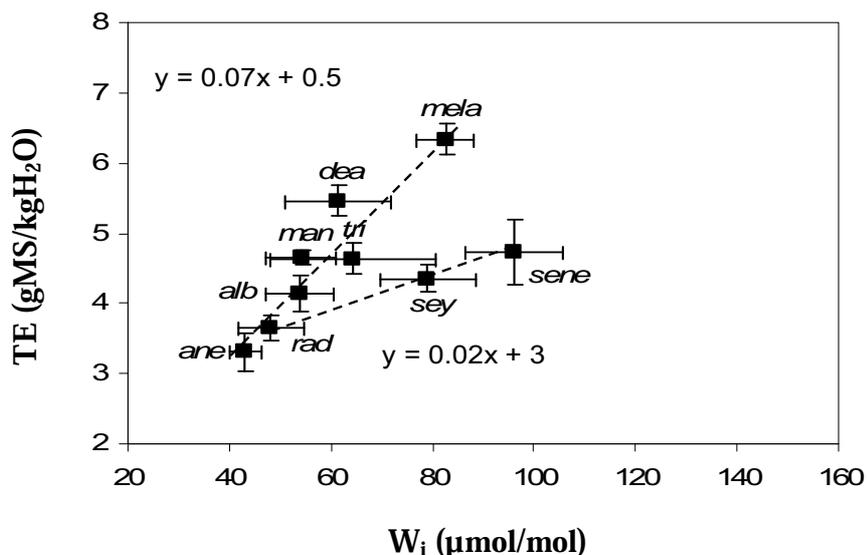


Figure 48 : Relation entre efficacité de transpiration (TE) et efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau W_i ($Asat/g_{s,sat}$) des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales. Chaque point représente une moyenne avec un effectif de 8 plants par espèce, les barres représentent les erreurs standards. La droite en trait discontinue représente la relation entre les espèces d'origine australienne. rad : *A. raddiana* ; mela : *A. melanoxylon* ; man : *A. mangium* ; sene : *A. senegal* ; sey : *A. seyal* ; tri : *A. trineura* ; alb : *F. albida* ; dea : *A. dealbata* ; ane : *A. aneura*.

De même nous avons constaté l'existence de deux relations entre TE et $\Delta^{13}C_f$ en fonction de l'origine géographique des espèces, $p < 0.002$, $r^2 = 0.97$ pour les espèces australiennes et $p < 0.05$, $r^2 = 0.90$ pour les espèces sahéliennes.

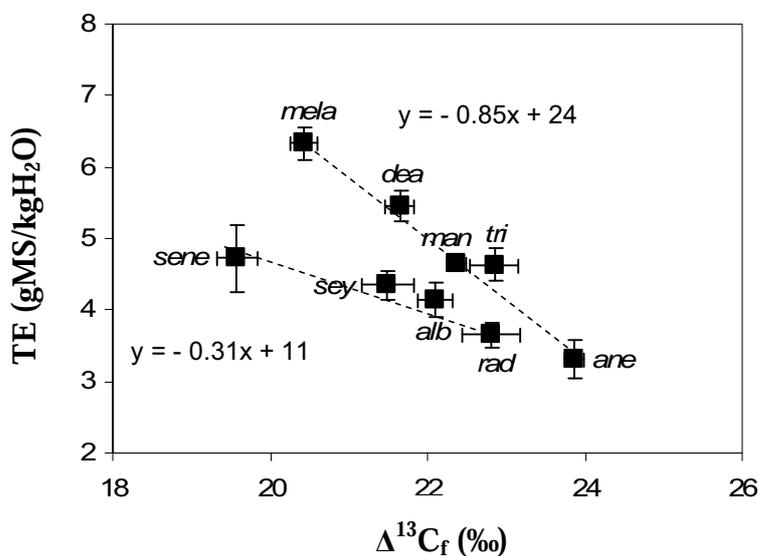


Figure 49 : Relation entre efficacité de transpiration et discrimination isotopique calculée à partir de la composition isotopique des feuilles ($\Delta^{13}C_f$) de 9 espèces d'*Acacia*. Chaque point sur la figure représente une moyenne par espèce avec un effectif de 8 plants, les barres représentent les erreurs standards. Y, représentait l'équation linéaire de la droite de régression (trait plein) et les droites en trait discontinues représentent celles des espèces de même zone géographique. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. rad : *A. raddiana* ; mela : *A. melanoxylon* ; man : *A. mangium* ; sene : *A. senegal* ; sey : *A. seyal* ; tri : *A. trineura* ; alb : *F. albida* ; dea : *A. dealbata* ; ane : *A. aneura*.

On constate que la relation entre TE et $\Delta^{13}C_f$ existe, mais qu'elle diffèrent selon la zone géographique des espèces. La relation entre TE et $\Delta^{13}C_f$ est une relation qui corrèle à la fois des mesures effectuées au niveau de la feuille et intégrées dans le temps ($\Delta^{13}C_f$) et des mesures effectuées à l'échelle de la plante entière (TE) également intégrées dans le temps. L'existence de deux relations selon la zone géographique des espèces peut être expliquée par des différences de proportion de carbone perdu à l'échelle de la plante entière ou encore de la proportion de quantité d'eau perdu indépendamment de la photosynthèse par transpiration nocturne Φ_w , (équation 11).

IV.2.3. Déterminant de l'efficacité d'utilisation d'eau

IV.2.3.1. Ratio biomasse racinaire sur biomasse aérienne des plants (R/S)

R/S par espèce révélait des différences interspécifiques très significatives ($p < 0.0001$, Fig. 50).

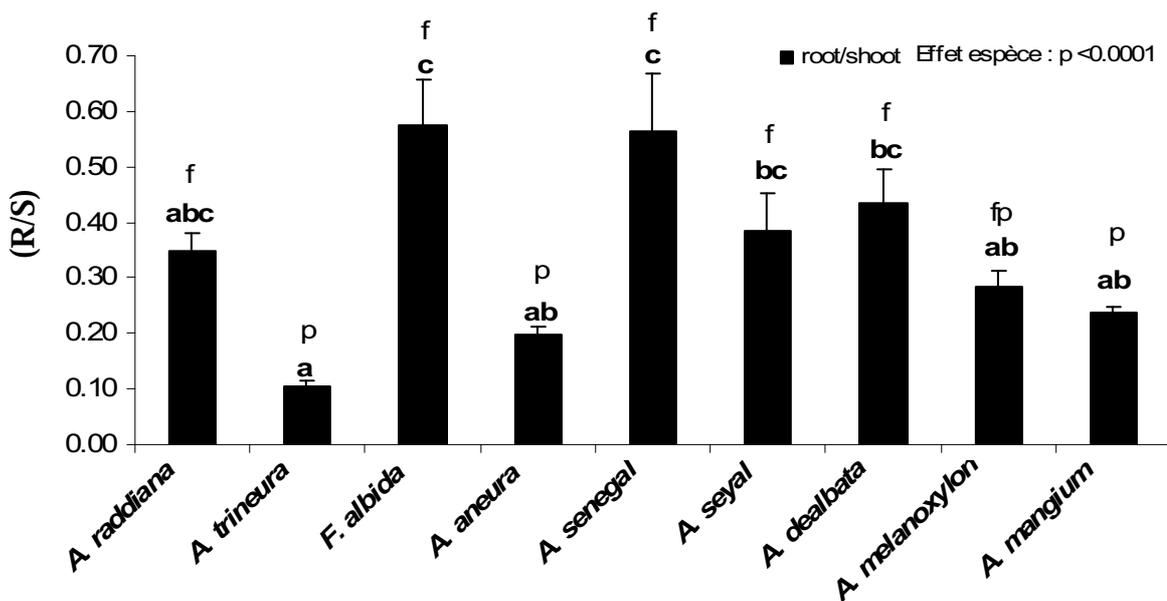


Figure 50 : Ratio moyenne de biomasse racinaire sur biomasse totale des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales avec un effectif de 8 plants par espèce. Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s.). Les lettres en gras permettent de distinguer les moyennes des espèces, celles qui ont la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même lettre sont différentes. Les lettres en caractère normal, représentent le type de feuille par espèce. (f) espèce à foliole et (p) espèce à phyllode.

R/S variait entre 0.10 pour *A. trineura* et 0.57 pour *F. albida*. Les valeurs de R/S de *F. albida* et de *A. senegal* étaient les plus élevées et elles étaient similaires entre elles. Elles étaient différentes de celle de *A. trineura* qui avait la plus faible R/S de toutes les espèces, et de *A.*

aneura, *A. melanoxyton*, *A. mangium*. *A. seyal* et *A. dealbata* présentaient des valeurs de R/S supérieures à celle de *A. trineura*.

Aucune corrélation n'a été trouvée entre les valeurs moyennes par espèce de R/S et les paramètres TE, $A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$ et $\Delta^{13}\text{C}_f$.

IV.2.3.4. La surface spécifique (SLA) des feuilles et phyllodes

SLA révélait des différences interspécifiques très significatives ($p < 0.0001$, Fig. 51).

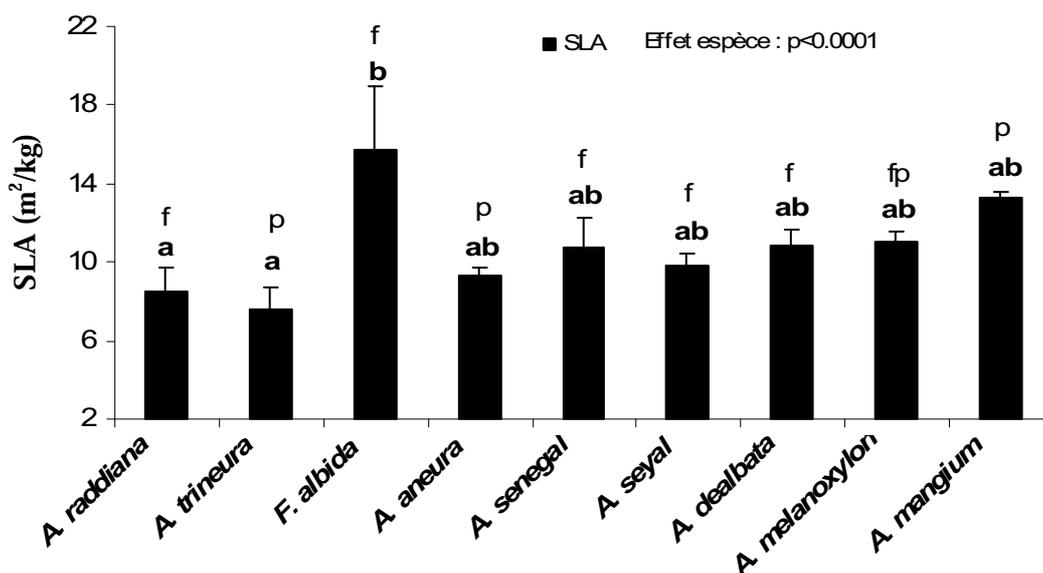


Figure 51 : Moyennes de surface massique foliaire (SLA) des plants de 9 espèces d'*Acacia* croissant dans les conditions optimales avec un effectif de 8 plants par espèce. Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les lettres en gras permettent de distinguer les moyennes des espèces, celles qui ont la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même sont différentes. Les lettres en caractère normal représentent le type de feuille par espèce. (f) espèce à foliole et (p) espèce à phyllode. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

SLA variait entre $7.5 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ pour *A. trineura* et $15.7 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ pour *F. albida*. Une différence significative a été trouvée entre SLA de *F. albida* (espèce à foliole) qui montrait SLA la plus élevée et *A. raddiana* et *A. trineura*, qui montraient les SLA les plus faibles. *A. raddiana* est une espèce à foliole et *A. trineura* une espèce à phyllode. Les valeurs de SLA des espèces en position intermédiaire étaient toutes similaires entre elles et similaires aux SLA de deux extrêmes.

Aucune corrélation n'a été observée entre les moyennes par espèce de SLA et les paramètres TE, $A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$ et $\Delta^{13}\text{C}_f$ estimés.

IV.2.3.5. La teneur en azote (% N) dans les feuilles

La teneur des feuilles en N a révélé de fortes différences interspécifiques très ($p < 0.0001$, Fig. 52).

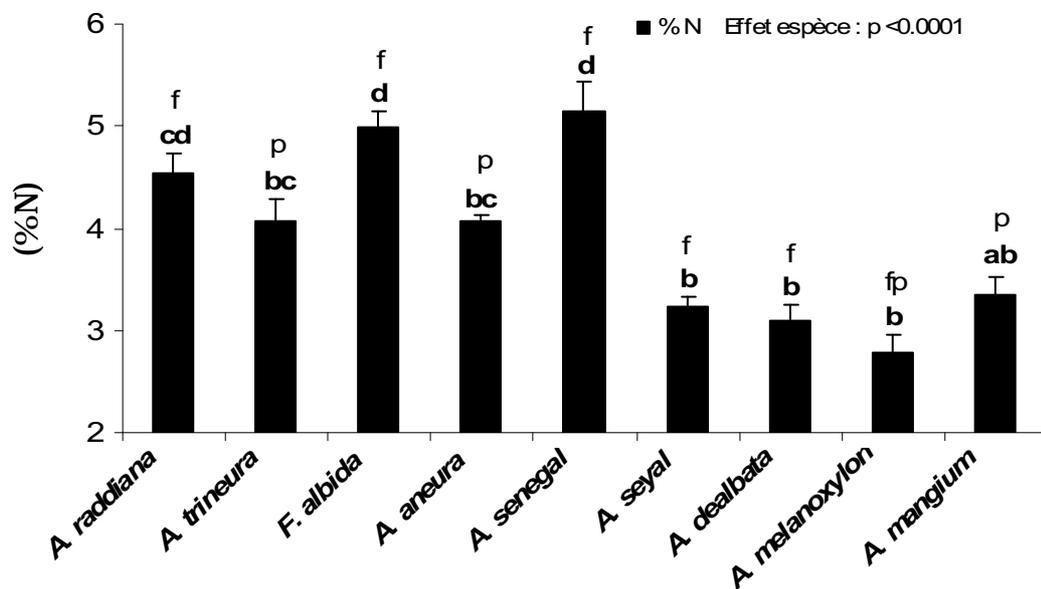


Figure 52 : Teneur en azote (N) dans les feuilles de 9 espèces d'*Acacia* croissant dans les conditions optimales avec un effectif de 8 plants par espèce. Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les lettres en gras permettent de distinguer les moyennes des espèces, celles qui ont la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même sont différentes. Les lettres en caractère normal représentent le type de feuille par espèce, (f) espèce à foliole et (p) espèce à phyllode.

N variait entre 2.8 % pour *A. melanoxydon* et 5.1 % pour *A. senegal*. Les teneurs en N les plus élevées ont été observées pour trois espèces sahéliennes à foliole, *A. senegal*, *F. albida* et *A. raddiana*. Des teneurs intermédiaires en N ont été détectées sur *A. aneura*, *A. trineura* et *A. mangium*. Les trois autres espèces *A. seyal*, *A. dealbata* et *A. melanoxydon* présentaient les teneurs en N les plus faibles.

Aucune corrélation n'a été détectée entre la teneur en N et A_{sat}/g_{ssat} et $\Delta^{13}C_f$. Par contre une relation négative a été trouvée entre N et TE ($p < 0.1$ et $r = -0.59$). Ceci implique une influence de l'azote foliaire sur TE.

IV.2.3.6 Densité et ratio stomatique (DS et RD)

La densité et le ratio stomatique présentaient des différences interspécifiques ($p < 0.0001$, Fig. 53).

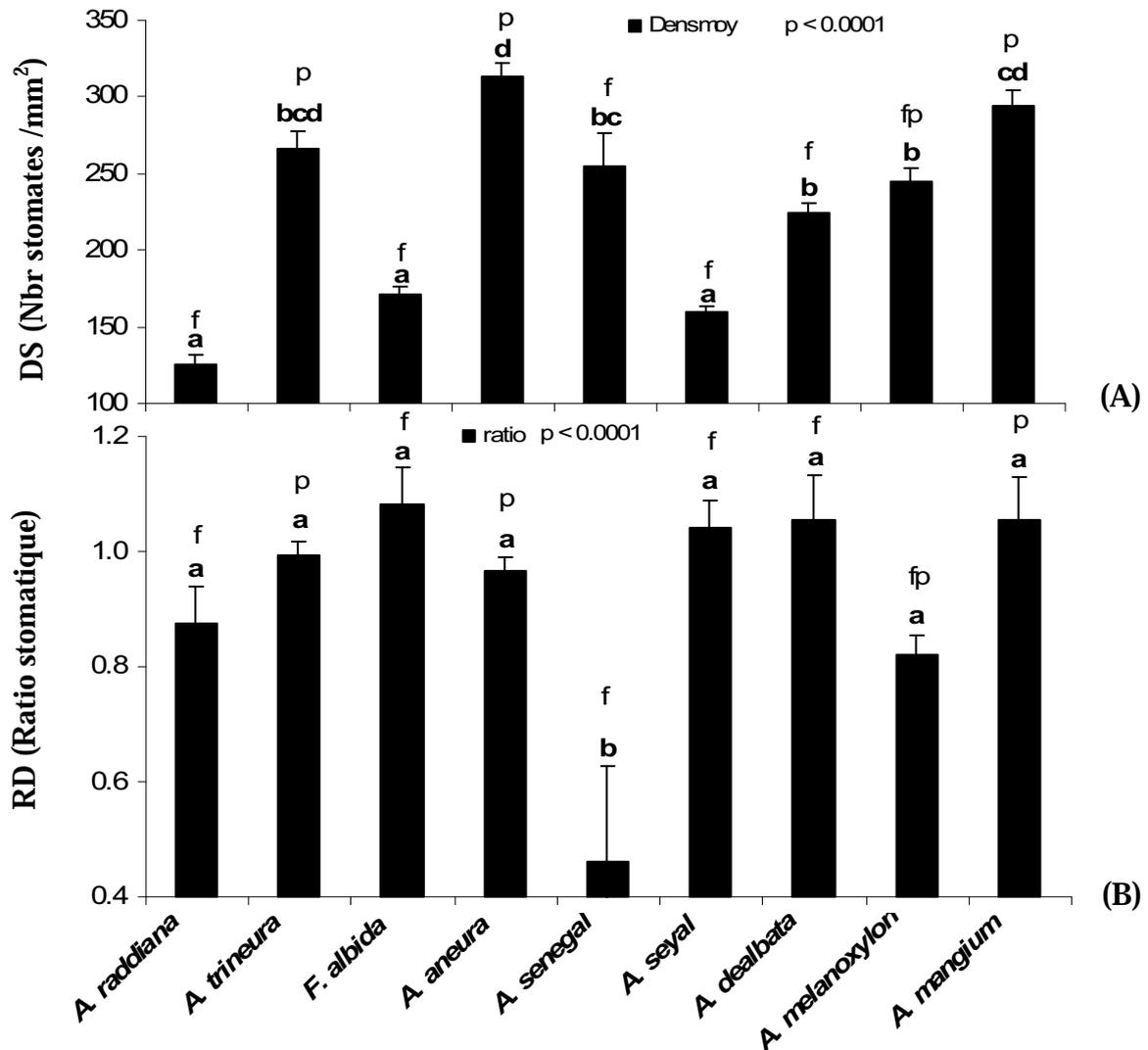


Figure 53 : Les moyennes de la densité et du ratio stomatique des plants de 9 espèces d'*Acacia* croissant dans les conditions optimales. A/: Densité stomatique (chaque histogramme représente la densité moyenne de stomates par 1mm² par espèce, avec un effectif de 5 plants par espèces). B/: Ratio stomatique (déterminé par le rapport entre le nombre de stomate de la face supérieure sur le nombre de stomate de la face inférieure). Les barres représentent les erreurs standards (\pm e.s). Les lettres en gras permettent de distinguer les moyennes, celles qui ont la même lettre sont identiques et celles qui n'ont pas la même sont différentes. Les lettres en caractère normal, représentent le type de feuille par espèce. (f) espèce à foliole et (p) espèce à phyllode. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$.

DS variait de 125 pour *A. raddiana* à 312 stomates/mm² pour *A. aneura*. RD variait de 0.48 pour *A. senegal* à 1.08, pour *F. albida*. Les valeurs de DS les plus élevées étaient observées chez *A. aneura* et *A. mangium*, et les plus faibles chez *F. albida*, *A. seyal* et *A. raddiana*.

A. melanoxylon, *A. dealbata*, *A. trineura* et *A. senegal* présentaient des DS intermédiaires.

Toutes les espèces présentaient des valeurs proches de RD (0.99 en moyenne), à l'exception d'*A. senegal* (RD = 0.48), beaucoup plus hypostomatique que les autres. La face foliaire

inférieure de *A. senegal* avait plus de stomates que la face foliaire supérieure (395 contre 131 par mm²).

Aucune corrélation significative n'a été détectée entre DS ou RS et TE, A_{sat}/g_{ssat} et $\Delta^{13}C_f$.

Tableau 8 : Récapitulation des relations entre les traits et l'efficacité d'utilisation de l'eau.

Paramètres	W_i	$\Delta^{13}C_f$	TE
R/S	NS	NS	NS
Surface spécifique	NS	NS	NS
Densité stomatique	NS	NS	NS
Azote foliaire	NS	NS	- 0.59 §
Assimilation nette de CO ₂ à lumière saturante	- 0.74 *	0.62 §	- 0.67 §
Conductance stomatique à lumière saturante	- 0.90 **	0.87 **	- 0.69 *

§ <0.1 ; * <0.05 ; ** <0.01 ; coefficient de corrélation (r).

V. Discussion

V.1. Variation interspécifique de la discrimination isotopique des feuilles ($\Delta^{13}C_f$)

Nous avons observé une large variation (Fig. 33 et 44) de discrimination isotopique au niveau des feuilles ($\Delta^{13}C_f$) entre espèces d'*Acacia* soumis à des conditions optimales sur les deux ans d'expérimentation. Le classement de $\Delta^{13}C_f$ entre les espèces est resté stable lors des expérimentations 2007 et 2008 (Spearman $r = 0.90$ $p < 0.0009$ et $n = 9$ espèces, Fig. 54).

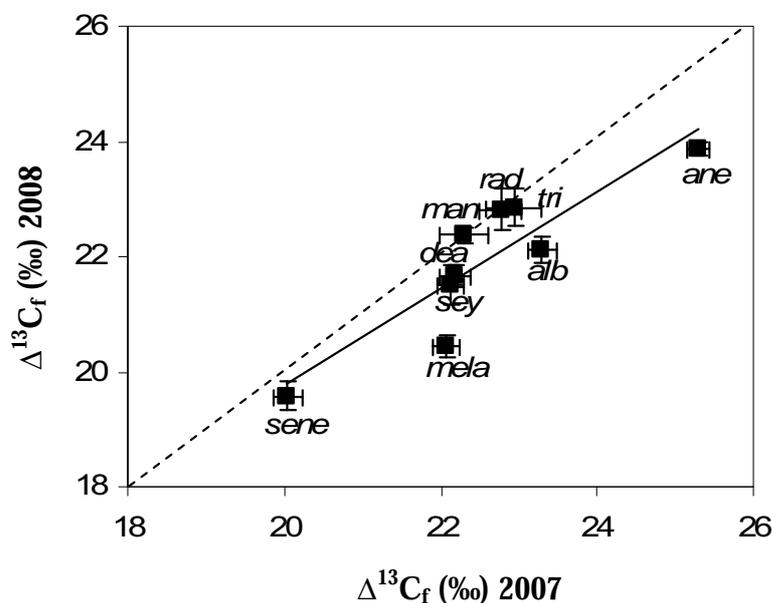


Figure 54: Classement entre les moyennes de discriminations isotopiques de la feuille ($\Delta^{13}C_f$) en 2007 et en 2008 des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales. Chaque point de la figure correspond à une moyenne par espèce avec un effectif de 6-8 plants, les barres représentent les erreurs standards. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. rad : *A. raddiana* ; mela : *A. melanoxyton* ; man : *A. mangium* ; sene : *A. senegal* ; sey : *A. seyal* ; tri : *A. trineura* ; alb : *F. albida* ; dea : *A. dealbata* ; ane : *A. aneura*.

Lors des deux ans d'expérimentation ; $\Delta^{13}C_f$ variait en moyenne de 24.6 ‰ pour *A. aneura* à 19.8 ‰ pour *A. senegal* ($\Delta^{13}C_f$ la plus faible). Des variations de $\Delta^{13}C_f$ ont été trouvées sur d'autres espèces. Chez les chênes, *Q. robur* et *Q. petraea* présentaient des valeurs de 17.7 et 18.9 ‰ (Ponton *et al.* 2001) et ces variations ont été confirmées sur les jeunes plants (Ponton *et al.*, 2002). Des différences ont également été observées entre 14 espèces d'*Eucalyptus* (Anderson *et al.* 1996). Des différences ont également été observées sur des cultures (Knight *et al.* 1994), sur les aiguilles et le bois de différentes espèces de conifères (Warren *et al.* 2001). D'autres études ont trouvé des variations de $\Delta^{13}C_f$ entre diverses espèces croissant en

forêt tropicale humide (Guehl *et al.* 1998 ; Bonal *et al.* 2000). Certaines études ont mis en évidence des variations de discrimination isotopique du carbone entre espèces tropicales et entre plants d'espèces de types biologiques différents (Cernusak *et al.*, 2007a, 2008, 2009) et sur les rondelles de bois (Saurer *et al.* 2004).

Une large variation interspécifique de la discrimination isotopique a été également détectée au niveau de la cellulose des feuilles ($\Delta^{13}\text{C}_c$, Fig. 44). Nous avons constaté que le classement de $\Delta^{13}\text{C}_f$ des espèces est parfaitement conservé au niveau de $\Delta^{13}\text{C}_c$ (Spearman $r = 1$, $p < 0.0001$ et $n = 9$ espèces, Fig. 45). La composition isotopique des feuilles résulte d'un mélange de carbone de structure et de carbone mobilisable, issu directement de la photosynthèse (Brendel *et al.* 2002), alors que la composition isotopique de la cellulose reflète celle du carbone disponible au moment de la croissance (Brendel 2001). Cette corrélation montre une relative stabilité temporelle de la discrimination isotopique pendant la photosynthèse chez les acacias, et que le fractionnement qui explique la différence entre $\Delta^{13}\text{C}_f$ et $\Delta^{13}\text{C}_c$ est quasi-similaire pour les 9 espèces (Fig. 45).

Une large variation de $\Delta^{13}\text{C}_f$ a été observée entre plants témoins et stressés. La sécheresse appliquée a diminué significativement $\Delta^{13}\text{C}_f$ des espèces d'Acacias, mais les écarts de $\Delta^{13}\text{C}_f$ restent assez constants entre espèces (Spearman $r = 0.65$, $p < 0.05$ et $n = 9$ espèces). Des résultats similaires avaient été observés chez d'autres espèces comme *Lycopersicon. spp* (Martin et Thorstenson, 1988), entre *Agropyron cristatum* et *Elymus angustus* (Johnson *et al.* 1990), entre *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra*, *Larix decidua* et *Picea abies* (Valentini *et al.* 1994), entre *Sinapis alba*, *Brassica napus*, *Brassica campestris*, *Pisum sativum*, *Triticum durum*, *Triticum aestivum* (Knight *et al.* 1994), entre *Pinus pinaster* et *Quercus petraea* (Picon *et al.* 1996), entre *Quercus robur* et *Quercus petraea* (Ponton *et al.* 2002), et sur les aiguilles de quatre espèces de conifères méditerranéens (Froux *et al.* 2002).

La première cause de variation de $\Delta^{13}\text{C}_f$ entre espèces est liée à la conductance stomatique (g_{ssat}). En effet, $\Delta^{13}\text{C}_f$ dépend de paramètres isotopiques constants (a et b) et d'un paramètre physiologique variable C_i/C_a (pressions partielles de CO_2 dans les espaces intercellulaires, C_i et dans l'air ambiant, C_a) auquel $\Delta^{13}\text{C}_f$ est linéairement corrélé (équation 8) (Farquhar *et al.* 1982). Les variations de C_i/C_a dépendent de l'ouverture des stomates et donc de g_{ssat} . Nous avons trouvé une corrélation significative entre $\Delta^{13}\text{C}_f$ et g_{ssat} ($r^2 = 0.76$, $p < 0.002$ et $n = 9$ espèces, tableau 8).

Une seconde cause de variations de $\Delta^{13}\text{C}_f$ entre espèces peut être la différence interspécifique de conductance mésophyllienne (g_m), qui contrôle le gradient de CO_2 des cavités sous stomatiques aux sites de carboxylation à travers le plasmalemme et les membranes chloroplastiques (De Lucia *et al.* 2003 ; Ethier et Livingston 2004 ; Seibt *et al.* 2008 ; Warren et Adams 2006). Suite à l'absence de données, nous n'avons pas pu tester une éventuelle variation de g_m entre nos espèces.

V.2. Stabilité du classement interspécifique de TE entre année.

L'efficacité de transpiration (TE) estimée pendant plusieurs mois dans des conditions optimales présente des variations plus difficiles à interpréter.

Les comparaisons multiples effectuées en première année d'expérimentation n'ont révélé aucune différence significative de TE entre espèces (Fig. 40). TE variait de 4.2 à 6.4 $\text{gMS.kgH}_2\text{O}^{-1}$ entre *A. aneura* et *A. dealbata* (50% de variation). Cela peut être lié à un biais sur l'estimation de la transpiration (forte évaporation des pots). Des variations non significatives de TE ont été observées entre *Q. petraea* et *P. pinaster* soumis à une variation de CO_2 et d'humidité du sol (Guehl *et al.* 1994), entre *P. pinaster* et *Q. robur* soumis à des conditions optimales (Guehl *et al.* 1995a), entre *Pseudotsuga menziesii* et *Populus x euramericana* (Ripullone *et al.* 2004).

Par contre les valeurs de TE obtenues en deuxième année d'expérimentation ont montré des différences significatives entre les espèces (Fig. 43), malgré une gamme de variation assez proche de celle de la première année. En effet, TE variait de 3.3 à 6.3 $\text{gMS.kgH}_2\text{O}^{-1}$ entre *A. aneura* et *A. melanoxydon*. Des variations significatives de TE ont été observées également entre *P. pinaster* et *Q. robur* soumis à des conditions de fertilisation réduite, entre 7 espèces d'arbres tropicales, entre des plants d'espèces de gymnospermes, d'angiospermes et des lianes, entre *T. grandis*, *S. macrophylla* et *P. pinnatum* (Guehl *et al.* 1995a ; Cernusak *et al.* 2007a ; 2008 ; 2009).

Le classement de TE entre espèces a néanmoins été partiellement conservé entre les deux années (Spearman $r = 0.67$, $p < 0.04$, $n = 9$, Fig. 55). Des cas similaires ont été constatés entre les TE de *T. grandis* et de *S. macrophylla* (Cernusak *et al.*, 2007a ; 2008 ; 2009).

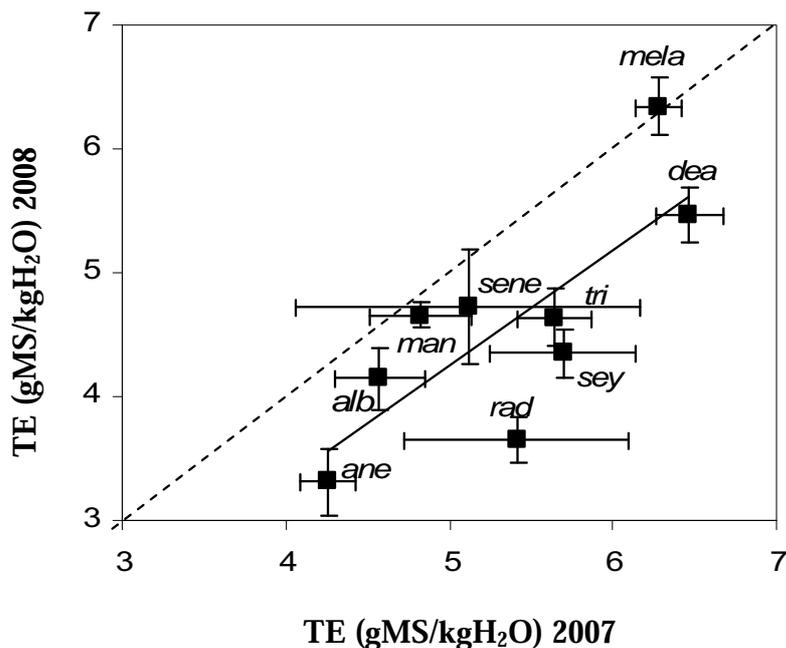


Figure 55 : Classement entre les moyennes d'efficacité de transpiration (TE) en 2007 et en 2008 des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales. Chaque point de la figure correspond à une moyenne par espèce avec un effectif de 6-8 plants, les barres représentent les erreurs standards. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. *rad* : *A. raddiana* ; *mela* : *A. melanoxyton* ; *man* : *A. mangium* ; *sene* : *A. senegal* ; *sey* : *A. seyal* ; *tri* : *A. trineura* ; *alb* : *F. albida* ; *dea* : *A. dealbata* ; *ane* : *A. aneura*.

V.3. Relations entre W_i et $\Delta^{13}C_f$, W_i et TE et $\Delta^{13}C_f$ et TE.

Nous avons estimé en deuxième année d'expérimentation l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (W_i). W_i a été différente entre espèces (Fig. 46) et variait de 41 (*A. aneura*) à 96 $\mu\text{mol/mol}$ pour *A. senegal*. Des résultats similaires ont été trouvés entre espèces d'arbres de la forêt humide de Guyane française pour lesquelles W_i variait de 28 à 82 $\mu\text{mol/mol}$ (Bonal *et al.* 2000), sur les aiguilles de quatre espèces de conifères méditerranéens (Froux *et al.* 2002), entre *Q. robur* et *Q. petraea* (Ponton *et al.* 2001, 2002), entre *Larix*, *Pinus* et *Picea* (Saurer *et al.* 2004).

Cette différence de W_i ou $A_{\text{sat}}/g_{\text{ssat}}$ (rapport entre l'assimilation nette du CO_2 sur la conductance stomatique en vapeur d'eau à saturation) s'explique par une forte variabilité de ces deux paramètres entre espèces (Fig. 46). Les espèces présentant les plus faibles g_{ssat} possédaient pratiquement les W_i les plus élevées, c'est le cas de *A. senegal*, *A. seyal* et *A. melanoxyton*. Les espèces montrant les plus grands g_{ssat} présentaient les plus faibles W_i . Une forte corrélation a été trouvée entre W_i et g_{ssat} ($r^2 = 0.80$) et la corrélation entre W_i et A_{sat} était de $r^2 = 0.55$. En effet la relation entre W_i et g_{ssat} est plus forte que celle observée avec A_{sat} . W_i des espèces est surtout contrôlée par g_{ssat} (Tableau 8).

La relation linéaire négative entre $\Delta^{13}\text{C}_f$ et W_i (Farquhar *et al.* 1984) a été vérifiée (Fig. 47). Ce résultat confirme que W_i calculé à partir des échanges gazeux au niveau des feuilles peut être déterminé d'une manière fiable à partir de $\Delta^{13}\text{C}_f$ à l'échelle interspécifique. Ce résultat contredit celui de Froux *et al.* (2002), mais il a été confirmé par d'autres études (Ponton *et al.* 2001 ; Ponton *et al.* 2002 ; Roussel *et al.* 2009a).

Néanmoins, la relation s'écarte du modèle théorique (Farquhar *et al.* 1984). Ceci semble indiquer que les paramètres du modèle ne sont pas bien ajustés pour ces espèces en particulier pour *A. trineura*. Le principal paramètre, potentiellement variable, est le paramètre " *b* " (équation 9), le paramètre " *a* " étant supposé invariable (Evans *et al.* 1986). La droite théorique a été tracée avec le modèle simplifié de discrimination isotopique (Farquhar et Richards 1984). Le modèle le plus complet fait apparaître le facteur " *d* " (Farquhar *et al.* 1989). Le paramètre " *d* " implique les discriminations causées par la photorespiration, la conductance interne au CO_2 et la respiration mitochondriale. Nous avons constaté que la droite théorique a sous-estimé les valeurs de W_i (Fig. 47). Ce résultat est en contradiction avec ceux trouvés par Roussel *et al.* (2009b) dont la droite théorique surestimait les valeurs de W_i . Ce résultat suggère que les valeurs de *d* sont élevées, c'est-à-dire que la discrimination causée par la conductance interne du CO_2 (g_m) n'est pas négligeable pour les acacias.

Des processus externes au modèle peuvent influencer la relation, comme l'hétérogénéité de l'ouverture des stomates et la conductance cuticulaire, et créer l'écart observé entre la droite théorique et la droite expérimentale (Brugnoli et Farquhar 2000).

Nous avons détecté deux relations significatives entre W_i et TE en fonction de l'origine géographique des espèces : une relation spécifique pour les espèces australiennes et une deuxième pour les espèces sahéliennes (Fig. 48). L'existence d'une relation entre W_i et TE a été précédemment vérifiée par Li (2000) ; Ripullone *et al.* (2004) et Roussel *et al.* (2009b).

L'existence de deux relations différentes entre W_i et TE peut s'expliquer par une différence de temps d'intégration entre les deux estimations. En effet, cette relation revient à comparer des mesures d'échanges gazeux effectuées sur un laps de temps très court sur des feuilles choisies (qui ne sont pas nécessairement représentatives de l'ensemble des feuilles des plants) contre des mesures intégrées effectuées sur les plants entiers. En outre, W_i a été mesuré dans des conditions optimales, alors que TE intègre à la fois Φ_c et Φ_w . Φ_c représentant la proportion de carbone perdu par les plants par respiration, par émission des composés volatiles ou par exsudation par les racines. Elle peut représenter 30 à 50% de la proportion nette de carbone

assimilé pendant la phase diurne (Guehl *et al.* 1995a). Φ_c varie en plus en fonction des espèces et des conditions environnementales. Φ_w représente la proportion d'eau perdue indépendamment de la photosynthèse. Sa proportion par rapport à la transpiration du jour (de photosynthèse) varie entre les espèces : 5% chez *Eucalyptus grandis* (Benyon 1999), 10% pour *Betula papyrifera* (Daley et Phillips 2006), 11% chez *Ficus insipida* (Cernusak *et al.* 2007b) et 13 à 28% chez des espèces de savane brésilienne (Bucci *et al.* 2004 ; Bucci *et al.* 2005). Nous n'avons pas de données pour Φ_c et Φ_w , mais nous supposons que l'existence de deux relations selon l'origine géographique des espèces est liée à la variation de l'une ou de ces deux paramètres entre les espèces d'origine géographique différentes.

Pour la relation entre $\Delta^{13}C_f$ et TE, nous avons pratiquement constaté la même situation que précédemment (relation entre W_i et TE). En effet deux relations significatives ont été mises en évidence selon l'origine géographique des espèces, $r^2 = 0.97$ pour les espèces australiennes et $r^2 = 0.90$ pour les espèces sahéliennes (Fig. 49). Ces relations très fortes entre les plants des espèces de même zone géographique laisse supposer des différences de fonctionnements écophysologiques entre les espèces selon leur origine. Les raisons de cette différences sont les mêmes que pour la relation entre W_i et TE (expliquées au dessus).

Des résultats similaires ont été obtenus chez plusieurs espèces, notamment entre six espèces tropicales ($r^2 = 0.13$, $p < 0.008$) Cernusak *et al.* (2007a) et entre des plants de gymnospermes, d'angiospermes et des lianes (Cernusak *et al.* 2008b), entre des plants de *Tectona grandis*, *Swietenia macrophylla* et *Platymiscium pinnatum* (Cernusak *et al.* 2009).

Nous n'avons pas pu vérifier la relation linéaire négative entre $\Delta^{13}C_f$ et TE (Farquhar *et al.* 1984 ; Farquhar *et al.* 1989) sur les résultats des témoins obtenus en première année d'expérimentation. Cependant cette relation serait significative en supprimant *A. senegal* de la relation (Fig. 42). La particularité de *A. senegal* est surtout liée à $\Delta^{13}C_f$. En effet, $\Delta^{13}C_f$ est significativement plus faible chez cette espèce que chez toutes les autres espèces. L'écart de $\Delta^{13}C_f$ entre *A. senegal* et les espèces présentant des $\Delta^{13}C_f$ intermédiaires est de 2.5 ‰ et l'écart avec $\Delta^{13}C_f$ la plus élevée (*A. aneura*) est de 5.3 ‰ ce qui est une variation importante. La relation entre $\Delta^{13}C_f$ et TE n'a pas été trouvée entre les valeurs individuelles des plants d'*A. senegal* (données non montrées). Cette variation de $\Delta^{13}C_f$ d'*A. senegal* peut être expliquée par les sources de variation de $\Delta^{13}C_f$ explicitées ci-dessus. Des situations similaires où la relation entre $\Delta^{13}C_f$ et TE n'a pas pu être vérifiée à l'échelle interspécifique ont été observées entre *Q. robur* et *P. pinaster* soumis à des conditions optimales (Guehl *et al.* 1995a), *Pseudotsuga*

menziesii et *Populus x euramericana* (Ripullone *et al.* 2004), entre des plants d'espèces tropicales (Cernusak *et al.* 2007a).

La diminution de l'évaporation en deuxième année d'expérimentation par application d'une mince couche de perlite sur la surface des pots a permis de diminuer considérablement les pertes en eau du sol et de limiter les fortes fluctuations de la fraction d'eau utile disponible pour les plants. Par conséquent, la fermeture précoce des stomates a été limitée ainsi que les fluctuations de la conductance stomatique pour la vapeur d'eau, ce qui a sans doute faciliter la vérification de la relation entre $\Delta^{13}\text{C}_f$ et TE.

Nous n'avons pas pu vérifier la relation entre TE et $\Delta^{13}\text{C}_f$ chez les plants stressés, ni en groupant plants stressés et plants témoins. Ce résultat est en contradiction avec ceux obtenus par Knight *et al.* (1994) et Valentini *et al.* (1994) qui ont vérifié la relation entre TE et $\Delta^{13}\text{C}_f$ sur des plants témoins et les plants stressés regroupés. Les causes de l'absence de cette relation sont expliquées au-dessus (Φ_c , Φ_w et la forte évaporation en première année d'expérimentation).

V.4. Efficience d'utilisation de l'eau et traits des plants

Nous avons constaté que la variation de $\Delta^{13}\text{C}_f$ est indépendante de la forme des feuilles. Les 7 espèces de formes foliaires différentes (*A. seyal*, *A. raddiana*, *A. dealbata* et *F. albida* à folioles, *A. trineura*, *A. mangium* à phyllode, et *A. melanoxyton* à la fois à foliole et à phyllode) ont des $\Delta^{13}\text{C}_f$ similaires. Des ressemblances existent aussi entre espèces présentant des formes de feuilles différentes comme *A. trineura* et *A. dealbata* ou encore *A. trineura* et *A. seyal*. En effet, la variabilité de $\Delta^{13}\text{C}_f$ est pratiquement indépendante de la forme de feuille des espèces.

La baisse de $\Delta^{13}\text{C}_f$ des plants stressés s'explique par une fermeture des stomates liée à la chute de REW du sol en dessous de 30 %. En effet, Granier *et al.* (1999) ont montré que la sécheresse édaphique dans la forêt est ressentie au niveau des arbres (fermeture des stomates des arbres) lorsque REW est en dessous de 40%. Nous avons transposé cette situation à notre cadre d'étude. Par conséquent, nos résultats ne confirment pas l'idée que les phyllodes présenteraient des $\Delta^{13}\text{C}_f$ plus faibles que celle des folioles comme avancé dans la littérature (Fahn et Cutler 1992 ; Hansen 1996).

L'application de la sécheresse lors de la première expérimentation a permis de constater une augmentation de TE des plants stressés par rapport aux témoins respectivement de 5.8 à 9.4 et

de 4.3 à 6.5 gMS/kgH₂O. Cette augmentation de TE est liée à la fermeture des stomates. La différence de TE entre traitements témoin et sec n'est significative que chez quatre espèces : *A. mangium*, *A. trineura*, *A. aneura*, et *A. melanoxylon*. Aucune différence n'a été observée chez les autres espèces. En outre, toutes les espèces ont subi la même intensité de sécheresse (Fig. 32). On constate que les espèces à phyllodes montrent une plasticité plus importante en terme de réponse de TE à la sécheresse que les espèces à folioles et quelque soit l'origine géographique de l'espèce. Ce résultat est en phase avec l'affirmation de Boke (1940) qui soutient que les espèces à phyllodes sont plus tolérantes à la sécheresse que les espèces à folioles. Cependant, les valeurs élevées de TE ne sont pas nécessairement associées à une plus forte résistance à la sécheresse (Guehl *et al.* 1995b). Cette différence entre les types foliaires peut être expliquée par une variation de vitesse de réaction des plants face à un stress hydrique : les plantes à phyllodes posséderaient une réaction plus précoce à la sécheresse que les plantes à folioles. Les variations constatées au niveau de W_i (Fig. 46) n'ont pas été expliquées par la forme de feuilles des espèces.

Les valeurs moyennes du taux de croissance (RGR) des plants témoins étaient plus élevées que celles des plants stressés pour toutes les espèces. Néanmoins, la variabilité étant élevée, les intervalles de confiance se chevauchent (sauf pour *A. trineura*) et il est donc difficile de conclure quant à l'existence de différences entre traitements ou entre espèces. Cependant la corrélation significative trouvée entre RGR et $\Delta^{13}C_f$ dans les conditions d'alimentations hydriques contrastés (données non montrées) montre l'effet combiné de la variation de l'ouverture et de fermeture des stomates (variation de $\Delta^{13}C_f$) et la croissance (RGR). Aucune relation n'a été trouvée entre RGR et TE. Ceci suggère que les espèces n'ont pas besoin d'ajuster leur taux de croissance pour augmenter ou diminuer leur TE. Un résultat similaire a été trouvé par Cernusak *et al.* (2007a).

Nous avons trouvé une variation interspécifique de SLA (Fig. 51). SLA variait entre 7.5 m²kg⁻¹ pour *A. trineura* et 15.7 m²kg⁻¹ pour *F. albida*. Un résultat similaire a été trouvé entre des espèces d'*Acacia* australiennes de provenances contrastées, dont les SLA variaient de 13.4 pour *A. coriacea* à 31.9 m²kg⁻¹ pour *A. melanoxylon* (Atkin *et al.* 1998).

Aucune relation n'a été trouvée entre la forme des feuilles et SLA. Ce résultat est contradictoire à celui d'Atkin *et al.* (1998) qui montrait que les espèces à folioles présentent des SLA plus élevées que les espèces à phyllodes chez des jeunes plants.

Aucune relation n'a été trouvée entre SLA et efficacité d'utilisation de l'eau (ni entre SLA et TE, ni entre SLA et W_i et ni entre SLA et $\Delta^{13}C_f$). Ceci suggère indirectement que l'épaisseur des feuilles n'affecte pas suffisamment la conductance interne de CO_2 pour expliquer les variations de l'efficacité d'utilisation de l'eau entre les espèces. Les résultats dans la littérature divergent sur ce sujet. Un résultat similaire au notre a été trouvé à l'échelle intraspécifique sur les clones de peupliers (Monclus *et al.* 2005) alors que Schulze *et al.* (2006) avaient démontré l'inverse.

Une forte variabilité de R/S a été constatée entre espèces (Fig. 50). R/S variait de 0.10 pour *A. trineura* à 0.57 pour *F. albida*. Un résultat similaire a été trouvé à l'échelle intraspécifique entre des clones d'*Eucalyptus microtheca* dont le R/S variait dans les conditions optimales de 0.6 à 0.4 (Li 2000). Aucune relation n'a été trouvée entre R/S et l'efficacité d'utilisation de l'eau. Notre résultat est en contradiction avec celui de Li (2000) qui a trouvé une relation significative entre R/S et l'efficacité d'utilisation de l'eau (TE, W_i et $\delta^{13}C_f$ ($\Delta^{13}C_f$)). L'allocation du carbone aux différents organes n'influe apparemment pas l'efficacité d'utilisation de l'eau des acacias.

Une différence de teneur des feuilles en azote (N) a été trouvée entre espèces (Fig. 52). N variait de 2.8 % pour *A. melanoxylon* à 5.1 % pour *A. senegal*. Cette teneur en N est particulièrement élevée. Des variations de N entre espèces ont été trouvées par Cernusak *et al.* (2007a) sur des arbres tropicaux dont N variait de 1.0 % pour *T. grandis* à 3.3 % pour *D. retusa*, sur des plants d'espèces de gymnospermes, d'angiospermes et des lianes d'angiospermes présentant respectivement des teneurs en N de 0.8, 1.0 et 1.2 % (Cernusak *et al.* 2008).

Cependant aucune relation n'a été trouvée entre N et la forme des feuilles, ni entre N et W_i ou entre N et $\Delta^{13}C_f$. Par contre une relation négative a été trouvée entre N et TE ($p < 0.1$). On trouve des résultats contradictoires dans la littérature. Certaines études ont montré une relation linéaire positive entre TE et N, d'autres une relation linéaire négative entre Δ et N. Cernusak *et al.* (2007a) et Ripullone *et al.* (2004) ont mis en évidence une relation entre N et les trois paramètres (positive avec TE, W_i et négative avec $\Delta^{13}C_f$). Guehl *et al.* (1995b) n'ont pas mis en évidence de relation entre N et TE dans des conditions optimales, cependant ils ont pu la mettre en évidence dans les conditions limitantes en N. Lauteri *et al.* (2004) ont montré une relation négative entre N et TE.

L'absence de relation entre N et W_i , et entre N et $\Delta^{13}C_f$ et la corrélation négative entre A_{sat} et W_i et TE (positive avec $\Delta^{13}C_f$) montre que l'efficacité d'utilisation de l'eau n'est pas principalement liée à la capacité photosynthétique. Cela conforte l'idée selon laquelle les différences d'efficacité d'utilisation de l'eau sont principalement liées à des différences de conductance stomatique et non de capacité photosynthétique (Tableau 8). La relation trouvée entre N et TE , montre que l'assimilation de l'azote chez les acacias (*Fabaceae*, fixatrices d'azote), influe sur TE par le biais de quantité de carbone perdu (Φ_c) et/ou par quantité d'eau perdue (Φ_w). Ceci provoque des variations de TE entre les espèces. Cela conforte l'idée selon laquelle l'existence de deux relations (entre TE et $\Delta^{13}C_f$) en fonction de l'origine géographique des espèces est vraisemblablement liée aux variations de Φ_c et de Φ_w entre les espèces.

Nous avons trouvé une différence très significative de densité stomatique (DS) entre espèces (Fig. 53). DS moyenne par espèce variait de 125 pour *A. raddiana* à 312 stomates/mm² pour *A. aneura*. Aucun lien n'a été trouvé entre DS et le type de feuille des espèces.

Aucune corrélation n'a été trouvée entre DS et l'efficacité d'utilisation de l'eau (ni avec TE , ni avec W_i , ni avec $\Delta^{13}C_f$). Contrairement à notre résultat, une relation linéaire positive a été trouvée entre DS et la discrimination isotopique par Cregg *et al.* (2000) sur des provenances de *Pinus ponderosa*, par Monclus *et al.* (2006) sur des clones de peuplier et Roussel *et al.* (2009b) sur des génotypes de chêne pédonculé. Dillen *et al.* (2008) ont trouvé une corrélation négative entre DS et discrimination isotopique. Dans notre cas, DS n'explique pas la variation de l'efficacité d'utilisation de l'eau entre espèces, ni la particularité de *A. senegal* (plus hypostomatique que les autres espèces). L'efficacité d'utilisation de l'eau semble être déterminée par d'autres facteurs que DS . Ce facteur peut être la dimension des stomates ?

V.5 Relation entre efficacité d'utilisation de l'eau et indice d'aridité (I_M)

Des relations entre l'efficacité d'utilisation de l'eau (TE , W_i et TE et $\Delta^{13}C_f$) et l'indice d'aridité des zones géographiques des espèces (I_M) ont été mises en évidence (Fig. 56) à condition d'exclure *A. mangium* qui est une espèce de zone tropicale humide (I_M le plus élevé). Nous avons constaté des corrélations positives entre I_M et W_i (Fig. 56a), entre I_M et TE (Fig. 56b) et une corrélation négative entre I_M et $\Delta^{13}C_f$ (Fig. 56c).

A. mangium montre des valeurs d'efficience d'utilisation de l'eau proches de la moyenne des autres espèces. *A. mangium* se trouve dans l'état de Queensland qui se caractérise par des étés très chauds et humides.

Cependant en ôtant *A. mangium* de la relation, nous avons constaté que les espèces se développant dans les zones semi-humides présentaient des efficacités d'utilisation de l'eau plus élevées (W_i et TE élevées et des $\Delta^{13}C_f$ faibles) que celles des espèces se développant dans les zones semi-arides et arides respectivement (Fig 56a, 56b et 56c). Ce résultat est en contradiction avec notre hypothèse initiale selon laquelle les espèces d'*Acacia* qui se développent dans les zones arides montreraient des efficacités d'utilisation de l'eau plus élevées que celles des espèces qui se développent dans les zones humides.

Des résultats similaires au notre ont été trouvés sur des espèces méditerranéennes : entre des provenances de pin maritime (*Pinus pinaster*) de différentes aires d'origine (Guehl *et al.* 1995a). Dans cette étude, la provenance marocaine Tamjoute, très tolérante à la sécheresse présentait des valeurs de TE plus faibles et des valeurs de $\Delta^{13}C$ plus élevées que les provenances landaise ou corse. Lauteri *et al.* (2004) ont montré sur six populations de *Castanea sativa* provenant de localités aux climats très contrastés que les provenances des milieux arides montaient des $\Delta^{13}C_f$ plus élevées (efficacités d'utilisation d'eau plus faibles) que les populations provenant des milieux humides. Golluscio et Oesterheld (2007) ont également montré sur 25 espèces Patagoniennes croissant sous divers régimes hydriques que les espèces natives des milieux arides montraient une efficacité d'utilisation de l'eau plus faible par rapport aux espèces natives des milieux humides. Miller *et al.* (2001) n'ont trouvé aucune relation entre $\Delta^{13}C_f$ et le gradient pluviométrique sur 13 espèces d'*Eucalyptus* en Australie.

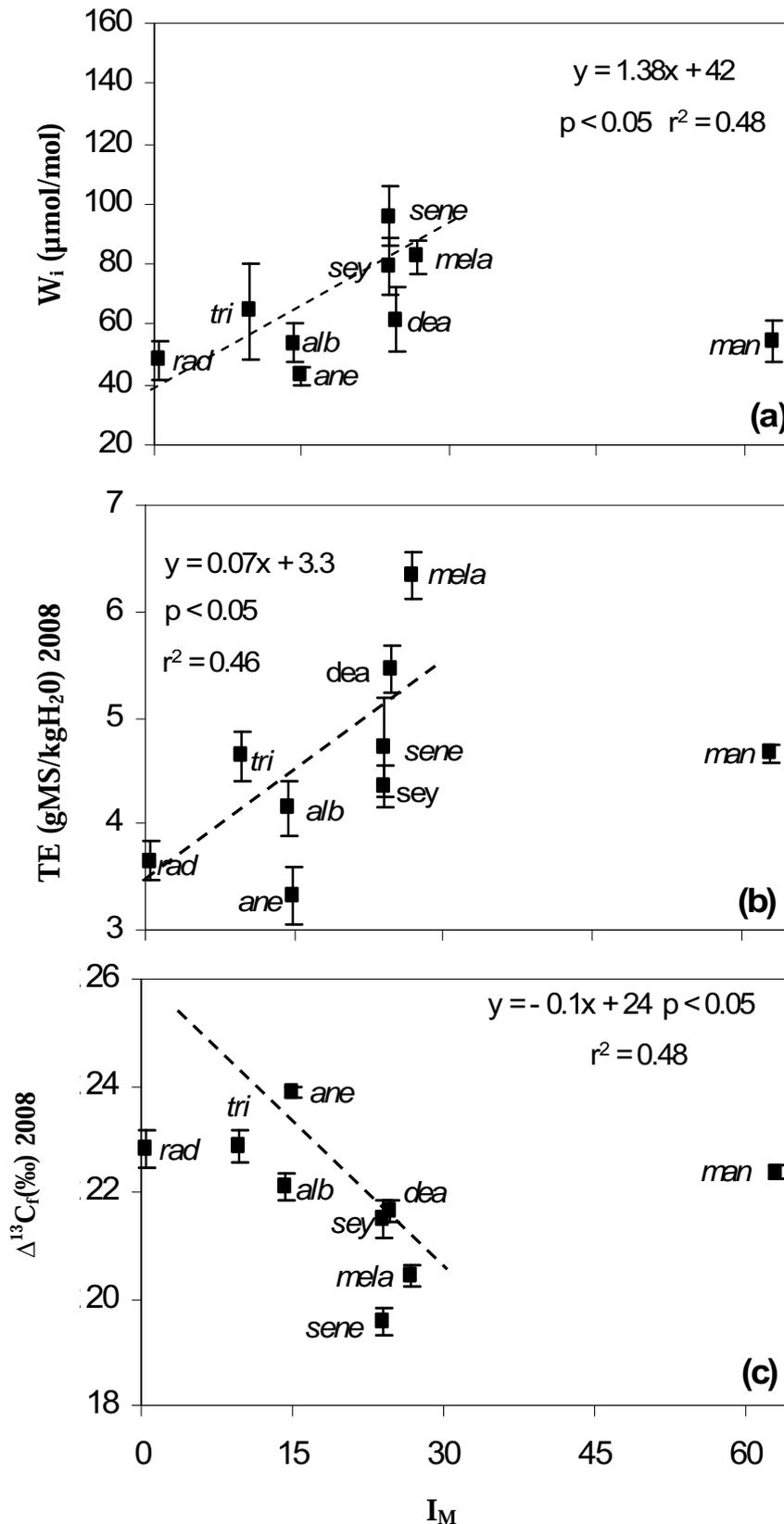


Figure 56 : Relation entre efficacité d'utilisation de l'eau et indice d'aridité (I_M) des zones d'origine des plants de 9 espèces d'*Acacia* dans les conditions optimales. Chaque point de la figure correspond à une moyenne par espèce avec un effectif de 8 plants, les barres représentent les erreurs standards. **(a)** : relation entre W_i et I_M **(b)** : relation entre TE et I_M et **(c)** : relation entre TE et $\Delta^{13}\text{C}_f$ et I_M . Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. *rad* : *A. raddiana* ; *mela* : *A. melanoxylon* ; *man* : *A. mangium* ; *sene* : *A. senegal* ; *sey* : *A. seyal* ; *tri* : *A. trineura* ; *alb* : *F. albida* ; *dea* : *A. dealbata* ; *ane* : *A. aneura*.

VI. Conclusions et Perspectives

Nous avons mis en évidence une forte variabilité de l'efficacité d'utilisation de l'eau entre les différentes espèces d'*Acacia* d'origine sahélienne et d'origine australienne ; au niveau foliaire (W_i , efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau) et au niveau de la plante entière (TE, efficacité de transpiration).

$\Delta^{13}C_f$ (estimé à partir du dosage isotopique de la matière organique des feuilles) a été validé comme un estimateur fiable de W_i au niveau de la feuille et de même pour TE estimée au niveau de la plante entière (Farquhar *et al.* 1989 ; Farquhar et Richards 1984). Mais pour TE la relation avec $\Delta^{13}C_f$ dépend de l'origine géographique des espèces. Cela a été vérifié sur la relation entre W_i et TE. L'existence de deux relations et la relation trouvée entre N et TE confortent l'idée d'une influence de l'assimilation de l'azote sur la relation entre TE et $\Delta^{13}C_f$ par le biais des paramètres Φ_c et Φ_w . Ces paramètres sont souvent utilisés pour expliquer la relation entre W_i et TE ou entre TE et $\Delta^{13}C_f$ mais rarement estimés (Roupsard *et al.* 1998b ; Roussel *et al.* 2009a). Dans notre cas il sera nécessaire de vérifier s'il existe une variation de Φ_c et de Φ_w entre les espèces sahéliennes et australiennes, et si c'est lié à une exsudation/respiration importante des racines en relation avec la fixation de N ou des différences de transpiration nocturne entre les espèces.

Cependant, l'utilisation de ces paramètres écophysologiques (efficacité d'utilisation de l'eau) nécessite le contrôle de certains paramètres environnementaux notamment l'évaporation au niveau du sol qui peut fortement influencer les mesures. Cela peut expliquer l'absence de relation entre $\Delta^{13}C_f$ et TE en première année d'expérimentation.

En plus pour une bonne application du modèle (Farquhar *et al.* 1989 ; Farquhar *et al.* 1982 ; Farquhar et Richards 1984), une estimation spécifique des paramètres b et d pour chaque espèce serait souhaitable pour minimiser les écarts entre la droite estimée et la droite théorique. Mais ces mesures sont difficiles à réaliser.

$\Delta^{13}C_f$ est donc un estimateur fiable de l'efficacité d'utilisation de l'eau au niveau des espèces d'*Acacia* et le modèle théorique que nous avons utilisé s'applique effectivement à ces espèces à l'échelle foliaire. Mais quand on passe de l'échelle de la feuille à l'échelle de la plante entière, le modèle devient moins précis.

La corrélation entre discrimination isotopique du carbone au niveau des feuilles ($\Delta^{13}C_f$) et au niveau de la cellulose des feuilles, ainsi que la reproduction de l'expérience pendant deux

années consécutives ont permis de montrer que ces différences étaient très stables dans le temps.

Parmi les traits étudiés (forme foliaire, croissance, teneur en azote, densité stomatique et trait de photosynthèse), l'efficacité d'utilisation de l'eau semble être principalement gouvernée par la conductance stomatique pour la vapeur d'eau.

Il faut noter que nous avons travaillé sur des plants en pots et dans une serre (conditions semi contrôlées). Certaines espèces ont montré une vitesse de croissance très importante. Une telle vitesse pourrait contraindre la croissance des racines et des parties aériennes et perturber une éventuelle relation avec l'efficacité d'utilisation de l'eau. Les paramètres estimés pendant cette étude ne sont valides que pour le cas des jeunes plants en pots et dans ces conditions bien définies. Il serait nécessaire de valider nos résultats par une étude sur le terrain.

Le stress hydrique appliqué avait augmenté significativement l'efficacité d'utilisation de l'eau (TE élevé et baisse de $\Delta^{13}C_f$) des stressés par rapport aux témoins. Les acacias sont globalement plastiques face à un stress hydrique. Cependant les espèces à phyllodes semblent plus plastiques que les espèces à foliole.

Nous avons choisi nos espèces en respectant un gradient d'aridité basé sur les indices d'aridités de zones géographiques des espèces et que nous avons calculé à l'aide de l'indice de Martonne (I_M , qui ne prend en compte que les températures et les précipitations). Les espèces d'*Acacia* originaires des zones semi-humides ont présenté des efficacités d'utilisation de l'eau plus élevées que celles des espèces originaires des zones semi-arides et arides.

Toutefois, il convient d'être prudent dans l'utilisation de ces résultats par exemple dans le cadre de reboisement ou de restauration d'écosystèmes dégradés. Une efficacité d'utilisation de l'eau élevée n'est pas forcément associée à une tolérance ou à une résistance à la sécheresse. Il conviendrait de prendre en compte d'autres traits écophysologiques des espèces comme la dynamique et la vitesse de croissance racinaire (Dupuy et Dreyfus 1992), la profondeur d'enracinement (Blum 2009) et l'architecture du système racinaire qui déterminent l'efficacité d'acquisition de la ressource.

V. Références bibliographiques

- AbdElRahman, H.F. and K. Krzywinski 2008. Environmental effects on morphology of *Acacia tortilis* group in the Red Sea Hills, North-Eastern Sudan and South-Eastern Egypt. *Forest Ecology and Management*. 255:254-263.
- Aïdoud, A., E.Le Floch and H.N. Le Houérou 2006. Les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse*. 17 (1-2):19-30.
- Akhter, J., K. Mahmood, M.A. Tasneem, K.A. Malik, M.H. Naqvi, F. Hussain and R. Serraj 2005. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination of *Acacia ampliceps* and *Eucalyptus camaldulensis* at different soil moisture regimes under semi-arid conditions. *Biologia Plantarum*. 49 (2):269-272.
- Albouchi, A., H. Sebeï, Y.M. Majid and M.H. Aouni 2001. Influence of acclimation duration on the drought hardening of *Acacia cyanophylla* Lindl. *Annals of Forest Science*. 58:519-528.
- Amthor, J.S. 1991. Respiration in a future, higher-CO₂ world. *Plant, Cell & Environment*. 14:13-20.
- Anderson, J.E., J. Williams, P.E. Kriedemann, M.P. Austin and G.D. Farquhar 1996. Correlations between carbon isotope discrimination and climate of native habitats for diverse *Eucalyptus* taxa growing in a common garden. *Australian Journal of Plant Physiology*. 23(3):311 - 320.
- Assoumane, A.A., A. Vaillant, A.Z. Mayaki and D. Verhaegen 2009. Isolation and characterization of microsatellite markers for *Acacia senegal* (L.) Willd., a multipurpose arid and semi-arid tree. *Molecular Ecology Resources*. 9:1380-1383.
- Atkin, O.K., M. Schortemeyer, N. McFarlane and J.R. Evans 1998. Variation in the components of relative growth rate in ten *Acacia* species from contrasting environments. *Plant, Cell & Environment*. 21:1007-1017.
- Ayyad, M.A. and S.I. Ghabbour 1985. Hot deserts of Egypt and Sudan. In: M. Evenari, I. Noy-Meir and D.W. Goodall, Editors, *Hot Deserts and Arid Shrublands*. In (first eds), Elsevier Science and Technology Book Division (1985).
- Bacon, M.A. 2004. *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Beadle, C.L.N.C.W. 1981 *The Vegetation of Australia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bentham, G. 1875. Revision of the suborder Mimoseae. *Transactions of the Linnean Society*, London. 30:335-664.
- Benyon, R.G. 1999. Night-time water use in an irrigated *Eucalyptus grandis* plantation. *Tree Physiology*. 19:853-859.
- Bertrand, R. 1998. Du Sahel à la forêt tropicale : Clés de lecture des sols dans les paysages ouest-africains. In *Applied and Environmental Microbiology*. Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad). Montpellier.
- Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*. 112:119-123.
- Boke, N.H. 1940. Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *American Journal of Botany*. 27:73-90.
- Bonal, D., D. Sabatier, P. Montpied, D. Tremeaux and J.M. Guehl 2000. Interspecific variability of $\delta^{13}\text{C}$ among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia*. 124:454-468.
- Brenan, J.P.M. 1959. *Flora of Tropical East Africa : Leguminosae Mimosoidea*. Crown agents for oversea Ed. G.a. Administrations. London, 1959.
- Brenan, J.P.M. 1983. Present taxonomy of four species of *Acacia* (*A. albida*, *A. senegal*, *A. nilotica*, *A. tortilis*), in: *Manual on taxonomy of Acacia species*. FAO, Rome:1-45.
- Brendel, O. 2001. Does bulk-needle $\delta^{13}\text{C}$ reflect short-term discrimination? *Annals of Forest Science*. 58:135-141.
- Brendel, O., D. Pot, C. Plomion, P. Rozenberg and J.M. Guehl 2002. Genetic parameters and QTL analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and ring width in maritime pine. *Plant, Cell & Environment*. 25: 945-953.
- Brockwell, J., S.D. Searle, A.C. Jeavons and M. Waayers 2005. Nitrogen Fixation in *Acacias*: an Untapped Resource for Sustainable Plantations, Farm Forestry and Land Reclamation. In *Australian Centre for International Agricultural Research*.
- Brugnoli, E. and G.D. Farquhar 2000. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: Leegood R.C., Sharkey T.D., von Caemmerer, S. (Eds.) *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*, Kluwer Academic Publisher:399-434.
- Brugnoli, E., K.T. Hubick, S. von Caemmerer and G.D. Farquhar 1988. Correlation between the carbon isotope discrimination in leaf starch and sugars of C₃ plants and the ratio of intercellular and atmospheric partial pressures of carbon dioxide. *Plant Physiology*. 88:1418-1424.

- Bucci, S.J., F.G. Scholz, G. Goldstein, F.C. Meinzer, J.A. Hinojosa, W.A. Hoffmann and A.C. Franco 2004. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*. 24:1119-1127.
- Cernusak, L.A., J. Aranda, J.D. Marshall and K. Winter 2007a. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. *New Phytologist*. 173:294–305.
- Cernusak, L.A., D.J. Arthur, J.S. Pate and G.D. Farquhar 2003. Water Relations Link Carbon and Oxygen Isotope Discrimination to Phloem Sap Sugar Concentration in *Eucalyptus globulus*. *Plant Physiology*. 131:1544-1554.
- Cernusak, L.A., K. Winter, J. Aranda and B.L. Turner 2008. Conifers, Angiosperm Trees, and Lianas: Growth, Whole-Plant Water and Nitrogen Use Efficiency, and Stable Isotope Composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of Seedlings Grown in a Tropical Environment. *Plant Physiology*. 148:642–659.
- Cernusak, L.A., K. Winter, J. Aranda, B.L. Turner and J.D. Marshall 2007b. Transpiration efficiency of a tropical pioneer tree (*Ficus insipida*) in relation to soil fertility. *Journal of Experimental Botany*. 58:3549-3566.
- Cernusak, L.A., K. Winter and B.L. Turner 2009. Physiological and isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) responses of three tropical tree species to water and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment*. 32:1441-1455.
- Charney, J.G. 1975. Dynamics of deserts and drought in Sahel. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*. 101:193-202.
- Condon, A.G., R.A. Richards and G.D. Farquhar 1993. Relationships between carbon isotope discrimination, water use efficiency and transpiration efficiency for dryland wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 44:1693-1711.
- Condon, A.G., R.A. Richards, G.J. Rebetzke and G.D. Farquhar 2002. Improving Intrinsic Water-Use Efficiency and Crop Yield. *Crop Science*. 42:122-131.
- Cornelissen, J.H.C., P. Castro-Diez and A.L. Carnelli 1998. Variation in relative growth rate among woody species. Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences (eds H. Lambers, H. Poorter and M.M.I. Van Vuuren) Ed. L. Backhuys, the Netherlands., pp. 363-392.
- Cowan, J.R. 1986. Economic of carbon fixation in higher plant, pp. 133-170.
- Cox, P.M., R.A. Betts, C.D. Jones, S.A. Spall and I.J. Totterdell 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*. 408:184-187.
- Cregg, B.M., J.M. Olivas-Garcia and T.C. Hennessey 2000. Provenance variation in carbon isotope discrimination of mature ponderosa pine trees at two locations in the Great Plains. *Canadian Journal of Forest Research*. 30:428-439.
- CTFT 1988. *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Synonyme: *Acacia albida* Del.). In Monographie CTFT, p. 71.
- Daley, M.J. and N.G. Phillips 2006. Interspecific variation in night-time transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*. 26:411-419.
- Dart, P. and S. Brown 2001. Role of tree legume symbioses in land rehabilitation in the tropics. In: Crisp, M., Grimes, J., Miller, J. and Morrison, D., ed., Legumes down under. Program and abstracts of the Fourth International Legume Conference. Canberra, Division of Botany and Zoology, Australian National University, pp. 20-21.
- De Lucia, E.H., D. Whitehead and M.J. Clearwater 2003. The relative limitation of photosynthesis by mesophyll conductance in co-occurring species in a temperate rainforest dominated by the conifer *Dacrydium cupressinum*. *Functional Plant Biology*. 30:1197-1204.
- De Neergaard, A., C. Saarnak, T. Hill, M. Khanyile, A.M. Berzosa and T. Birch-Thomsen 2005. Australian wattle species in the Drakensberg region of South Africa - An invasive alien or a natural resource? *Agricultural Systems*. 85:216-233.
- Deans, J.D. and R.C. Munro 2004. Comparative water use by dryland trees in Parklands in Senegal. *Agroforestry Systems*. 60:27-38.
- Deléens, E., L. Barthes and J.L. Prioul 1995. Modélisation du fractionnement isotopique du flux de C photosynthétique chez les végétaux à métabolisme C_3 et C_4 et les applications obtenues en chambre d'assimilation. In "Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes" Les Colloques, n°70, INRA ed., Paris, pp. 43-64.
- Dillen, S., N. Marron, B. Koch and R. Ceulemans 2008. Genetic variation of stomatal traits and carbon isotope discrimination in two hybrid poplar families (*Populus deltoides* "s9-2" \times *P. nigra* "ghoy" and *P. deltoides* "s9-2" \times *P. trichocarpa* "v24"). *Annals of Botany*. 102:399-407.
- Dingkuhn, M., G.D. Farquhar, S.K. De Datta and T.C. O'Toole 1991. Discrimination of ^{13}C among upland rices having different water use efficiencies. *Australian Journal of Agricultural Research*. 42:1123-1131.
- DNRM 2003. Land cover change in Queensland 1991-2001, a state-wide landcover and tree study report. Queensland department of Natural Resources and mine (<http://www.nrw.qld.gov.au/slats/pdf/slats9901.pdf>), p. 77pp.

- Doran, J.C., D.J. Boland, J.W. Turnbull and B.V. Gunn 1983. Récolte, extraction, nettoyage, conservation et traitement des graines d'*acacia* des zones sèches.
- Doran, J.C. and J.W. Turnbull 1997. Australian Trees and Shrubs: Species for Land Rehabilitation and Farm Planting in the Tropics. ACIAR Monograph. ACIAR, Canberra. 24
- Dupuy, N.C. and B.L. Dreyfus 1992. Bradyrhizobium populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. Applied and Environmental Microbiology. 58 (8):2415-2419.
- Dye, P. and D. Versfeld 2007. Managing the hydrological impacts of South African plantation forests: an overview. Forest Ecology and Management. 251:121-128.
- Encarta 2005. In Microsoft.
- Ethier, G.J. and N.J. Livingston 2004. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. Plant, Cell and Environment. 27:137-153.
- Evans, J.R. and J.R. Seemann 1989. The allocation of protein N in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control Ed. N.Y. Alan R Liss, USA Photosynthesis (ed. W.R. Briggs), pp.183-205.
- Evans, J.R., T.D. Sharkey, J.A. Berry and G.D. Farquhar 1986. Carbon isotope discrimination measured concurrently with gas exchange to investigate CO₂ diffusion in leaves of higher plants. Australian Journal of Plant Physiology. 13:281-292.
- Fagg, C.W. and R.D. Barnes 1990. African *acacias*: study and acquisition of the genetic resources. Oxford Forestry Institute, Oxford, p. 99.
- Fahn, A. and D.F. Cutler 1992. Xerophytes. Gebruder Borntraeger, Berlin:80-81.
- Fall, D., D. Diouf, M. Neyra, O. Diouf and N. Diallo 2009. Physiological and biochemical responses of *Acacia seyal* (Del.) seedlings under salt stress conditions. Journal of Plant Nutrition. 32:1122-1136.
- FAO 1980. Gi Ressource Genetique d'Essence Arborées des zones Arides et semis-Aride
- FAO 2000. Forest Resources Assessment. FAO FRA, Roma, Italy
- Farquhar, G.D., J.R. Ehleringer and K.T. Hubick 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology. 40:503-537.
- Farquhar, G.D., M.H. O'Leary and J.A. Berry 1982. On the Relationship between Carbon Isotope Discrimination and the Intercellular Carbon Dioxide Concentration in Leaves. Australian Journal of Plant Physiology. 9:121-37.
- Farquhar, G.D. and R.A. Richards 1984. Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates with Water-use Efficiency of Wheat Genotypes. Australian Journal Plant Physiology. 11:539-52.
- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer and J.A. Berry 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta. 149:78-90.
- Field, C. and H.A. Mooney 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In Givnish T.J., (Ed.) On the Economy of Plant Form and Function, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-55.
- Foley, J.A., M.T. Coe, M. Scheffer and G. Wang 2003. Regime Shifts in the Sahara and Sahel: Interactions between Ecological and Climatic Systems in Northern Africa. Ecosystems. 6:524-539.
- Foroughbakhch, R., R. Peñalozza and H. Stienen 1987. Increasing the productivity in the matorral of northeastern Mexico. Domestication of ten multipurpose tree species. Proc Symp USDA. For Serv. 'Strategies for classification and management of vegetation for food production in arid zones'. Tucson Arizona USA, USDA, For Serv, SW region:90-98.
- Froux, F., R. Huc, M. Ducrey, J.M. Guehl and E. Dreyer 2002. Hydraulic properties, stomatal regulation and water use efficiency in four Mediterranean conifer species (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). In Sciences Forestières. Faculté des Sciences & Techniques, Nancy.
- Gallais, J. 1975. Paysans et pasteurs du Gourma. La condition sahélienne. In CNRS éditions, Paris.
- Gausson, H. and F. Bagnouls 1953. Saison sèche et indice xéothermique. In Université de Toulouse, Faculté des Sciences.
- Giffard, P.L. 1964. Les possibilités de reboisement en *Acacia albida* au Sénégal. Bois et Forêts des Tropiques. 95:21-33.
- Golluscio, R.A. and M. Oesterheld 2007. Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. Oecologia. 154:207-217.
- Granier, A., N. Bréda, P. Biron and S. Villette 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling. 116:269-283.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons, Winchester.
- Grime, J.P. 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties. 2nd edn John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Grouzis, M. and E. Le Floch 2003. Un arbre au désert, *Acacia raddiana*. IRD Editions, Paris., p. 313.
- Guehl, J.M., A.M. Domenach, M. Béreau, T.S. Barigah, H. Casabianca, A. Ferhi and J. Garbaye 1998. Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guiana. A dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). Oecologia. 116:316-330.

- Guehl, J.M., C. Fort and A. Ferhi 1995a. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytologist*. 131:149-157.
- Guehl, J.M., A. Nguyen-Queyrens, D. Loustau and A. Ferhi 1995b. Genetic and environmental determinant of water-use efficiency and carbon isotope discrimination in forest trees. In: *Eurosilva: Contribution to Forest Tree Physiology*. eds. Sandermann H, Bonnet-Masimbert M. INRA Editions Les Colloques. 76:298-321.
- Guehl, J.M., C. Picon, G. Aussenac and P. Gross 1994. Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiology*. 14:707-724.
- Guinet, P. and J. Vassal 1978. Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (Leguminosae). *Kew Bulletin*. 32:509-527.
- Guinko, S. 1989. Étude des paturages de la mare d'oursi, Burkina Faso. *In Rapport FAO, Ouagadougou*.
- Guinko, S. 1990. Rôle des *Acacias* dans le développement rural au Burkina Faso et au Niger, Afrique de l'Ouest
- Haggar, J.P., C.B. Briscoe and R.P. Butterfield 1998. Native species: a resource for the diversification of forestry production in the lowland humid tropics. *Forest Ecology and Management*. 106:195-203.
- Hall, T.B., F. Rosillo-Calle, R.H. Williams and J. Woods 1993. Biomass for energy: supply prospects. in T. B. Hall, H. Kelly, A. K. N. Reddy, and R. H. Williams, (eds.) *Renewable Energy: Sources for Fuels and Electricity*, Island Press, Washington, DC.:593-651.
- Hamblin, A., D. Tennant and M.W. Perry 1991. The cost of stress : Dry matter partitioning changes with seasonal supply of water and nitrogen to dryland wheat. *Plant and Soil*. 122:47-58.
- Hansen, D.H. 1996. Establishment and Persistence Characteristics in Juvenile Leaves and Phyllodes of *Acacia koa* (Leguminosae) in Hawaii. *International Journal of Plant Sciences*. 157:123-128.
- Harper, R.J., A.C. Beck, P. Ritson, M.J. Hill, C.D. Mitchell, D.J. Barrett, K.R.J. Smettem and S.S. Mann 2007. The potential of greenhouse sinks to underwrite improved land management. *Ecological Engineering*. 29:329-341.
- Harper, R.J., K.R.J. Smettem, J.O. Carter and J.F. McGrath 2009. Drought deaths in *Eucalyptus globulus* (Labill.) plantations in relation to soils, geomorphology and climate. *Plant and Soil*. 324:199-207.
- Harwood, C., T. Rinaudo and Adewusi 1999. Développer la production de graines d'acacia d'Australie comestibles pour les populations du Sahel
- Healy, S.P. and R.I. Gara 2003. The effect of a teak (*Tectona grandis*) plantation on the establishment of native species in an abandoned pasture in Costa Rica. *Forest Ecology and Management*. 176:497-507.
- Hiernaux, P. and H.N. Le Houérou 2006 Les parcours du Sahel. *Sécheresse*. 17 (1-2):51-71.
- Houghton, R.A. 1990. The future role of tropical forests in affecting the CO₂ concentration in the atmosphere. *Ambio*. 19: 204-209.
- Hulme, M. 1996. Recent climatic change in the world's drylands. *Geophys Res Lett*. 23:61-64.
- Hunt, R. 1982. Plant growth analysis: Second derivatives and compounded second derivatives of splined plant growth curves. *Annals of Botany*. 50:317-328.
- Hunt, R., D.R. Causton, B. Shipley and P. Askew 2002. A Modern Tool for Classical Plant Growth Analysis. *Annals of Botany*. 90:485-488.
- Jawad, J.T., D.S. Seigler and J.E. Ebinger 2000. A systematic treatment of *Acacia coulteri* (Fabaceae, Mimosoideae) and similar species in the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 87:528-548.
- Jones, E.R., M.H. Wishnie, J. Deago, A. Sautu and A. Cerezo 2004. Facilitating natural regeneration in *Saccharum spontaneum* (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and tree structure on vegetation recruitment patterns. *Forest Ecology and Management*. 191:171-183.
- Keitel, C., M. Adams, T. Holst, A. Matzarakis, H. Mayer, H. Rennenberg and A. Gessler 2003. Carbon and oxygen isotope composition of organic compounds in the phloem sap provides a short-term measure for stomatal conductance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell & Environment*. 26:1157-1168.
- Kershaw, A.P., S. van der Kaars and P.T. Moss 2003. Late Quaternary Milankovitch-scale climatic change and variability and its impact on monsoonal Australasia. *Marine Geology*. 201:81-95.
- Khurana, E. and J.S. Singh 2004. Response of five dry tropical tree seedlings to elevated CO₂ : Impact of seed size and successional status. *New Forests*. 27:139-157.
- Kirongo, B.B. and E.G. Mason 2003. Decline in relative growth rate of 3 juvenile *radiata pine* clones subjected to varying competition levels in Canterbury, New Zealand. *Annals of Forest Science*. 60:585-591.
- Knight, J.D., N.J. Livingston and C. Vankessel 1994. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops grown under wet and dryland conditions. *Plant, Cell and Environment*. 17:173-179.
- Kull, C.A., J. Tassin and H. Rangan 2007. Multifunctional, Scrubby, and Invasive Forests? *Mountain Research and Development*. 27:224-231.

- Kundu, S.K. and P.M.A. Tigerstedt 1999. Variation in net photosynthesis, stomatal characteristics, leaf area and whole-plant phytomass production among ten provenances of neem (*Azadirachta indica*). *Tree Physiology*. 19: 47-52.
- Lambers, H. and H. Poorter 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*. 23:187-261.
- Lauteri, M., A. Pliura, M.C. Monteverdi, E. Brugnoli, F. Villani and G. Eriksson 2004. Genetic variation in carbon isotope discrimination in six European populations of *Castanea sativa* Mill. originating from contrasting localities. *Journal of Evolutionary Biology*. 17:1286-1296.
- Lauteri, M., A. Scartazza, M.C. Guido and E. Brugnoli 1997. Genetic variation in photosynthetic capacity, carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in provenances of *Castanea sativa* adapted to different environment. *Functional Ecology*. 11:675-683.
- Law, B.E., E. Falge, L. Gu, D.D. Baldocchi, P. Bakwin, P. Berbigier, K. Davis, A.J. Dolman, M. Falk, J.D. Fuentes, A. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, D. Hollinger, I.A. Janssens, P. Jarvis, N.O. Jensen, G. Katul, Y. Mahli, G. Matteucci, T. Meyers, R. Monson, W. Munger, W. Oechel, R. Olson, K. Pilegaard, U.P.K. T, H. Thorgeirsson, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson and S. Wofsy 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 113:97-120.
- Le Houérou, H.N. 1980. The Rangelands of the Sahel. *Journal of Range Management*. 33:41-6.
- Le Houérou, H.N. 1993. Changements climatiques et désertification. *Sécheresse*. 4:95-111.
- Le Houérou, H.N. 1997. Climate, flora and fauna changes in the Sahara over the past 500 million years. *Journal of Arid Environments*. 37:619-647.
- Leavitt, S. and S. Danzer 1993. Method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry*. 65:87-89.
- LeBarbé, L. and T. Lebel 1997. Rainfall climatology during the years 1950–1990. *Journal of Hydrology*:43-73.
- Lebel, T. and A. Ali 2009. Recent trends in the Central and Western Sahel rainfall regime (1990–2007). *Journal of Hydrology*. 375:52-64.
- Lebel, T., A. Diedhiou and H. Laurent 2003. Seasonal cycle and interannual variability of the Sahelian rainfall at hydrological scales. *Journal of Geophysical Research*. 108 (D8):1401-1411 (and 8389).
- LeFloc'h, E., M. Neffati, M. Chaieb and C. Floret 1999. Pontanier Rehabilitation Experiment at Menzel Habib, Southern Tunisia. *Arid Soil Research and Rehabilitation*. 13:357-68.
- LeHouérou, H. 1995. Considérations biogéographiques sur les steppes arides du Nord de l'Afrique. *Sécheresse*. 6:167-82.
- Lewington, M.A. and B.R. Maslin 2009. Three new species of *Acacia* (leguminosae: Mimosoideae) from the Kimberley Region, Western Australia. *Nuytsia*. 19:63-75.
- Lewis, G.P., B.D. Schrire, B. Mackinder and M. Lock 2001. *Legumes of the world*. Kew, UK, Royal Botanic Gardens.
- Li, C. 2000. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes. *Physiologia Plantarum*. 108:134-139.
- Livingston, N., R. Guy, Z. Sun and G. Ethier 1999. The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) voss) seedlings. *Plant, Cell & Environment*. 22:281-289.
- Loader, N., I. Robertson, A. Barker, V. Switsur and J. Waterhouse 1997. An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to a-cellulose. *Chemical Geology*. 136:313-317.
- MacFarlane, C., M.A. Adams and D.A. White 2004. Productivity, carbon isotope discrimination and leaf traits of trees of *Eucalyptus globulus* Labill. in relation to water availability. *Plant, Cell and Environment*. 27:1515–1524.
- Mallet, B., F. Besse, D. Gautier, D. Muller, N. Bouba and C. Njiti 2002. *In* Quelles perspectives pour les gommiers en zone de savanes d'Afrique centrale ?
- Marino, B. and M. McElroy 1991. Isotopic composition of atmospheric CO₂ inferred from carbon in C₄ plant cellulose. *Nature*. 349:127-131.
- Maslin, B.R., J.M. Miller and D.S. Seigler 2003. Overview of the generic status of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Australian Systematic Botany*. 16(1):1 -18.
- Matzner, S., K. Rice and J. Richards 2001. Factors affecting the relationship between carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in blue oak (*Quercus douglasii*). *Australian Journal of Plant Physiology*. 28:49-56.
- Mcalpine, C.A., J. Syktus, J.G. Ryan, R.C. Deo, G.M. Mckean, H.A. MCGowan and R. Phinn 2009. A continent under stress: interactions, feedbacks and risks associated with impact of modified land cover on Australia's climate. *Global Change Biology*. 15:2206-2223.
- McCarthy, P.M. 2006. Checklist of the Lichens of Australia and its Island Territories. *In* ([http:// www. anbg. gov. au/ abrs/ lichenlist/ introduction. html](http://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/introduction.html)). Australian Biological Resources Study, Canberra.

- Miller, J.M., R.J. Williams and G.D. Farquhar 2001. Carbon isotope discrimination by a sequence of *Eucalyptus* species along a subcontinental rainfall gradient in Australia. *Functional Ecology*. 15:222-232.
- Moffett, A.A. 1956. Genetical studies in *Acacias*. I. The estimation of natural crossing black wattle heredity. 10:57-67.
- Monclus, R., E. Dreyer, F.M. Delmotte, M. Villar, D. Delay, E. Boudouresque, J.M. Petit, N. Marron, C. Bréchet and F. Brignolas 2005. Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* × *P. nigra* clones. *New Phytologist*. 167:53-62.
- Monclus, R., E. Dreyer, M. Villar, F.M. Delmotte, D. Delay, J.M. Petit, C. Barbaroux, D. Le Thiec, C. Bréchet and F. Brignolas 2006. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra*. *New Phytologist*. 169:765-777.
- Mpelasoka, F., K. Hennessy, R. Jones and B. Bates 2008. Comparison of suitable drought indices for climate change impacts assessment over Australia towards resource management. *International Journal of Climatology*. 28:1283-1292.
- National Land and Water Resources Audit 2001. Dryland Salinity in Australia. A summary of the National Land and Water Resources Audit's Australian Dryland Salinity Assessment 2000. National Land and Water Resources Audit, Canberra
- Nicholas, A.M.M., D.C. Franklin and D.M.J.S. Bowman 2009. Coexistence of shrubs and grass in a semi-arid landscape: A case study of mulga (*Acacia aneura*, Mimosaceae) shrublands embedded in fire-prone spinifex (*Triodia pungens*, Poaceae) hummock grasslands. *Australian Journal of Botany*. 57:396-405.
- Nicholson, S.D. 1979. Revised rainfall series for the West African subtropics. *Monthly Weather Review*. 107:620-623.
- O'Leary, M.H. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*. 20:553-567.
- Olbrich, B., D. Le Roux, A. Poulter, W. Bond and W. Stock 1993. Variation in water use efficiency and ¹³C level in *Eucalyptus grandis* clones. *Journal of Hydrology*. 150:615-633.
- Orchard, A.E. 1999. Introduction. In A. E. Orchard, ed. *Flora of Australia*. ABRIS/CSIRO. 1:1-9.
- Otieno, D.O., I.J. Kinyamario and T.O. Omenda 2001. Growth feature of *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* seedlings and their response to cyclic soil drought stress. *Ecology*. 39:126-132.
- Pearce, D.W., S. Millard, D.F. Bray and S.B. Rood 2006. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*. 26:211-218.
- Pedley, L. 1978. A revision of *Acacia* Mill. In Queensland. *Austrobaileya*. 1:75-234.
- Pedley, L. 1986. Derivation and dispersal of *Acacia* (Leguminosae), with particular reference to Australia, and the recognition of *Senegalia* and *Racosperma*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 92:219-254.
- Peng, S.L., J. Liu and H.F. Lu 2005. Characteristics and role of *acacia auriculiformis* on vegetation restoration in lower subtropics of China. *Journal of Tropical Forest Science*. 17:508-525.
- Picon, C., J.M. Guehl and A. Ferhi 1996. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment*. 19:182-190.
- Polhill, R.M., P.H. Raven and C.H. Stirton 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In P H Advances in legume systematics, part 1 Eds. R.M. Polhill and P.H. Raven. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp. 1-26.
- Ponton, S., J.L. Dupouey, N. Breda and E. Dreyer 2002. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype × environment interactions. *Tree Physiology*. 22:413-422.
- Ponton, S., J.L. Dupouey, N. Breda, F. Feuillat, C. Bodenes and E. Dreyer 2001. Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Plant, Cell and Environment*. 24:861-868.
- Poorter, H. and C. Remkes 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 species differing in relative growth rate. *Oecologia*. 83:553-559.
- Power, S., T. Casey, C. Folland, A. Colman and V. Mehta 1999. Inter-decadal modulation of the impact of ENSO on Australia. *Climate Dynamics*. 15:319-324.
- Prajapati, M.C., B. Verma, S.P. Mittal, K.T.N. Nambiar and B.S. Thippannavar 1971. Effet of lateral development of *Prosopis juliflora* DC. root on agricultural crops. *Myforest*. 20:186-193.
- Raunet 2005. Semis sous couvert végétal et changement climatique. CIRAD, p. 24.
- Reichl, P.B., M.B. Walters and D.S. Ellsworth 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Ecology*. 94:13730-13734.
- Reij 2005. Rapport Etude pilote au Niger sur les investissements en Conservation des Eaux et du Sol.
- Ren, H., Z.A. Li, W.J. Shen, Z.Y. Yu, S.L. Peng, C.H. Liao, M.M. Ding and J.G. Wu 2007. Changes in biodiversity and ecosystem function during the restoration of a tropical forest in south China. *Science in China Series C: Life Sciences*. 50:277-284.

- Reyer, C., M. Guericke and P.L. Ibsch 2009. Climate change mitigation via afforestation, reforestation and deforestation avoidance: and what about adaptation to environmental change? *New Forests*. 38:15-34.
- Richards, R.A., G.J. Rebetzke, A.G. Condon and A.F. van Herwaarden 2002. Breeding Opportunities for Increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals. *Crop Science*. 42:111-121.
- Ripullone, F., M. Lauteri, G. Grassi, M. Amato and M. Borghetti 2004. Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus × euroamericana*; a comparison of three approaches to determine water-use efficiency. *Tree Physiology*. 24:671-679.
- Roeske, C.A. and M.H. O'Leary 1984. Carbon isotope effects on the enzyme-catalyzed carboxylation of ribulose biphosphate. *Biochemistry*. 23:6275-6284.
- Ross, J.H. 1973. Towards a classification of the African acacias. *Bothalia*. 11 (1 and 2):107-13.
- Roupsard, O., D. Depommier, A. Ferhi, B. Mallet, A. Granier, H.I. Joly, F. Pallo and E. Dreyer 1998a. Fonctionnement hydrique et profondeur de prélèvement de l'eau de *Faidherbia albida* dans un parc agroforestier soudanien. *In Orstom-Isra*.
- Roupsard, O., A. Ferhi, A. Granier, F. Pallo, D. Depommier, B. Mallet, H.I. Joly and E. Dreyer 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese west Africa. *Functional Ecology*. 13:460-472.
- Roupsard, O., H.I. Joly and E. Dreyer 1998b. Variability of initial growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in seedlings of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., a multipurpose tree of semi-arid Africa. Provenance and drought effects. *Annals of Forest Science*. 55:329-348.
- Roussel, M., E. Dreyer, P. Montpied, G. Le-Provost, J.M. Guehl and O. Brendel 2009a. The diversity of ¹³C isotope discrimination in a *Quercus robur* 5 full-sib family is associated with differences in intrinsic water use efficiency, transpiration efficiency, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*:1-13.
- Roussel, M., D. LeThiec, P. Montpied, N. Ningre, J.M. Guehl and O. Brendel 2009b. Diversity of water use efficiency among *Quercus robur* genotypes: contribution of related leaf traits. *Annals of Forest Science*. 66:4.
- Ryan, G.M. 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*. 1:157-167.
- Sarniguet, J., V. Bruzon and A. Makhlof 1995. Le développement des zones de parcours. Contribution à la stratégie nationale des parcours. Annexe III : Tunisie, pp 1-161. Une stratégie pour le développement des parcours en zones arides et semiarides. Document de la banque Mondiale, Rapport N° 14927 MNA.
- Saurer, M., R. Siegwolf and F. Schweingruber 2004. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*. 10:2109-2120.
- Schulze, E.D., N.C. Turner, D. Nicolle and J. Schumacher 2006. Leaf and wood carbon isotope ratios, specific leaf areas and wood growth of *Eucalyptus* species across a rainfall gradient in Australia. *Tree Physiology*. 26:479-492.
- Seibt, U., A. Rajabi, H. Griffiths and J.A. Berry 2008. Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. *Oecologia*. 155:441-454.
- Sherry, S.P. 1971. The Black Wattle (*Acacia mearnsii* De Wild.). (Uni. Of natal Press: Natal).
- Shipley, B. 2006. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology*. 20:565-574.
- Sun, Z.J., N.J. Livingston, R.D. Guy and G.J. Ethier 1996. Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant, Cell & Environment*. 19:887-894.
- Tardieu, F. 2005. Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus Geoscience*. 337:57-67.
- Thrall, P.H., D. Millsom, A.C. Jeavons, M. Waayers, G.R. Harvey, D.J. Bagnall and J. Brockwell 2005. Studies on land restoration: seed inoculation with effective root-nodule bacteria enhances the establishment, survival and growth of *Acacia* species. *In Journal of Applied Ecology*.
- TROFCCA 2006. Desertification, changement climatique et forêts dans le Sahel.
- Ullman, I. 1989. Stomatal conductance and transpiration of *Acacia* under field conditions: similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees, Structure and Function*. 3:45-56.
- USAID and CILSS 2002. Investing in tomorrow's forests: toward an action agenda for revitalizing forestry in West Africa., p. 35.
- Valentini, R., T. Anfodillo and J.R. Ehleringer 1994. Water sources and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of selected tree species of the Italian Alps. *Canadian Journal of Forest Research*. 24(8):1575-1578.
- Van Den Boogaard, R., D. Alewinjnse, E.J. Veneklaas and H. Lambers 1997. Growth and water-use efficiency of 10 *Triticum aestivum* cultivars at different availability in relation to allocation of biomass. *Plant, Cell and Environment*. 20:200-210.

- Vandenbeldt, R.J. 1991. Rooting systems of western and southern African *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Syn. *Acacia albida* Del.) - a comparative analysis with biogeographic implications. *Agroforestry Systems*. 14:233-244.
- Vassal, J. 1972. Apport des recherches ontogéniques et seminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*. 108:105-247.
- von Caemmerer, S. and J.R. Evans 1991. Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C₃ plants. *Australian Journal of Plant Physiology*. 18:287-305.
- Warren, C.R. and M.A. Adams 2006. Internal conductance does not scale with photosynthetic capacity: implications for carbon isotope discrimination and the economics of water and nitrogen use in photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*. 29:192-201.
- Warren, C.R., J.F. McGrath and M.A. Adams 2001. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia*. 127:476-486.
- Whan, B.R., G.P. Carton, K.H.M. Siddique, K.L. Regan, N.C. Turner and W.K. Anderson 1993. Integration of breeding and physiology : Lessons from a water-limited environment. In *International Crop Science I* (eds D. R. Buxton *et al*), Crop Science Society of America, Madison:607-614.
- White, W.B., G. Mckean and J. Syktus 2003. Australian drought : The interference of multi-spectral global standing modes and travelling waves. *International Journal of Climatology*. 23:631-662.
- Wickens, G.E. 1996. Rôle des acacias dans l'économie rurale des régions sèches d'Afrique et du Proche-Orient.
- Willmer, C.M. 1983. Stomata. In Longman Inc., New York.
- Wishnie, M.H., D.H. Dent, E. Mariscal, J. Deago, N. Cedeno, D. Ibarra, R. Condit and P.M.S. Ashton 2007. Initial performance and reforestation potential of 24 tropical tree species planted across a precipitation gradient in the Republic of Panama. *Forest Ecology and Management*. 243:39-49.
- Yang, L., N. Liu, H. Ren and J. Wang 2009. Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*. 257:1786-1793.

Titre : Diversité interspécifique de l'efficacité d'utilisation de l'eau des acacias sahéliens et australiens.

Résumé :

Le principal objectif de ce travail était de déterminer l'efficacité d'utilisation de l'eau (**WUE**) de diverses espèces d'acacias d'origine Australienne et Sahélienne par la discrimination isotopique au niveau de la feuille ($\Delta^{13}\text{C}_f$) et par différentes techniques de mesure. Les acacias ont montré une forte variabilité interspécifique de $\Delta^{13}\text{C}_f$. Cette variabilité a été confirmée par les mesures directes d'échanges gazeux au niveau des feuilles (efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau, **W_i**) et par des mesures effectuées au niveau de la plante entière (efficacité de transpiration, **TE**). Une forte variabilité interspécifique des traits foliaires (densité stomatique **DS**, proportion d'azote dans les feuilles %N, surface massique **SLA**, assimilation nette du CO₂ à la saturation **A_{sat}**, conductance stomatique en vapeur d'eau à la saturation **g_{ssat}**) et de la croissance (ratio biomasse racinaire sur biomasse aérienne **R/S**) a également été constatée entre les espèces. **WUE** était pratiquement contrôlée par **g_{ssat}**. L'hypothèse selon laquelle les espèces se développant dans les zones arides présenteraient une **WUE** plus élevée n'a pas été vérifiée. Au contraire, les espèces des zones semi-humides ont présenté une **WUE** plus élevée que celles de zones semi-arides et arides.

Mots clés : Acacias ; efficacité d'utilisation de l'eau ; discrimination isotopique ; variabilité interspécifique ; échange gazeux ; gradient d'aridité ; trait foliaire.

Title: Inter-specific diversity of water use efficiency among sahelian and australian acacias.

Abstract :

The main objective of this work was to compare water use efficiency (**WUE**) among various Australian and Sahelian acacia species using isotope discrimination at leaf level ($\Delta^{13}\text{C}_f$) and various methods of measurement. *Acacia* species exhibited a large inter-specific variability of $\Delta^{13}\text{C}_f$. This variability was confirmed by direct leaf gas exchange measurements (intrinsic water use efficiency, **W_i**) and by measurement at the whole plant level (transpiration efficiency, **TE**). A large interspecific variability of leaf traits (stomatal density **DS**, leaf nitrogen concentration %N, specific leaf area **SLA**, net CO₂ assimilation of the saturation **A_{sat}**, stomatal conductance for water vapor of the saturation **g_{ssat}**) and growth characteristics (root shoot biomass ratio **R/S**) has also been reported. **WUE** was controlled for **g_{ssat}**. The hypothesis that the species from arid areas exhibit higher **WUE** was not confirmed. In contrast, the species from semi-wet area exhibited a higher **WUE** than those from semi-arid and arid zones.

Key-words: Acacias ; water use efficiency ; isotope discrimination ; interspecific variability ; gas exchange ; aridity gradient ; leaf trait.