



Étude du potentiel de stock de carbone d'espèces agroforestières et de leurs traits fonctionnels en lien avec les systèmes d'utilisation des terres au Sénégal

Thèse

Diatta Marone

Doctorat en sciences forestières

Philosophiae doctor (Ph.D.)

Québec, Canada

© Diatta Marone, 2015

Résumé

En Afrique, les technologies agroforestières jouent un rôle socio-économique majeur, mais leur potentiel à contribuer aux stocks de carbone, ainsi que celui de leurs espèces ligneuses est encore peu connu. De même, la réponse de leurs espèces ligneuses aux changements de l'environnement n'est pas documentée. Nous avons mesuré le stock de carbone de cinq espèces ligneuses locales (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida* et *Neocarya macrophylla*) et le stock sol-plante de trois technologies agroforestières (jachère, parc arboré et parcours naturel) selon trois textures contrastantes de sol (argileux, sableux et sablo-limoneux). Nous avons évalué le profil de développement racinaire (RDD) et la longueur spécifique racinaire (SRL) des espèces sous ces mêmes conditions. La variation intraspécifique des traits foliaires (surface spécifique foliaire (SLA); contenu en matière sèche (LDMC); contenu en carbone et en azote (LCC, LNC)); SRL; contenu en carbone et en azote des racines (RCC; RNC)) a été étudiée selon la texture du sol et les trois saisons : saison des pluies (SP), saison sèche chaude (SSC), saison sèche fraîche (SSF).

Le carbone de la biomasse a été plus élevé dans les sols sableux, tandis que les sols argileux ont présenté les plus importants stocks de carbone du sol. Le carbone du système sol-plante a été plus élevé dans les jachères. La RDD n'a pas varié entre texture de sol et entre technologie agroforestière et un maximum de biomasse a été observé entre 40 et 60 cm de profondeur. La SRL a été plus élevée dans les parcs arborés, les parcours naturels, les sols sableux, plus pauvres en matière organique et la SSC, période la plus stressante. Les sempervirentes ont montré en général une plus grande variabilité des traits en réponse au sol et aux saisons. La variabilité intraspécifique de la SLA a été plus élevée en SSC, tandis que l'inverse a été observé pour la SRL. Pendant la SP, une corrélation positive a été notée entre SLA et SRL.

Des jachères de courtes durées enrichies de sempervirentes et de décidues fixatrices d'azote contribueraient à accroître le stock de carbone des terres dégradées des Niayes.

Abstract

In Africa, agroforestry technologies play a major socio-economic role, but their potential and that of the principal woody species to contribute to carbon stocks is still poorly understood. As well, the potential of these species to respond to a changing environment is poorly documented. We measured the carbon stock of five local tree species (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida* and *Neocarya macrophylla*) and soil-plant carbon storage associated with three agroforestry technologies (fallow, park land, and rangeland) in three contrasting soil textures (clay, sandy and sandy loam). We evaluated the root depth distribution profile (RDD) and the specific root length (SRL) of these species under these conditions. Intraspecific variation in leaf traits (specific leaf area (SLA); leaf dry matter content (LDMC); leaf carbon and nitrogen content (LCC LNC); SRL, root carbon and nitrogen content (RCC, RNC)) of these species was also investigated in three soil textures and over three seasons: rainy season (SP), hot dry season (SSC), and cool dry season (SSF).

The carbon stored in biomass was higher in sandy soils, while clay soil showed the highest soil carbon stocks. Carbon stored in the soil-plant system was highest in fallow, compared to park land and to rangeland. The RDD did not change with either soil texture or agroforestry technology, and a maximum of root biomass was consistently observed between 40 and 60 cm deep. The SRL was higher in park lands, rangelands and sandy soils, with low soil organic matter, and in the SSC, the most stressful season. Evergreen species generally showed greater variability of traits in response to soil texture and season. Intraspecific variability of SLA was higher in SSC, while the opposite was observed for the SRL. During the SP, a positive correlation was noted between SLA and SRL.

Short periods of fallow enriched by evergreen and deciduous nitrogen fixing species would contribute to increase the carbon stocks of degraded lands in these study sites.

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	xi
Liste des figures.....	xiii
Dédicaces.....	xv
Remerciements.....	xvii
Avant-propos.....	xix
Chapitre I. Introduction générale.....	1
1.1. Contexte de l'étude.....	1
1.2. Revue bibliographique.....	3
1.2.1. Présentation du pays et de la zone de l'étude.....	3
1.2.2. Contexte des changements globaux.....	7
1.2.3. Le potentiel de stockage du carbone dans les systèmes agroforestiers.....	10
1.2.4. Le stockage du carbone et les traits fonctionnels des plantes.....	13
1.2.5. La variabilité intra-spécifique des traits fonctionnels.....	16
1.3. Objectifs et hypothèses.....	18
Chapitre II. Article I : Stock de carbone de cinq espèces agroforestières en fonction de trois technologies agroforestières et de trois textures de sol dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal.....	21
Résumé.....	21
Introduction.....	22
1. Matériel et méthode.....	24
1.1. Le site de l'étude.....	24
1.2. Les technologies agroforestières et les espèces agroforestières étudiées.....	25
1.3. Le choix des sites, des producteurs et des technologies agroforestières.....	27
1.4. L'âge des technologies et des espèces agroforestières.....	28
1.5. Le dispositif expérimental.....	28
1.6. Estimation du carbone stocké dans la biomasse.....	30
1.7. Détermination du carbone organique du sol.....	33
1.8. L'analyse des données.....	34
2. Résultats.....	35
2.1. Le carbone stocké dans la biomasse.....	35
2.2. Le carbone stocké dans le sol.....	37
2.3. Le carbone total stocké dans le système sol-plante.....	38
3. Discussion.....	40
3.1. Le carbone stocké dans la biomasse ligneuse.....	40
3.2. Le carbone stocké dans le sol.....	43
3.3. Le carbone total (sol + plante) dans les trois sites de l'étude.....	45

4. Conclusion	48
Chapitre III. Étude de la distribution en profondeur des racines fines (RDD) de cinq espèces agroforestières en fonction de trois textures de sol et de trois technologies agroforestières dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal	51
Résumé	51
Introduction	53
1. Méthodologie	57
1.1. La zone de l'étude	57
1.2. La collecte des données	57
1.3. L'analyse des résultats	59
2. Résultats	60
2.1. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces agroforestières suivant la profondeur du sol dans les trois sites de l'étude	60
2.2. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces ligneuses en fonction de la texture de sol et de sa profondeur	62
2.3. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces ligneuses en fonction de la technologie agroforestière et de la profondeur du sol	63
2.4. La biomasse des racines vivantes et mortes suivant la texture de sol, l'espèce ligneuse et la profondeur du sol dans les trois sites de l'étude	65
3. Discussion des résultats	66
3.1. La distribution de la biomasse racinaire des différentes espèces ligneuses suivant la profondeur du sol	66
3.2. La distribution en profondeur de la biomasse racinaire des espèces ligneuses en fonction de la texture de sol	69
3.3. La distribution en profondeur de la biomasse racinaire des espèces ligneuses en fonction de la technologie agroforestière	70
3.4. La distribution de la biomasse racinaire morte suivant la profondeur du sol	71
3.5. La distribution des racines et stockage du carbone dans le profil du sol	72
4. Conclusion	74
Chapitre IV : La longueur spécifique des racines (SRL) fines de cinq espèces agroforestières en fonction des saisons, des technologies agroforestières et de la texture du sol dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal	77
Résumé	77
Introduction	78
1. Méthodologie	81
1.1. La zone de l'étude	81
1.2. La collecte des données	81
1.3. Analyse des données	82
2. Résultats	83
La SRL des cinq espèces locales à travers la texture du sol, la technologie et la saison dans les trois sites	83

3. Discussion.....	87
4. Conclusion.....	91
Chapitre V : Variation intraspécifique de traits foliaires et racinaires de cinq espèces agroforestières suivant trois saisons et trois textures de sol dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal.....	
Niayes au Sénégal.....	93
Résumé.....	93
Introduction.....	94
1. Méthodologie.....	98
1.1. La zone de l'étude.....	98
1.2. La collecte des données.....	98
1.3. Le prélèvement des feuilles et les mesures effectuées.....	99
1.4. L'échantillonnage des racines et les mesures effectués.....	100
1.5. Analyse des données.....	101
2. Résultats.....	103
2.1. Variation intraspécifique (CV) de la SLA, du LDMC, du LCC et du LNC des cinq espèces agroforestières à travers trois saisons (SP, SSC et SSF) dans la zone des Niayes.....	103
2.2. Variation (CV) de la SRL, RCC et RNC de cinq espèces agroforestières en saison des pluies et en saison sèche chaude dans la zone des Niayes.....	106
2.3. L'effet du sol sur la variation des traits foliaires et racinaires de chaque espèce dans les trois sites de l'étude.....	109
2.4. Étude des corrélations entre les différents traits en saison de pluie.....	109
3. Discussion.....	111
3.1. Variation des traits foliaires et des traits racinaires durant les trois saisons.....	111
3.2. Variation des traits foliaires et racinaires selon les essences.....	112
3.3. L'effet du sol sur la variation des traits foliaires et racinaires de chaque espèce.....	116
3.4. Liens entre les différents traits.....	117
Références.....	131
Annexes.....	157

Liste des tableaux

Tableau 1.1 : Caractéristiques des cinq espèces agroforestières étudiées	6
Tableau 2.1 : Caractéristiques des trois technologies agroforestières étudiées	25
Tableau 2.2 : Moyennes des diamètres à hauteur de poitrine (DHP) et des hauteurs totales (Ht) des cinq espèces étudiées dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$). Les valeurs entre parenthèses indiquent les erreurs standards.	26
Tableau 2.3 : Caractéristiques des trois sites de l'étude	27
Tableau 2.4 : Diamètre à hauteur de poitrine (DHP), hauteur totale et densité (nombre d'arbres / ha) moyennes des espèces ligneuses dans les trois technologies agroforestières de chaque site. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour le DHP, la hauteur et la densité (les chiffres entre parenthèses indiquent les erreurs standards)	29
Tableau 2.5 : Les méthodes de mesures généralement utilisées pour estimer la quantité de carbone de la biomasse (aérienne + souterraine) et du sol (adapté de Hairiah et <i>al.</i> , 2010).....	30
Tableau 2.6 : Récapitulatif des équations allométriques individuelles et généralisées développées pour le Sénégal (adapté de Henry et <i>al.</i> , 2011).....	32

Liste des figures

Figure 1.1 : Localisation de la zone des Niayes au Sénégal (Source : PDMAS, 2010)	4
Figure 2.1 : Localisation de la zone et des sites de l'étude (adaptée de Wageningen University copyright du 10 juin 2010)	24
Figure 2.2 : Influence de l'interaction entre la technologie et l'espèce sur la quantité de carbone stockée dans la biomasse aérienne et épigée dans les sites de Gabar, Ndiayene et Wakhal diam. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les espèces à l'intérieur de chaque technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour la même espèce.	36
Figure 2.3 : Influence de l'interaction entre la texture du sol et l'espèce sur la quantité de carbone stockée dans la biomasse aérienne et épigée dans les sites de Gabar, Ndiayene et Wakhal diam. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les espèces à l'intérieur de chaque texture du sol. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre types de sol pour la même espèce.....	37
Figure 2.4 : Influence de l'interaction entre la technologie et la texture du sol sur la quantité de carbone stockée dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les types de sol à l'intérieur de chaque technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour la même texture du sol. .	38
Figure 2.5. : Tendence de la quantité totale de carbone (sol+plante) stockée dans les technologies agroforestières. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre sol et plante à l'intérieur de chaque technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour le carbone total (sol+plante) stocké.	39
Figure 3.1 : Patron de la RDD jusqu'à 100 cm de profondeur du sol de cinq espèces ligneuses (<i>A. raddiana</i> , <i>B. aegyptiaca</i> , <i>E. balsamifera</i> , <i>F. albida</i> , <i>N. macrophylla</i>) dans les trois sites de l'étude (Gabar, Ndiayène, Wakhal diam). Les lettres minuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les espèces sur une même profondeur de sol.	61
Figure 3.2 : Biomasse racinaire totale par espèce ligneuse sur les 100 cm de profondeur du sol dans les trois sites de l'étude (Gabar, Ndiayène, Wakhal diam). Les moyennes affectées de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de probabilité de 0,05 (Test du LSD).	62
Figure 3.3. : Influence de la texture du sol (texture) et la profondeur du sol sur la biomasse racinaire. Des lettres minuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les profondeurs pour une même texture du sol. Des lettres majuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les types de sol pour une même profondeur de sol.	63

Figure 3.4.: Influence de la technologie sur la biomasse racinaire, selon la profondeur du sol. Des lettres minuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les profondeurs pour une même technologie. Des les majuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les technologies pour une même profondeur de sol.....	64
Figure 4.1 : Interaction entre espèce et texture du sol sur la SRL des cinq espèces locales dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les SRL des cinq espèces à l'intérieur d'une texture du sol ($p < 0.05$). Des lettres majuscules indiquent des différences significatives entre les SRL d'une espèce à travers les trois types de sol ($p < 0.05$)	84
Figure 4.2 : Interaction entre espèce et technologie sur la SRL des cinq espèces locales dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les SRL des cinq espèces à l'intérieur d'une technologie ($p < 0.05$). Des lettres majuscules indiquent des différences significatives entre les SRL d'une espèce à travers les trois technologies ($p < 0.05$).	85
Figure 4.3 : LA SRL des cinq espèces en saison sèche chaude (SSC) et en saison des pluies (SP). Interaction entre espèce et saison sur la SRL des cinq espèces locales dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les SRL des cinq espèces à l'intérieur d'une saison ($p < 0.05$). Des lettres majuscules indiquent des différences significatives entre les SRL d'une espèce à travers les deux saisons ($p < 0.05$).	86
Figure 5.1 : Variation (CV) de la SLA des cinq espèces ligneuses selon les trois saisons (SP, SSC, SSF) de la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces à l'intérieur d'une saison ($p = 0.05$). Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives les saisons pour la même espèce ($p \leq 0,05$).	104
Figure 5.2 : Variation (CV) du LDMC des cinq espèces ligneuses dans la zone des Niayes, toutes saisons confondues. Les lettres minuscules indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$).	105
Figure 5.3. : Variation (CV) du LCC et du LNC de quatre espèces ligneuses en saison des pluies dans la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$).	105
Figure 5.4 : Variation (CV) de la SRL de cinq espèces ligneuses selon la SP et la SSC de la zone des Niaye. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces à l'intérieur d'une saison ($p \leq 0,05$). Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives entre pour la même espèce ($p = 0,05$).	107
Figure 5.5 : Variation (CV) du RCC et du RNC de cinq espèces ligneuses en saison des pluies (SP) dans la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$).	108
Figure 6.1 : Effets d'une bonne pratique culturale sur la fertilité des sols.....	127
Figure 6.2 : Effets d'une mauvaise pratique culturale sur la fertilité des sols	127

Dédicaces

Commençons d'abord par rendre Grâce à DIEU, LE CLEMENT, LUI QUI FAIT MISERICORDE, LE MISERICORDIEUX,

Ensuite dédions cette thèse:

A mon père et à ma mère,

A mon fils Cheikh Mouhamadou Marone et à son homonyme Cheikh Lo,

A ma très chère épouse Bineta Ndiaye Marone,

A tous mes frères et sœurs, neveux et nièces, à tous mes parents,

A mon cher frère Alioune Mbodj pour son estime, ses conseils et encouragements.

Remerciements

Mes sincères remerciements aux Professeurs Alison Munson et Alain Olivier, respectivement directrice et codirecteur de cette thèse, à qui je prie de trouver ici l'expression de ma plus sincère gratitude. Vous dire que vos conseils, votre disponibilité et votre rigueur scientifique m'ont permis d'accéder à ce stade aujourd'hui, soyez-en vivement remerciés.

Mes travaux de recherche ont été réalisés grâce aux soutiens du Centre de recherches pour le développement international du Canada (CRDI), de l'Institut sénégalais de recherches agricoles (ISRA) à travers le projet FUNCiTREE et le projet West Africa Agricultural Productivity Program (WAAPP), du projet des villages du millénaire (PVM) de Louga; que ces différentes structures trouvent à travers ces lignes l'expression de ma plus haute reconnaissance.

Toute ma reconnaissance aux membres de mon comité de thèse pour leur disponibilité, leurs conseils et leurs critiques constructives qui m'ont permis d'avancer dans mon travail; il s'agit de : Drs Catherine Roumet, Samba Arouna Ndiaye Samba et Suzanne Allaire. Je suis très reconnaissant envers Gaetan Daigle, consultant statistique à l'Université Laval, pour son précieux appui aux traitements statistiques des données, et envers Vincent Poirier et Andréane Lavoie pour les multiples appuis et conseils.

A travers le CRA / Saint-Louis, je voudrais remercier les autorités de l'ISRA d'avoir bien autorisé et soutenu ma formation. Que Drs Macoumba Diouf, Tahib Diouf, anciens DG de l'ISRA et Drs Alioune Fall, actuel DG de l'ISRA, et El Hadji Traoré, Directeur scientifique de l'ISRA, Messieurs Yaoude Faye ACP, Alassane Ndiaye SG, Madame Gnima Sané Badji, Moussa Ndoye Contrôleur de Gestion et Dr Ali Ndiaye trouvent ici ma parfaite reconnaissance. Je remercie tous mes collègues de l'ISRA / Saint-Louis : Drs Amadou Abdoulaye Fall, pour avoir fortement soutenu cette thèse, Madiama Cissé, Mamadou Ndiaye Souleymane Diallo et Cheikh SALL pour avoir aidé à la conception du dispositif expérimental, Ramatoulaye Ndiaye pour avoir facilité l'accès au laboratoire. Aux collègues du CERAAS je vous dis Merci pour votre soutien infaillible : Dr Ndiaga Cissé, Messieurs Abdoul Aziz Ngom et Sandéné Diagne.

Une mention spéciale à l'équipe de terrain qui en a bavé lors de l'échantillonnage des racines et des feuilles ainsi que lors du traitement des échantillons au labo; son apport a été très déterminant, je veux principalement nommer : Ousmane Ndiaye, Mamadou Mika Diallo, Samba Cor Diop, Aly Diouf, Yandé Senghor, Galene Seck, Cheikh Ahmadou Bamba Ndiaye, Moussa Sow, Moussa Gueye, et Mama Sy.

Toute ma reconnaissance aux autres collègues du CRA/Saint-Louis qui n'ont cessé de me soutenir par leurs conseils et leurs prières : Mariam Fall, Modou Sène, Alioune Seydi, Dr Mamadou Sall, Ndogo Ba, Mor Faye, Adiarra Diagne, Suzane Yade, Coumba Diagne.

A travers Drs Amadou Niang et Sérigne Tacko Kandji, Messieurs Pape Meissa Diop et Ousmane Ndiaye, je réserve une mention spéciale au Projet des Villages du Millénaire (PVM) de Louga pour m'avoir introduit auprès des producteurs et avoir déployé des moyens afin de faciliter ma collecte de données sur le terrain.

Mes sincères remerciements :

A Sérigne Habibou Mbacké Falilou et à Sérigne Moustapha Diop,

A tonton Chérif Sékou Aïdara et famille,

A tonton Cheikh Sylla, et à l'Adjudant Chef Cheikh Sylla,

A tous ceux qui, de près ou de loin ont contribué à ce travail, j'adresse mes sincères remerciements et ma gratitude.

Un Grand Merci à tous les camarades étudiants, post-doc, professionnels de recherche des laboratoires d'Écologie Forestière et d'Agroforesterie de l'Université Laval : Marie Coyea, Elisabeth Villeneuve, Mustapha Bakry, Alain Brousseau, Rim Khelifa, Vincent Poirier, Andréanne Lavoie, Geneviève Laroche, Kadiatou Malla, Hawa Coulibaly, Fatoumata Seydou Diarra, Célestin Issouf Dembélé, Adama Koné et Mamadou Goudiaby.

Grand Merci également à Clédor Diabone, Aladji Madior Diop et Ndèye Thiab Diouf.

«Avec la grâce de Dieu, à nul autre comparable»

«Vers les sommets par des chemins étroits»

«La gloire ne s'acquiert pas facilement»

Avant-propos

Cette thèse a été dirigée et codirigée respectivement par les professeurs Alison Munson et Alain Olivier.

En étroite collaboration avec mes directeurs de recherche, j'ai joué un rôle de premier plan dans la planification, la mise en place et le suivi du dispositif expérimental en milieu paysan, au Sénégal. J'ai coordonné et participé à toutes les collectes de données sur le terrain ainsi qu'à tous les travaux en laboratoire.

Cette thèse comprend six chapitres. Le premier et le sixième chapitre décrivent respectivement l'introduction générale et la conclusion générale. Les chapitres 2, 3, 4 et 5 ont chacun fait l'objet d'un manuscrit qui a été ou sera soumis pour publication dans une revue scientifique. Pour chacun de ces manuscrits, j'ai identifié les objectifs de recherche, formulé les hypothèses. J'ai œuvré également comme auteur principal en procédant aux analyses numériques, à la présentation des données et à la rédaction des textes. Les co-auteurs de ces manuscrits ont largement contribué à leur réalisation en procédant à leur révision, en plus des conseils et des orientations. Tous mes remerciements à : Alison Munson (Chapitre 2, 3, 4, 5), Alain Olivier (Chapitre, 2, 3, 4), Samba Ndiaye (Chapitre 3, 4), Vincent Poirier (Chapitre 2), Marie Coyea (Chapitre 2), Alain Paquette.

Chapitre I. Introduction générale

1.1. Contexte de l'étude

Au Sénégal, l'agriculture est basée sur un système d'exploitation qui intègre l'arbre dans les finages. Ainsi, l'agroforesterie y est pratiquée depuis des générations (Pélissier, 1966; Pélissier, 1980; Peltier, 1990; Samba, 1997). Les parcs arborés, les jachères, les parcours naturels, les haies vives, et les brise-vent constituent l'essentiel des technologies agroforestières en zone rurale au Sénégal (ISRA-ITA-CIRAD, 2005). Dans plusieurs zones rurales sénégalaises comme la zone des Niayes, les technologies agroforestières sont les seules stratégies employées pour maintenir les arbres dans les parcelles de cultures (Fall *et al.*, 2000 ; Bationo *et al.*, 2012). Leur potentiel d'amélioration des revenus et du cadre de vie des populations explique leur maintien dans les terroirs depuis des générations (Samba, 1997; Boffa, 2000; ISRA-ITA-CIRAD, 2005; Bationo *et al.*, 2012; Duguma, 2013 ; Gaye *et al.*, 2013). Cependant, au Sénégal, la productivité des systèmes d'exploitation agricole, notamment celle des technologies agroforestières, est largement affectée par les changements climatiques et les actions anthropiques (Gaye *et al.*, 2000 ; Touré et Seck, 2005). Dans le Sahel tout comme dans la zone des Niayes au Sénégal, la déforestation, le surpâturage, l'érosion éolienne et hydrique et les feux de brousse ont largement contribué à la vulnérabilité des systèmes agricoles et agroforestiers (Touré et Seck, 2005, Gaye *et al.*, 2000 ; Ndoye *et al.*, 2006 ; AGRHYMET, 2010 ; Faye, 2010 ; Ndiaye *et al.*, 2012 ; FUNCiTREE, 2013). Face à ces enjeux, il est important de comprendre les déterminants qui gouvernent la productivité des technologies agroforestières dans ces zones. Parmi ces déterminants, figurent le potentiel de stock du carbone des espèces agroforestières¹ et des technologies agroforestières ainsi que le comportement de ces espèces face aux changements environnementaux. En Afrique de l'Ouest et plus particulièrement au Sénégal, peu de données existent sur le stock de carbone dans les systèmes forestiers et dans les technologies agroforestières (Woomer *et al.*, 2004a,b; Tschakert *et al.*, 2004; Takimoto *et al.*, 2008) ; et ce manque limite la compréhension de la dynamique du carbone dans

¹ Ici, une espèce agroforestière est une espèce qui, en vertu de son important rôle socio-économique, est attentivement sélectionnée et cultivée en association avec les cultures annuelles (voir aussi Boffa, 2000). Tout ligneux n'est donc pas une espèce agroforestière.

ces technologies ainsi que leur gestion efficiente (Lufafa *et al.*, 2008). En plus, la compréhension du comportement des espèces agroforestières face aux changements environnementaux est rarement abordée en Afrique subsaharienne.

L'étude des traits fonctionnels (voir définition à la section 1.2.4), qui permet de comprendre les différentes fonctions écologiques des espèces végétales, est également très rare en Afrique de l'Ouest.

Compte tenu de l'importance écologique et socio-économique des espèces agroforestières, la connaissance de leur potentiel de stock de carbone ainsi que la compréhension de leur fonction écologique est fondamentale dans un milieu comme celui des Niayes où la dégradation des terres et du couvert végétal précarisent les revenus et les conditions de vie des petits producteurs.

Ce travail de thèse vise d'une part à combler le manque de données sur le stock de carbone des technologies agroforestières au Sénégal et, d'autre part, à utiliser une nouvelle approche basée sur l'étude de traits d'espèces agroforestières afin d'identifier celles qui sont les plus adaptées au milieu et qui contribuent le plus au stock du carbone dans les sols de la zone des Niayes.

1.2. Revue bibliographique

1.2.1. Présentation du pays et de la zone de l'étude

L'étude a été conduite dans la zone des Niayes au Sénégal. Le Sénégal, qui couvre 196 722 km², est un pays sahélien situé dans la partie la plus occidentale du continent africain, entre 12°25' et 16°70' de latitude Nord, et 11°21' et 17°32' de longitude Ouest (Figure 1). La population du Sénégal est passée, de 1960 à 2011, de 3 à 13 millions d'habitants, et 60 % de cette population se trouve en milieu rural (ANSD, 2013). Le taux d'accroissement de la population avoisine 2,69 %, et la densité de la population est de 65 habitants / km² (ANSD, 2013). La dégradation du couvert végétal est reflétée par une diminution de la superficie des forêts qui est passée de 9 millions d'ha en 1990 à 7 millions d'ha en 2005, soit 130 000 ha /an perdus (PNUD-ISE, 2010). L'économie du pays est essentiellement basée sur l'agriculture dont dépend plus de 60 % de la population (DSRP III, 2013).

La zone des Niayes est située le long du littoral sénégalais entre Dakar et Saint-Louis (Figure 1.1). Elle est localisée entre 14° 54' et 15° 54' de latitude Nord et 17° 20' et 16° 60' de longitude Ouest (Faye, 2010). La zone des Niayes s'étend sur une longueur de 181 km avec une largeur variant entre 10 et 30 km (Touré et Seck, 2005). Elle englobe l'ensemble des terres du Diéri aux sols sableux à sablo-argileux et de la Niaye aux sols argileux à argilo-sableux. Les précipitations annuelles varient entre 300 et 500 mm et durent généralement entre 3 et 4 mois, de juillet à octobre (Faye, 2010). La moyenne annuelle de température oscille autour de 30 °C et les températures minimales varient entre 19 et 27 °C (Fall, 1986).

La zone des Niayes occupe une importante place dans la production agricole du Sénégal. En effet, en plus des cultures pluviales qui occupent environ 2/3 de sa superficie exploitable, elle représente la plus importante zone de cultures maraîchères au Sénégal (Ba, 2008) ; son taux d'exploitation agricole (en terme de superficies emblavées), qui est de 65 %, est le taux le plus important au Sénégal après le Bassin arachidier (Khouma, 1998 ; Ba, 2008 ; Touré et *al.*, 2013). Dans la zone des Niayes, à cause de leur importance socio-économique, les technologies agroforestières sont largement intégrées dans les systèmes d'exploitation des terres (Gaye et *al.*, 2013). La capacité des technologies agroforestières à lutter contre l'érosion des sols et à améliorer la fertilité des sols a été reconnue (Young,

1989 ; Young, 1997 ; Lal et Bruce, 1999; Montagnini et Nair, 2004; Shibu, 2009; Nair et al., 2009). De même dans les Niayes, les technologies agroforestières fournissent aux populations des produits comme les fruits, le bois de chauffe, les piquets, le fourrage, et tant d'autres services comme l'ombrage et la pharmacopée (FUNCiTREE, 2013; Gaye et al., 2013). C'est dans ce contexte que trois technologies agroforestières qui se pratiquent sur trois sols de texture différente (sol argileux, sol sablo-limoneux, sol sableux) (voir aussi l'Annexe 2 du chapitre II) de la zone des Niayes ont été ciblées par cette étude. Ces technologies agroforestières sont les plus communément rencontrées dans la zone des Niayes, hormis les haies vives et les brise-vent (Faye, 2010 ; FUNCiTREE, 2013). Il s'agit précisément des jachères, des parcs arborés et des parcours naturels.

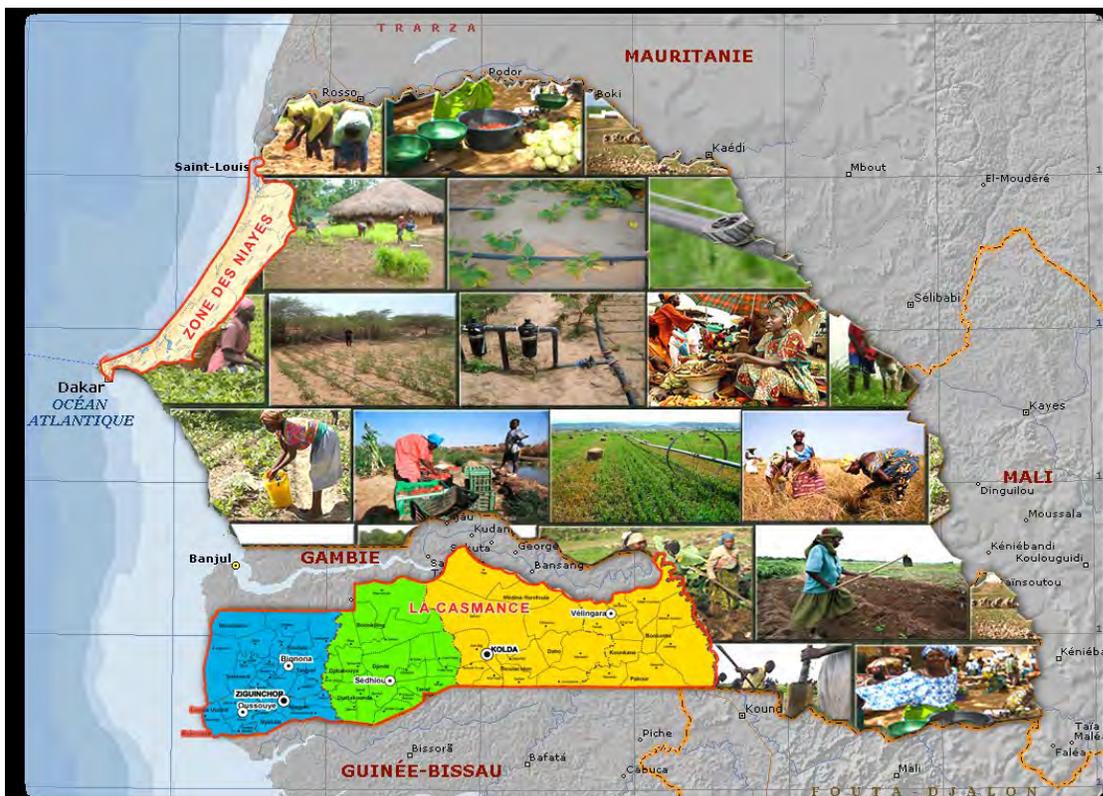


Figure 1.1 : Localisation de la zone des Niayes au Sénégal (Source : PDMAS, 2010)

La jachère est l'état d'une parcelle temporairement laissée au repos (Floret *et al.*, 1993) en vue de restaurer la fertilité du sol. Les ligneux d'une jachère fournissent aux populations des biens et services comme le bois de chauffe et de construction, les fruits, ainsi que du fourrage pour les animaux (Kairé, 1999). La durée de la jachère a été fortement réduite dans plusieurs zones rurales du Sénégal. Elle est en moyenne de six ans dans la zone des

Niayes à cause de l'intensification agricole (Touré et Seck, 2005). Les jachères subissent moins de perturbations contrairement aux parcs arborés régulièrement cultivés et aux parcours naturels régulièrement pâturés.

Les parcs arborés sont définis comme étant des espaces ruraux où des arbres croissent à l'état suffisamment dispersé pour que les cimes ne se touchent pas, et que des cultures annuelles puissent y être conduites en hivernage (Baumer, 1995; Diop *et al.*, 2005). En plus des produits tirés de la récolte des plantes annuelles, les parcs arborés fournissent aux populations divers produits (fruits, feuilles, écorces, bois de chauffe, fourrage) (Bonkougou *et al.*, 1997; von Maydell, 1983; Boffa, 2000; Diop *et al.*, 2005). Les parcs arborés sont le théâtre d'une perturbation majeure caractérisée par une exportation des résidus de récolte et des sarclages et des brûlages, qui ne favorisent pas l'augmentation du taux de matière organique dans le sol (voir Bationo *et al.*, 2012)

Les parcours naturels sont des terres produisant spontanément du fourrage pour l'alimentation des bovins, des ovins et des caprins (Quarro, 2006). Dans un parcours naturel, en plus du fourrage fourni pour l'alimentation du bétail, les ligneux produisent des fruits et du bois qui contribuent à l'amélioration des revenus des populations (Le Houérou, 1989; Carvalho *et al.*, 2001; Harvey, 2001). L'émondage abusif et le surpâturage qui sévissent régulièrement dans les parcours naturels limitent la production de biomasse ligneuse et herbacée (Akpo *et al.*, 1995), ce qui contribue à l'appauvrissement du sol en matière organique.

Plusieurs espèces agroforestières sont élevées dans ces différentes technologies agroforestières. Cependant, cinq parmi elles sont les plus communément observées dans la zone des Niayes (Gaye *et al.*, 2013). Il s'agit de (Tableau 1) : *Acacia raddiana* Savi, *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Euphorbia balsamifera* Ait., *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. et *Neocarya macrophylla* (Sabine) Prance. Dans la zone des Niayes, l'*A. raddiana* et le *N. macrophylla* sont des sempervirentes et les trois autres espèces des décidues. Parmi ces espèces figurent également deux fixatrices d'azote : *A. raddiana* et *F. albida*.

Tableau 1.1 : Caractéristiques des cinq espèces agroforestières étudiées

Espèces	Famille botanique	Type morphologique	Type de port	Répartition géographique	Texture de sol	Pluviométrie (mm)	Source
<i>Acacia raddiana</i>	Mimosaceae	Arbre	Parasol	Soudano-Sahélienne (Afrique et Asie)	S; A; AS; SA	50-1000	1;2;3;4
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Zigophyllaceae	Arbre	Érigé	Soudano-Sahélienne (Afrique et Asie)	S; A; AS; SA	250-1000	1;5;6
<i>Euphorbia balsamifera</i>	Euphorbiaceae	Arbuste	Buissonnant	Sahélienne	S; SA	≤ 300	1;7
<i>Faidherbia albida</i>	Mimosaceae	Arbre	Érigé	Soudano-Sahélienne	S; SA; A; AS	50-1500	1;7
<i>Neocarya macrophylla</i>	Chrysobalanaceae	Arbre	Retombant	Sahélienne	S; SA	200-600	1

A= argileux; AS= argilo-sableux; S= sableux; SA= sablo-argileux. ¹ von Maydell, 1983 ; ²Grouzis et Le Floch, 2003 ; ³ Gueye et Ndoye, 2003 ; ⁴Hannani et Chehema, 2012 ; ⁵Ndoye *et al.*, 2004 ; ⁶Dubey *et al.*, 2011 ; ⁷Roupsard, 1997.

1.2.2. Contexte des changements globaux

Depuis la révolution industrielle du 18^e siècle, les conditions climatiques et les activités anthropiques ne cessent de provoquer d'importants changements dans les écosystèmes terrestres, à travers le monde (Vitousek, 1997; GIEC, 2000; Villeneuve et Richard 2001; Van Bellen *et al.*, 2010). Les activités humaines ont largement contribué à la perturbation du cycle naturel du carbone (Figure 1.2). En effet, l'utilisation des combustibles fossiles, les modifications de l'utilisation des terres, telle que la conversion de boisés en terres agricoles, ont fortement contribué aux émissions de gaz à effet de serre (GES) (Papaud et Poisson, 1985; GIEC, 2000; Foley *et al.* 2005; Zhou *et al.*, 2005; GIEC, 2007; Van Bellen *et al.*, 2010; Houghton, 2013). Les combustibles fossiles et les changements d'utilisation des terres contribuent à hauteur de 70 % des émissions globales de GES (GIEC, 2007), la déforestation et la dégradation des terres contribuent à elles seules pour 30 % des émissions globales (Robinson *et al.*, 2013). Depuis 1750, le taux d'accroissement des GES dans l'atmosphère ne cesse d'augmenter (Papaud et Poisson, 1985) et pourrait conduire à un réchauffement global à un niveau jamais atteint jusqu'ici, ce qui pourrait avoir de graves conséquences pour l'agriculture, les pêches, la foresterie et le développement humain (Brown et Crawford, 2009). Au cours du 20^e siècle, les températures moyennes annuelles ont progressé de 0,5 °C en Afrique et pourraient s'accroître de 2 à 6 °C d'ici 2100 (Hulme *et al.*, 2001; GIEC, 2007; Brown et Crawford, 2009). Les projections scientifiques estiment qu'à cause du réchauffement climatique, des millions de personnes auront à faire face à des manques d'eau et de nourriture, à une exposition accrue aux maladies, à la perte de leurs foyers, de leurs biens et modes de subsistance, et aux migrations forcées (Boka *et al.*, 2007). L'Afrique serait le continent le plus touché par les changements climatiques avec des vagues de sécheresses plus ardues, ce qui accroîtrait l'insécurité alimentaire et humaine (Nicholson, 2001; Tieszen *et al.*, 2004; Ali *et al.*, 2005; Couldrey et Herson, 2008; Gracia, 2008; Allen *et al.*, 2010). Devant le phénomène des changements climatiques qui ne cesse d'inquiéter la communauté internationale, des solutions s'imposent. C'est ainsi que des groupes de réflexion et d'action ont été constitués, et des rencontres internationales organisées afin de proposer des stratégies d'atténuation et d'adaptation aux effets liés aux changements climatiques.

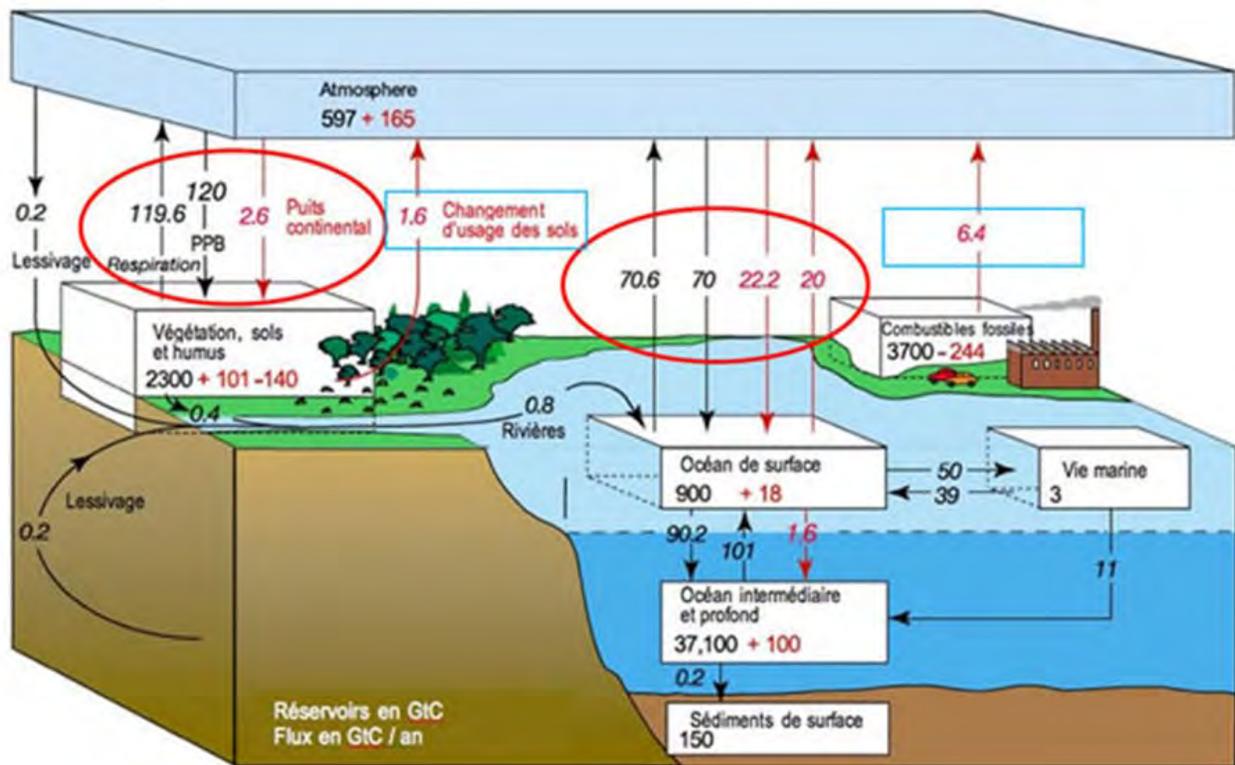


Figure 1.2 : Le cycle global du carbone dans les quatre sphères de la planète (atmosphère, Biosphère, Hydrosphère, Lithosphère) (GIEC, 2007)

Sur cette figure, nous ne considérons que les échanges entre l’atmosphère et la biosphère. Avant la révolution industrielle, les échanges naturels s’effectuaient par des émissions annuelles vers l’atmosphère de 119, 6 Gt C, matérialisés par une flèche noire ascendante (cercle rouge de gauche). Ces émissions proviennent de la respiration des animaux et des végétaux, mais également des micro-organismes, mais elles sont compensées par une absorption (120 Gt C) due à la photosynthèse des espèces végétales (flèche noire descendante, cercle rouge de gauche) (GIEC, 2007; voir aussi Papaud et Poisson, 1984). Avec l’avènement de la révolution industrielle, les actions anthropiques ont occasionné des émissions supplémentaires de CO₂ provenant des changements d’utilisation des terres (flèche rouge ascendante, rectangle de gauche) avec 1,6 Gt C et des combustibles fossiles (flèche rouge ascendante, rectangle de droite) avec 6,4 Gt C (GIEC, 2007; voir aussi Papaud et Poisson, 1984). Ces émissions vont occasionner une plus grande concentration de CO₂ dans l’atmosphère avec pour la flore, une productivité accrue et une absorption supplémentaire de 2,6 Gt C (flèche descendante rouge, cercle rouge de gauche) (GIEC, 2007).

Depuis la conférence sur l'environnement du 16 juin 1972 à Stockholm, la communauté internationale ne cesse de donner du poids au réchauffement climatique, et cela s'est traduit par l'élaboration de la Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CCNUCC) en mai 1992, et la tenue du sommet de la Terre à Rio de Janeiro au Brésil en juin 1992. La CCNUCC, ratifiée par 170 États et entrée en vigueur le 21 mars 1994, avait pour objectif, selon le GIEC (2007), de « stabiliser les concentrations de gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère à un niveau qui empêche toute perturbation anthropique dangereuse du système climatique». Afin de donner plus de pouvoir à la Convention Cadre des Nations Unies sur les Changements Climatiques (CNUCC), la communauté internationale a mis sur pied le Protocole de Kyoto, qui a été ratifié par plusieurs pays et mis en œuvre le 16 février 2005 (CCNUCC, 2005). Pour contribuer significativement à la diminution de la concentration de GES dans l'atmosphère, le protocole a été doté de trois mécanismes² particuliers de flexibilité, qui sont le mécanisme pour un développement propre (MDP), l'application conjointe et l'échange de droits d'émission (CCNUCC, 2005). Ces mécanismes ont été appuyés par trois options principales : la première option prévoyait l'utilisation d'énergie pauvre en carbone, la seconde, la réduction de la consommation d'énergie domestique, et la troisième, le stockage et la séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres (CCNUCC, 2005). La séquestration du carbone consiste à capturer le CO₂ de l'atmosphère et à le stocker dans des réservoirs pour une longue durée de vie (Jiménez et Lal, 2006; CCNUCC, 2007; Shibu, 2009). Évaluer le stockage et/ou la séquestration de carbone dans un écosystème implique toutefois une meilleure connaissance de ses puits et flux de carbone. Depuis quelques années, de plus en plus de recherches se sont focalisées sur le stockage du carbone dans les systèmes agroforestiers.

² Le MDP a pour objectif de promouvoir le développement durable dans les pays en voie de développement en encourageant les investisseurs publics comme privés à y favoriser le transfert de technologies respectueuses de l'environnement (CCNUCC, 2005).

L'application conjointe vise à permettre aux pays industrialisés de mettre en œuvre des projets qui diminuent les GES ou renforcent leur absorption dans les pays en développement (CCNUCC, 2005).

L'objectif de l'échange de droit d'émission est de permettre aux pays industrialisés d'acquérir auprès d'autres pays industrialisés qui sont parvenus à réduire leur émission, des unités de quantité attribuable (UQAB) (CCNUCC, 2005).

L'afforestation et la reforestation étant reconnues comme des activités pouvant atténuer les changements climatiques (Nair *et al.*, 2009), l'agroforesterie est en effet apparue comme pouvant jouer un rôle important dans le stockage et la séquestration du carbone (Albrecht et Kandji, 2003; Nair et Nair, 2003; Takimoto *et al.*, 2008; Nair *et al.*, 2009; Fang *et al.*, 2010; Kumar et Nair, 2011). L'agroforesterie peut être définie comme étant un système d'utilisation des terres où des espèces ligneuses pérennes sont délibérément cultivées en association avec des cultures annuelles et/ou des animaux en vue d'optimiser les interactions écologiques et économiques des différentes composantes (Nair, 1993).

1.2.3. Le potentiel de stockage du carbone dans les systèmes agroforestiers

En stockant le carbone dans les tissus végétaux et les sols, les systèmes agroforestiers contribuent à la diminution de la concentration des GES dans l'atmosphère (Dixon, 1995; Schoeneberger, 2009). En plus de leur capacité à augmenter le taux de matière organique du sol, d'améliorer la qualité et la fertilité du sol (Young, 1989; Nair, 1993; Rocheleau *et al.*, 1994; Dupraz et Liagre, 2008), les systèmes agroforestiers ont le double avantage de stocker et de séquestrer du carbone tout en permettant de produire des cultures annuelles sous le couvert des arbres (Montagnini et Nair, 2004).

Des études d'estimation du stock de carbone dans les systèmes agroforestiers ont été menées dans plusieurs pays sous des climats et sur des sols variés. Albrecht et Kandji (2003) ont estimé le potentiel de stock de carbone des systèmes agroforestiers entre 12 et 228 Mg C ha⁻¹. Dixon (1995) a estimé qu'en considérant la biomasse aérienne et le sol, un système agroforestier pourrait stocker annuellement, sur 50 ans, entre 1,1 et 2,2 Pg C. Le carbone stocké dans le profil du sol varie suivant le système agroforestier et la zone géographique étudiés. En Indonésie, sous un système de culture cacaoyer / *Gliricidia sepium*, Smiley et Kroschel (2008) ont trouvé 155 Mg C ha⁻¹ sur une profondeur de sol allant de 0 à 100 cm. En Inde, Swamy et Puri (2005) ont trouvé qu'avant exploitation, le carbone stocké dans le sol (0-60 cm de profondeur) d'une parcelle de culture abandonnée était de 26,3 Mg C ha⁻¹. Cinq ans après exploitation, Swamy et Puri (2005) ont trouvé sur la même parcelle 33,7 Mg C ha⁻¹ sous plantation de *Gmelina arborea* et 45,8 Mg C ha⁻¹ en agrisilviculture. Cependant, les mêmes auteurs ont noté que le carbone stocké net (arbres + sol) était de 7,4 et 19,5 Mg C ha⁻¹ en plantation de *Gmelina arborea* et en agrisylviculture,

respectivement. En Amérique du Nord, dans un système sylvopastoral, les résultats d'Udawatta et Jose (2013) ont révélé d'une part 556 Mg C ha⁻¹ sur une profondeur de 0-75 cm et d'autre part 105 Mg C ha⁻¹ sur une profondeur de 75-125 cm. Selon Udawatta et Jose (2013), deux raisons expliquent ces quantités relativement élevées dans ce système sylvopastoral : 1) la contribution des racines des arbres dans le pool du carbone organique du sol aussi bien dans les couches superficielles que dans les couches profondes; 2) l'apport du carbone via les fèces des animaux. En effet, dans un système sylvopastoral, des moutons peuvent ingérer une quantité de fourrage égale à 22 Mg ha⁻¹ et y déposer 7 Mg ha⁻¹ de fèces (Sharrow et Ismail, 2004). Cependant, les auteurs n'ont pas précisé si les quantités de fèces déposées étaient observées annuellement ou pas.

D'autres résultats d'Udawatta et Jose (2013) ont montré également que le carbone stocké dans la biomasse aérienne des bandes riveraines, des systèmes agroforestiers intercalaires, des sylvopâturages et des brise-vent était de 269, 96,5, 12,2 et 105 Mg C ha⁻¹, respectivement. En Ontario (Canada), comparant la quantité de carbone stockée sur une profondeur de 0-20 cm sous un système agroforestier intercalaire de peupliers, d'*Epicia* et sous une culture d'orge, Peichl *et al.* (2006) ont trouvé respectivement 78,5 Mg C ha⁻¹, 66 et 65 Mg C ha⁻¹. Au Costa Rica, Oelbermann *et al.* (2004) ont montré que la quantité de carbone stockée dans les arbres de cultures en couloirs augmente avec l'âge des plantes. Ces auteurs ont également trouvé que dans les cultures en couloirs composées d'*Erythrina poeppigiana* âgés de 4, 10 et 19 ans, la quantité de carbone stockée dans les premiers 40 cm du sol était respectivement de 117, 117 et 160 Mg C ha⁻¹. Par contre, dans un système intercalaire à base de cacaoyers, au Costa Rica, Oelbermann *et al.* (2006) ont trouvé qu'un sol contenait 162 Mg C ha⁻¹ dans les premiers 40 cm de profondeur. En Espagne, Howlett *et al.* (2011) ont trouvé sous une *dehesa* de chêne-liège que la quantité de carbone stocké dans le sol variait significativement en fonction de la distance entre le point de prélèvement et le tronc de l'arbre. Sur une profondeur de 1 m, les valeurs trouvées par les mêmes auteurs à 2, 5 et 15 m des arbres étaient respectivement de 50,2, 37 et 26,5 Mg C ha⁻¹.

Au Togo, en Afrique de l'Ouest, dans une plantation de caféiers ombragés, Dossa *et al.* (2008) ont trouvé 97,27 Mg C ha⁻¹ stockés sur 0-40 cm. Dans des parcs à *Faidherbia albida* au Mali (Afrique de l'Ouest), Takimoto *et al.* (2008) ont trouvé un stock de carbone total (biomasse + 0-100 cm sol) de 87,3 Mg C ha⁻¹. Au Sénégal, dans le Bassin arachidier,

Tschakert *et al.* (2004) ont trouvé, dans un parc arboré, 11 Mg C ha⁻¹ stocké à 0-20 cm de profondeur, contre 6 Mg C ha⁻¹ dans la biomasse aérienne. Les travaux de Touré *et al.* (2013) menés sur sols sableux et sablo-limoneux de parcs arborés et de savanes naturelles du Bassin arachidier du Sénégal ont montré que les stocks de carbone variaient en fonction de l'utilisation des terres et du type de sol. Selon Touré *et al.* (2013), dans les parcs arborés du Bassin arachidier, le carbone stocké dans les 0-20 cm était de 8 Mg C ha⁻¹ sur sol sableux et 13 Mg C ha⁻¹ sur sol sablo-limoneux, alors que celui stocké sur 0-100 cm était de 20 Mg C ha⁻¹ sur sol sableux et 40 Mg C ha⁻¹ sur sol sablo-limoneux. De même, Touré *et al.* (2013) ont trouvé, dans les savanes naturelles du Bassin arachidier, que le carbone stocké dans la couche 0-20 cm était de 11 et 20 Mg C ha⁻¹ sur sols sableux et sablo-limoneux respectivement, et celui stocké sur 0-100 cm, de 31 et 64 Mg C ha⁻¹ sur sols sableux et sablo-limoneux, respectivement. A Saré Yorobana, dans le sud-ouest du Sénégal, Kaïré (1999) a trouvé dans des jachères âgées de 5, 10, 15 et 20 ans, une augmentation du carbone stocké dans la biomasse de 5, 11, 15 et 18 Mg C ha⁻¹, respectivement. Les résultats obtenus par Mass (2007) dans le même site que Kaïré (1999) ont montré que les jachères de moins de 10 ans accumulaient en moyenne un stock de carbone (sol+plante) de 17,5 Mg C ha⁻¹, alors que les jachères de plus de 10 ans présentaient en moyenne 22,5 Mg C ha⁻¹.

Ces résultats qui montrent des valeurs de stocks de carbone variables sur différentes profondeurs du sol dans différents climats et systèmes agroforestiers, soulignent la difficulté à extrapoler ces mêmes résultats. Cette difficulté découle en partie de la diversité des méthodes utilisées pour mesurer le stock de carbone dans les systèmes agroforestiers.

En Afrique de l'Ouest et notamment au Sénégal, pour alléger les travaux de terrain et combler le manque de données sur le stockage de carbone des systèmes forestiers, agroforestiers et de savane, des travaux de modélisation de la dynamique du carbone ont été effectués par plusieurs auteurs. En étudiant la dynamique du carbone dans le sol et la végétation dans la région du Saloum, au Sénégal, grâce au modèle CENTURY, Liu *et al.*, (2004) ont trouvé une perte de carbone de 37 % entre 1900 et 2000. Des auteurs comme Parton *et al.* (2004) et Woomeer *et al.* (2004a,b) ont également utilisé le modèle CENTURY pour estimer la dynamique du carbone dans plusieurs systèmes d'utilisation des terres au Sénégal, dans la période allant de 1850 à 2000. Durant cette période, les pertes en carbone ont été estimées à 0,47 Gt par les mêmes auteurs. Ces résultats montrent que les systèmes

d'utilisation des terres tels que pratiqués actuellement au Sénégal ne favorisent pas un stockage accru de carbone dans le sol et la biomasse. Selon Lufafa *et al.* (2008), des pratiques de jachère et de régénération du couvert d'arbres, combinées à des défrichements rotatifs tous les cinquante ans, contribueraient à une augmentation des stocks de carbone de 200 à 350 % dans la biomasse et de 270 à 483,5 % dans le sol.

1.2.4. Le stockage du carbone et les traits fonctionnels des plantes

Les recherches sur le stockage du carbone et le cycle du carbone, menées dans différents systèmes agroforestiers à travers le monde, pourraient contribuer à une meilleure compréhension de la dynamique du carbone dans ces écosystèmes. Ces recherches pourraient également aider à l'élaboration de plans d'aménagement et de gestion qui favorisent l'amélioration de la fertilité des terres dégradées dans les zones semi-arides. Cependant, les espèces végétales d'un écosystème, qu'il soit agricole, agroforestier ou forestier, évoluent aujourd'hui dans des milieux en proie aux changements environnementaux qui affectent leurs caractéristiques physiologiques (Bazzaz, 1996; Craine *et al.*, 2005; Mokany *et al.*, 2008; Aubert *et al.*, 2010). Ces changements influencent les cycles biogéochimiques et affectent largement le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Sala *et al.*, 2000; Fortunel *et al.*, 2009). Aujourd'hui, plusieurs études tentent de comprendre l'effet de ces changements environnementaux sur le fonctionnement des écosystèmes en utilisant l'approche dite des traits fonctionnels (Grime, 1977; Westoby, 1998; Chapin *et al.*, 2000; Diaz et Cabido, 2001; Lavorel et Garnier, 2002; Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004; McGill, 2006; Wright *et al.*, 2007; Kattge *et al.*, 2011). Un trait fonctionnel se définit comme étant toute caractéristique anatomique, chimique, biochimique, morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable à l'échelle de l'individu, sans référence à l'environnement, et intervenant dans la valeur adaptative, ou *fitness*, de l'espèce (Violle *et al.*, 2007; Kattge *et al.*, 2011). Les traits de réponse sont ceux qui répondent aux effets environnementaux, et les traits d'effet sont ceux qui affectent le fonctionnement de l'écosystème (Diaz et Cabido, 2001; Chaturvedi *et al.*, 2011). Les espèces végétales ont donc les traits qui répondent le plus à leurs fonctions vitales et qui leur permettent de mieux s'adapter aux contraintes du milieu (Grime, 1977; Hooper et Vitousek, 1998; Gaussein, 2009).

Dans un habitat, les variations et co-variations des traits sont reliées à la disponibilité des ressources (Reich *et al.*, 2003a; Read *et al.*, 2006). Dans des habitats où la disponibilité des ressources est élevée, les espèces développent un fort potentiel d'acquisition des ressources avec une croissance élevée et un renouvellement rapide des tissus. A l'opposé, les espèces d'un habitat pauvre en ressources vont développer des traits de conservation des ressources (Reich *et al.*, 1992; Wright *et al.*, 2004; Orwin *et al.*, 2010). Cette tendance a été matérialisée par ce que Wright *et al.* (2004) appellent le «*world-wide leaf economics spectrum*». Ce spectre regroupe les espèces à croissance rapide avec une courte durée de vie des feuilles (espèces d'acquisition) et les espèces à croissance lente avec une longue durée de vie des feuilles (espèces de conservation) (Reich *et al.*, 2003a; Diaz *et al.*, 2004; Read *et al.*, 2006). Les espèces à croissance rapide se caractérisent par des surfaces spécifiques foliaires (SLA), des contenus en azote des feuilles (LNC) et une capacité photosynthétique élevées, alors que les espèces à croissance lente présentent de faibles SLA, mais des contenus en matière sèche des feuilles (LDMC) élevés (Diaz *et al.*, 2004; Wright *et al.* 2004).

Bien qu'un «*world-wide root economics spectrum*» tarde à se matérialiser (moins de données disponibles), la même tendance pour les racines que pour les feuilles serait observée chez les espèces à croissance rapide, avec des racines fines à courte durée de vie caractérisées par des longueurs spécifiques des racines (SRL) et des contenus en azote des racines (RNC) élevés (Tjoelker *et al.*, 2005; Roumet *et al.*, 2006). À l'inverse, des espèces à croissance lente auraient tendance à développer des racines à longue durée de vie caractérisées par des SRL et des RNC faibles, et des densités et des diamètres racinaires élevés (Craine *et al.*, 2001; Roumet *et al.*, 2006; Hummel *et al.*, 2007). Plusieurs études menées dans les prairies ont établi des liens entre les parties aériennes et les parties souterraines des herbacées et des ligneux. Les travaux menés par Craine *et al.* (2001) ont montré que les herbacées annuelles présentaient des feuilles et des racines minces alors que chez les pérennes, les feuilles et les racines étaient épaisses. Roumet *et al.* (2006) ont montré qu'à l'opposé des pérennes, les herbacées annuelles qui sont des espèces à croissance rapide, présentaient des SRL et des RNC élevés, mais une faible densité de tissu racinaire (RTD). Dans leurs travaux menés sur des arbres de forêt en Pologne, Withington *et al.* (2006) ont trouvé que la durée de vie des racines était positivement corrélée à la

densité racinaire, et négativement corrélée à la SRL et à la RNC. Withington *et al.* (2006) ont montré également que la durée de vie des racines n'était pas corrélée à la durée de vie des feuilles, mais que la SRL était significativement corrélée à la SLA.

Les traits des espèces végétales jouent un rôle important dans les processus écosystémiques, incluant le stockage et la perte de carbone (De Deyn *et al.*, 2008). Les traits aériens ont longtemps fait l'objet de recherches (Diaz *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004; Fortunel *et al.*, 2009) au détriment des traits souterrains (Hobbie *et al.*, 2010). Malgré les difficultés liées à leur étude, des chercheurs s'intéressent de plus en plus, depuis quelques années, aux traits racinaires, notamment à ceux des racines fines (diamètre < 2 mm). Les racines fines jouent un rôle primordial dans la production de biomasse et le recyclage du carbone et des éléments nutritifs dans le profil de sol (Matamala *et al.*, 2003; Fornara *et al.*, 2009; Rewald *et al.*, 2011). En plus, la matière organique du sol provient principalement de la biomasse racinaire (Jackson *et al.*, 1996). En forêt comme en parcelle agroforestière, la litière des racines, la rhizodéposition et le turnover des racines constituent la principale source de carbone du sol (Rees *et al.*, 2005; Balesdent *et al.*, 2011). La distribution en profondeur des racines fines (RDD) et la biomasse qui y est reliée sont indexées comme étant d'importants descripteurs de l'utilisation des ressources et du stockage du carbone dans le sol (Matamala *et al.*, 2003; Kalyn et Van Rees, 2006; Fornara *et al.*, 2009). La RDD dépend de plusieurs facteurs dont l'âge de la plante, le type de végétation et la diversité des espèces (Schenk, 2006; de Kroon *et al.*, 2012), la texture du sol et la disponibilité des nutriments, la température, l'évapotranspiration et le mode d'utilisation des terres (Cairns *et al.*, 1997; Schenk et Jackson, 2002ab; Guswa, 2008; Makita *et al.*, 2011).

Dans des milieux semi-arides et perturbés par différentes pratiques culturales, les espèces ont tendance à distribuer leur biomasse racinaire dans les horizons profonds du sol pour mieux exploiter l'humidité qui migre en profondeur (Schenk, 2008). Par contre, dans des milieux humides et semi-humides, les espèces distribuent généralement l'essentiel de leur biomasse racinaire entre 0 et 30 cm de profondeur (Monti et Zatta, 2009). Dans des milieux fortement diversifiés, les espèces développent des RDD différentes et étagées afin de minimiser la concurrence et faciliter l'exploitation des ressources du milieu (Wardle *et al.*, 2003; Bunker *et al.*, 2005; De Deyn *et al.*, 2008; Jonsson et Wardle, 2010). La RDD pourrait renseigner sur la répartition de la biomasse racinaire et du carbone à travers le

profil du sol (Cornelissen *et al.*, 2003), et aider à mieux comprendre comment les plantes exploitent et partagent les ressources du milieu (Tilman *et al.*, 2001; Lavorel et Garnier, 2002; Cadotte *et al.*, 2009).

1.2.5. La variabilité intra-spécifique des traits fonctionnels

La variabilité intra-spécifique des traits fonctionnels peut être définie comme étant la variabilité globale des valeurs de traits et des syndromes de traits exprimés par les individus à l'intérieur d'une espèce (Whitlock *et al.*, 2007; Albert *et al.*, 2010a,b, 2011; Violle *et al.*, 2012). Depuis plusieurs décennies, la variabilité intra-spécifique des traits a moins retenu l'attention des écologues que la variation inter-spécifique (Hulshof et Swenson, 2010). Ceci serait dû au fait que dans plusieurs écosystèmes, une plus large différence des valeurs de traits est observée entre espèces qu'à l'intérieur d'une espèce (McGill *et al.*, 2006; Shipley, 2007). La variation intra-spécifique semble être moins élevée dans les milieux où la diversité des espèces est élevée (Fajardo et Piper, 2011). Cependant, la variation intra-spécifique des traits des espèces est aussi importante, car elle peut influencer et moduler la réponse des espèces aux changements environnementaux et leurs effets sur leur milieu (Albert *et al.*, 2010b; Jung *et al.*, 2010; Kichenin *et al.*, 2013).

La variabilité intra-spécifique permet aux espèces d'avoir la capacité de répondre aux variations environnementales à travers deux mécanismes, qui sont la variabilité génétique et la plasticité phénotypique (Albert *et al.*, 2011). La variabilité génétique correspond à la variabilité phénotypique exprimée par différents génotypes d'une même espèce (Hughes *et al.*, 2008; Garnier et Navas, 2013). Quant à la plasticité phénotypique, elle correspond à l'expression de plusieurs phénotypes à partir d'un même génotype individuel sous des conditions environnementales qui peuvent varier dans l'espace ou dans le temps (DeWitt *et al.*, 1998; Miner *et al.*, 2005; Albert *et al.*, 2011). La plasticité phénotypique permet à une plante de s'ajuster en modifiant sa structure morphologique et/ou physiologique en réponse aux variations de son milieu (Wellstein *et al.*, 2013).

Selon Albert *et al.* (2011), la variabilité intra-spécifique pourrait être décomposée en trois composantes. La première composante est la variabilité entre populations qui reflète des différences de composition génétique mais aussi de niveaux de plasticité (Garnier et Navas, 2013; Albert *et al.*, 2011). Par exemple, Sandquist et Ehleringer (1997) ont trouvé que les

feuilles d'*Encelia farinosa* provenant d'un milieu humide absorbaient plus de radiation que les feuilles d'*Encelia farinosa* provenant d'un milieu aride, même élevées dans un même milieu et soumises aux mêmes doses d'irrigation.

La deuxième composante est la variabilité d'un trait à l'intérieur d'une population donnée (Bolnick *et al.*, 2003; Albert *et al.*, 2011). Cette variabilité découle de la coexistence de différents génotypes, mais également de la différence de plasticité de ces différents génotypes face aux conditions du milieu, telles que le stress hydrique, la disponibilité des ressources du sol ou la compétition (Albert *et al.*, 2011). Des individus d'une population simultanément touchés par une variabilité temporelle telle que la saisonnalité peuvent présenter différentes variations de traits (Albert *et al.*, 2011). Raouda *et al.* (2005) ont trouvé dans des prairies de Toulouse (France) que le LDMC variait peu à travers trois saisons (printemps, été, automne) alors que la SLA subissait de fortes variations à travers ces saisons. Entre un milieu aride et semi-aride en Chine, Liu *et al.* (2010) ont observé chez des herbacées et des arbustes une variation de la SLA, alors qu'une relative stabilité a été observée pour la SRL dans ces deux milieux. De même, en Allemagne, Andrade *et al.* (2014) ont montré qu'à travers des sols calcaires, la SLA des herbacées était plus variable que des traits comme la SRL, le LNC et le RNC.

La dernière composante est la variabilité intra-individuelle qui est la capacité des valeurs d'un trait à varier à l'intérieur d'un individu (Bolnick *et al.*, 2003; Albert *et al.*, 2011). Elle peut être due à une hétérogénéité spatiale comme le houppier d'un arbre exposé à la fois au soleil et à l'ombre (Albert *et al.*, 2011) ou à la variabilité temporelle à travers certains processus comme les valeurs de traits qui dépendraient des saisons à l'intérieur d'une année (Kudo, 1996). Richardson *et al.* (2001) ont trouvé sur le *Tsuga heterophylla* que les aiguilles (feuilles) exposées au soleil étaient plus larges et plus dures que celles localisées à l'ombre. Cependant, ces mêmes auteurs ont pu remarquer que chez les jeunes individus de *T. heterophylla*, les aiguilles plus exposées au soleil avaient une capacité photosynthétique plus élevée que les aiguilles plus à l'ombre, alors que cette tendance était inversée chez des *T. heterophylla* adultes.

Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés à la variabilité individuelle afin de comprendre la plasticité potentielle de cinq essences agroforestières à travers les variations

saisonniers, et à travers trois textures du sol. Il y a encore très peu d'études qui traitent des variations saisonnières, malgré l'importance des saisons contrastantes dans les climats arides et semi-arides. En zone semi-aride, les espèces forestières et agroforestières évoluent dans un milieu caractérisé par deux types de perturbations majeures (Samaké *et al.*, 2011; Birnbaum, 2012): (i) les perturbations anthropiques résultant de pratiques culturales inadaptées qui ne favorisent pas l'accumulation de la matière organique du sol et qui accélèrent la dégradation des terres, et (ii) les perturbations climatiques résultant d'un déficit hydrique chronique conjugué à une évapotranspiration intense qui favorisent la dégradation du couvert végétal et l'épuisement prématuré de la réserve en eau facilement utilisable par les plantes. Les effets liés à ces différentes perturbations varient d'une saison à l'autre et d'une texture de sol à l'autre. Dans ce contexte, une meilleure compréhension du comportement des espèces agroforestières face à ces différentes perturbations contribuerait grandement à une gestion durable des technologies agroforestières en zone semi-aride.

1.3. Objectifs et hypothèses

La recherche cadrée dans une approche des traits fonctionnels est très rare en Afrique de l'Ouest, et même sur le continent. Nous proposons cette approche dans le but de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes agroforestiers face aux changements globaux qui menacent leur productivité et leur stabilité. Les arbres indigènes étudiés dans le cadre de la thèse représentent une composante principale qui assure la pérennité de ces systèmes. Pourtant, leur comportement face à l'environnement est encore peu connu. Face à la dégradation des sols dans la zone des Niayes, nous proposons une étude qui vérifie : 1) l'état des stocks du carbone des différentes technologies agroforestières et des essences les plus communes associées à ces technologies; 2) le comportement des essences (traits de réponse) face à l'environnement, incluant la variabilité intra-spécifique.

Nous étudions spécifiquement cinq essences agroforestières dans les trois technologies agroforestières les plus communes, et sur trois sols de textures différentes dans la zone de Niayes au Sénégal. La finalité de la recherche est de contribuer à la compréhension du comportement des espèces agroforestières dans une zone sahéenne, et d'identifier les technologies et les espèces agroforestières ayant le meilleur potentiel de stockage du

carbone. Cette augmentation de la fonction de stockage est également liée à l'amélioration de la fertilité des sols dégradés et ultimement aux revenus et bien-être des populations qui y vivent.

En plus du chapitre I qui a été consacré à l'introduction générale, cette thèse comporte cinq autres chapitres. Le premier volet de cette thèse (chapitre II) avait comme objectif spécifique d'évaluer le stock de carbone de cinq espèces agroforestières (stocks épigés et hypogés) suivant trois technologies agroforestières pratiquées sur trois sols de textures différentes. Deux hypothèses sont vérifiées dans ce volet : (i) la première postule que la quantité de carbone stockée varie suivant l'espèce, la technologie agroforestière et la texture de sol; (ii) la deuxième postule que les jachères, moins perturbées par les cultures et le pâturage, stockent plus de carbone que les parcs arborés et les parcours naturels.

Le deuxième volet développé dans le chapitre III avait comme objectif spécifique d'étudier la distribution des racines de cinq espèces agroforestières à travers le profil de trois sols à textures différentes. Dans ce volet, trois hypothèses ont été testées, à savoir : (i) les espèces sempervirentes distribuent plus leur biomasse racinaire en profondeur vu leur besoin d'avoir accès aux ressources pendant toute l'année (saison sèche et saison pluviale); l'arbuste *Euphorbia balsamifera* a un développement racinaire plus superficiel à comparer aux arbres; (ii) la RDD varie suivant la texture de sol, l'exploitation étant plus profonde dans les sols à texture plus grossière; (iii) l'augmentation de l'intensité d'usage, selon la technologie agroforestière, provoque un développement en profondeur des racines fines, en contraste avec la jachère qui est moins perturbée.

Le chapitre IV dans lequel est développé le troisième volet s'était fixé comme objectif d'étudier la SRL des cinq espèces agroforestières selon la saison, le sol et la technologie agroforestière. Trois hypothèses ont été testées : (i) les cinq espèces agroforestières présentent des SRL plus élevées dans les sols sableux moins riches en éléments nutritifs et en réserve d'eau, et parmi ces espèces ce sont les sempervirentes qui développent les SRL les plus élevées vu leur besoin constant d'accès à plus de ressources durant toute l'année; (ii) à travers les deux saisons, les cinq espèces développent des SRL plus élevées en saison sèche, période durant laquelle les ressources du sol sont plus limitées ;(iii) les SRL sont

moins élevées dans les jachères, qui sont moins perturbées que les parcs arborés et les parcours naturels.

Le quatrième volet présenté dans le chapitre V visait à caractériser la variation intraspécifique de traits foliaires et racinaires de cinq espèces agroforestières dans trois technologies agroforestières pratiquées sur trois sols à textures différentes, et à travers trois différentes saisons. Cinq hypothèses ont été vérifiées dans ce quatrième volet, à savoir : (i) les sempervirentes montrent plus de variabilité intraspécifique que les décidues, vu leur comportement d'acquisition; (ii) la variabilité des traits des feuilles est plus élevée que celle des traits des racines vu que la partie aérienne est constamment exposée à la dessiccation et aux dommages physiques; (iii) les fixatrices d'azote montrent plus de variabilité de leurs traits racinaires vu leur accès plus facile aux ressources dû à leur extension racinaire; (iv) la variabilité des traits est plus importante pendant la saison sèche chaude quand les ressources du sol sont plus limitantes ; (v) les traits aériens et racinaires correspondants sont corrélés pour les populations étudiées.

Dans le sixième et dernier chapitre, une conclusion générale est dégagée et des pistes de recherche identifiées pour leur meilleure prise en compte dans l'étude de la dynamique du carbone et des traits fonctionnels dans les technologies agroforestières en zone sahélienne.

Chapitre II. Article I : Stock de carbone de cinq espèces agroforestières en fonction de trois technologies agroforestières et de trois textures de sol dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal

Résumé

L'agroforesterie est une pratique ancestrale largement répandue en Afrique sahélienne ayant un fort potentiel de stockage du carbone. Or, l'influence des technologies agroforestières sur le stockage du carbone dans le sol et la biomasse demeure toujours mal comprise. Cette étude avait comme objectif d'évaluer le potentiel de stockage du carbone de cinq espèces agroforestières (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida* et *Neocarya macrophylla*) et de trois technologies agroforestières (la jachère, le parc arboré et le parcours naturel) sur trois textures différentes de sols (argileux, sableux, sablo-limoneux) dans la zone des Niayes au Sénégal. Les mesures et estimations ont porté sur le carbone de la biomasse (aérienne + racinaire) et le carbone du sol (0-100 cm en profondeur). Les résultats ont montré que le carbone stocké dans la biomasse et le sol a varié en fonction de l'espèce, de la technologie agroforestière et de la texture du sol. Pour la biomasse, les quantités moyennes de carbone stocké par les cinq espèces ont suivi cet ordre : *Faidherbia albida* > *Acacia raddiana* > *Neocarya macrophylla* > *Balanites aegyptiaca* > *Euphorbia balsamifera*. Les jachères (40 Mg C ha⁻¹) ont stocké plus de carbone que les parcs arborés (36 Mg C ha⁻¹) et les parcours naturels (27 Mg C ha⁻¹). Dans le compartiment sol, les sols argileux ont stocké plus de carbone que les sols sablo-limoneux et sableux. La quantité totale de carbone (sol+plante) stockée dans les trois technologies des trois sites a été plus élevée dans les jachères (103 Mg C ha⁻¹), suivies par les parcours naturels (68 Mg C ha⁻¹) et les parcs arborés (52 Mg C ha⁻¹).

Dans la zone des Niayes, les pratiques de jachères comportant des espèces fixatrices d'azote (*Faidherbia albida* et *Acacia raddiana*) devraient être encouragées et soutenues sur les terres dégradées pour accroître leur potentiel de stockage de carbone et restaurer leur fertilité.

Mots clés : Technologie agroforestière, jachère, parcs arboré, parcours naturel, stock de carbone, carbone du sol

Introduction

L'agroforesterie est un système d'utilisation des terres qui a assuré la survie des populations africaines depuis des générations (Pélissier, 1966 ; Rocheleau, 1994; Samba, 1997). L'agroforesterie a été longtemps considérée comme un système pratique pour améliorer les modes d'utilisation des terres et lutter contre la dégradation du cadre de vie des populations (Rocheleau et *al.*, 1994). Son impact sur l'amélioration de la fertilité des sols et sur le bien-être des populations a été démontré par plusieurs études (Young, 1989; Nair, 1993; Schroth, et *al.*, 2002; Montagnini et Nair, 2004). Les technologies agroforestières, à travers leurs ligneux, fournissent du fourrage pour l'alimentation du bétail, des fruits, des perches, des lattes (Boffa, 2000a,b; Marone, 2012). Elles contribuent par leur litière et par la décomposition de leurs racines à l'augmentation de la matière organique du sol, au recyclage des éléments nutritifs et, par voie de conséquence, à l'augmentation des rendements agricoles (Young, 1997; Schroth, et *al.*, 2002; Dupraz et Liagre, 2008). Les technologies agroforestières permettent également de lutter contre l'érosion du sol grâce aux racines des différentes espèces qui maintiennent la cohésion entre les agrégats du sol (Young, 1989; Stokes et *al.*, 2009; Phillips et *al.*, 2013). Même si les technologies agroforestières ne sont pas indemnes d'inconvénients (concurrence entre arbres et cultures, voir Dupraz et Liagre, 2008), les multiples avantages qu'ils procurent à l'environnement et aux populations sont largement reconnus.

Ces dernières années, face à la problématique liée au réchauffement de la planète, les technologies agroforestiers ont retenu l'attention de plusieurs chercheurs qui s'intéressent de plus en plus au rôle qu'elles pourraient jouer dans le stockage et la séquestration du carbone, surtout qu'elles présentent un fort potentiel de stockage de carbone par rapport aux monocultures agricoles (Albrecht et Kandji, 2003; Nair et *al.*, 2009; Saha et *al.*, 2010; Kumar et Nair, 2011).

L'agroforesterie pourrait être un système «gagnant-gagnant» pour les petits producteurs des pays du Sahel, car en plus des différents produits et services qu'elle leur procure, celle-ci, de par sa capacité de stockage et de séquestration de carbone, pourrait permettre à ces derniers de bénéficier des avantages liés aux crédits carbone (Janzen, 2006; Takimoto et *al.*, 2008; Henry et *al.*, 2009). En effet, en vendant des crédits carbone aux pays industrialisés,

les petits producteurs sahéliens qui pratiquent l'agroforesterie pourraient améliorer leurs revenus (Takimoto et *al.*, 2008; Henry et *al.*, 2009). Cependant, la dynamique du carbone dans les technologies agroforestières des pays du Sahel est sous-étudiée (Takimoto et *al.*, 2008). Généralement, dans les technologies agroforestières, les procédures de collecte de données manquent de rigueur et portent sur des estimations au lieu de mesures réelles de terrain (Nair et *al.*, 2009; Nair, 2012). À cela s'ajoute la complexité de la dimension d'utilisation des terres. En effet, l'exploitation des technologies agroforestières est complexifiée par des composantes agro-sylvo-pastorales qui interagissent, mais également par des facteurs socio-économiques qui ne sont pas toujours faciles à maîtriser (Nair, 2012).

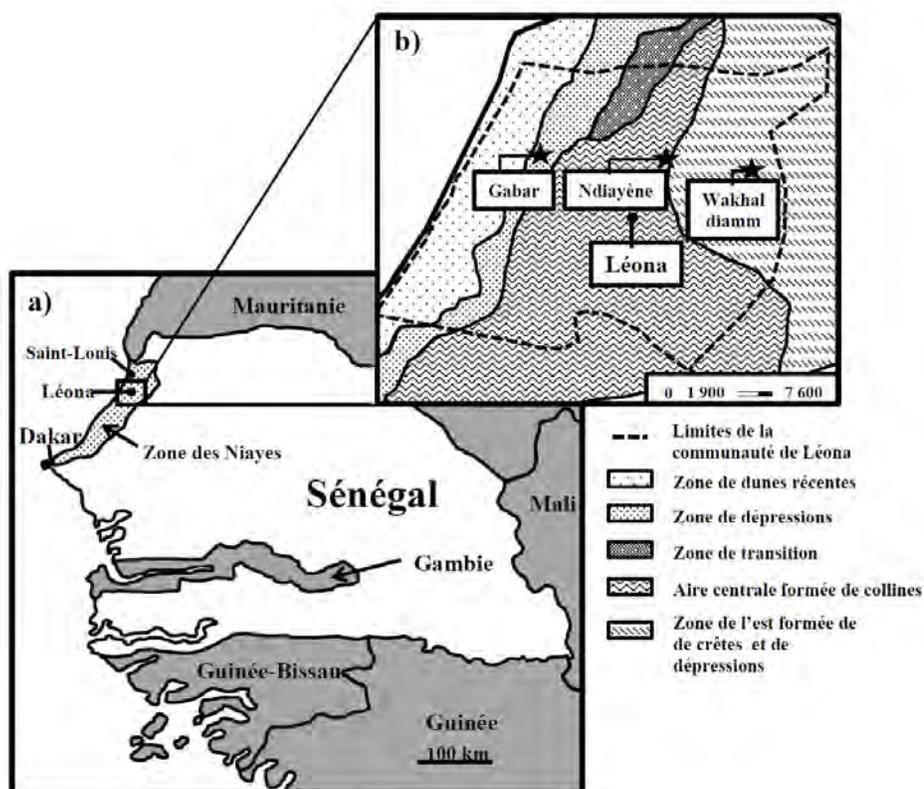
En Afrique de l'Ouest en général, et au Sénégal en particulier, les technologies agroforestières sont au cœur du développement rural. Par contre, les données locales ou régionales sur les stocks de carbone dans ces technologies sont rares. Quelques auteurs ont estimé les stocks de carbone dans certaines technologies agroforestières au Mali (Takimoto et *al.*, 2008) et au Sénégal (Woomer et *al.*, 2004; Tschakert et *al.*, 2004; Liu et *al.*, 2004). Cependant, peu d'études se sont intéressées aux capacités de stockage des espèces ligneuses qui composent les technologies agroforestières. Ils n'existent pas à notre connaissance, des études qui abordent à la fois le stockage de carbone de plusieurs technologies agroforestières dans plusieurs textures du sol. Cette étude a pour objectif de déterminer la quantité de carbone stockée par cinq espèces agroforestières et dans trois technologies agroforestières, et ce, sur trois textures de sol dans la zone des Niayes au Sénégal. Les résultats de l'étude contribueront à une meilleure connaissance de la capacité de stockage du carbone dans le système sol-plante des technologies agroforestières dans les pays du Sahel, et à identifier des avenues pour améliorer ces stocks.

Deux hypothèses sont testées dans ce volet : (i) la première postule que la quantité de carbone stockée varie suivant l'espèce, la technologie agroforestière et la texture de sol, et (ii) la deuxième, que les jachères, moins perturbées par les cultures et le pâturage, stockent plus de carbone que les parcs arborés et les parcours naturels.

1. Matériel et méthode

1.1. Le site de l'étude

L'étude a été conduite dans la communauté rurale de Léona, située dans la partie nord de la zone des Niayes, région de Louga (Figure 2.1.). Cette communauté rurale se localise entre 15°39' et 15°49' de latitude Nord, et 16°21' et 16° 31' de longitude Ouest, et couvre une superficie de 415 km² (Ndoye *et al.*, 2006). La zone est caractérisée par une pluviométrie moyenne annuelle variant entre 300 et 500 mm (Faye, 2010). Les températures moyennes annuelles oscillent entre 15,1 et 22,5 °C en saison fraîche, et entre 29,2 et 32,7 °C en saison sèche (Fall, 1986; Khouma *et al.*, 2004). L'étude a été menée sur des technologies agroforestières pratiquées sur des sols argileux, sablo-limoneux et sableux situés respectivement dans les villages de Gabar, Ndiayène et Wakhal diam (Figure 2.1.).



1.2. Les technologies agroforestières et les espèces agroforestières étudiées

Les technologies agroforestières étudiées sont les jachères, les parcs arborés et les parcours naturels (Tableau 2.1). Les espèces agroforestières sont les suivantes: *Acacia raddiana* Savi, *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Euphorbia balsamifera* Ait, *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. et *Neocarya macrophylla* (Sabine) Prance (Tableau 2.2). Dans les trois sites de l'étude, la végétation ligneuse est de type arboré et arbustif.

Tableau 2.1 : Caractéristiques des trois technologies agroforestières étudiées

Technologies	Âge			Taille	Anthropisation	Pression pastorale
	Gabar	Ndiayene	Wakhal			
Jachère	8 ¹	5 ¹	6 ¹	1 ha	Faible	Faible
Parc arboré	>55 ²	>80 ²	>85 ²	1 ha	Moyenne	Moyenne
Parcours naturel	>60 ²	>80 ²	>85 ²	1 ha	Forte	Forte

¹ valeur exacte; ² valeur estimée par les producteurs

Tableau 2.2 : Moyennes des diamètres à hauteur de poitrine (DHP) et des hauteurs totales (Ht) des cinq espèces étudiées dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$). Les valeurs entre parenthèses indiquent les erreurs standards.

Espèces	DHP (cm)	Ht (m)
<i>Acacia raddiana</i>	33 (5) b	8 (1) b
<i>Balanites aegyptiaca</i>	30 (7) b	6 (1) b
<i>Euphorbia balsamifera</i>	13 (2) c	2 (1) c
<i>Faidherbia albida</i>	42 (6) a	10 (3) a
<i>Neocarya macrophylla</i>	29 (9) b	6 (2) b

1.3. Le choix des sites, des producteurs et des technologies agroforestières

Deux projets ont servi comme entrée pour le choix des producteurs et des sites. Il s'agit du projet FUNCiTree et du Projet des Villages du Millénaire (PVM) (voir annexe 2.1). Afin d'expliquer aux producteurs les objectifs et les résultats attendus de la présente recherche, une mission conjointe de deux jours a été organisée par le projet FUNCiTree et le PVM dans la communauté rurale de Léona.

A l'issue de cette mission, trois sites (Gabar, Ndiayène et Wakhal diam) ont été sélectionnés au hasard sur la base des six villages échantillons du projet FUNCiTree / PVM, et en fonction des systèmes d'utilisation des terres les plus communément utilisés. Les recherches ont été menées sur des sols sableux, sablo-limoneux, et argileux (Annexe 2.2; voir aussi Khouma, 1998; Khouma et *al.*, 2004; Isupova et Mikhailov, 2008) respectivement dans les villages de Wakhal diam, Ndiayene et Gabar (Tableau 2.3).

Tableau 2.3 : Caractéristiques des trois sites de l'étude

Sites	Coordonnées GPS		Texture du sol
	Longitude	Latitude	
Gabar	353136	1750951	Argileux
Ndiayene	349871	1751499	Sablo-limoneux
Wakhal diam	356969	1743609	Sableux

Le choix a porté sur les producteurs qui travaillaient déjà avec l'équipe de recherche du projet FUNCiTREE et du PVM. Le PVM, qui s'est déployé dans la communauté rurale de Léona depuis 2006, avait déjà constitué une base de données de producteurs sur laquelle il a axé ses interventions. Le projet FUNCiTree, qui a démarré dans la même zone en 2009, a travaillé sur la même base de données que le PVM. Cette recherche a été effectuée chez des producteurs choisis à même la base de données utilisée par les deux projets, avec un échantillon plus réduit. Suivant cette base de données, neuf (9) chefs de carrés ont été aléatoirement choisis pour chaque site (texture de sol), et une parcelle d'un hectare par chef

de carré a été retenue. Ainsi, les travaux ont porté sur neuf (9) parcelles agroforestières par site (ou texture de sol), soit vingt-sept (27) parcelles agroforestières au total.

1.4. L'âge des technologies et des espèces agroforestières

L'âge des technologies et des espèces agroforestières a été estimé par les producteurs eux-mêmes en rapport avec les vieux du village. Aucun questionnaire n'a été utilisé pour l'estimation de l'âge des arbres et des technologies. Les discussions ont eu lieu entre vieux (80 ans en moyenne) et moins vieux (40 ans en moyenne), *in situ*, et l'âge de la technologie ou de la jachère était fixé après consensus entre les deux tranches d'âges. Ainsi, l'âge des technologies variait entre 5 et 85 ans.

1.5. Le dispositif expérimental

La collecte des données pour ce volet s'est déroulée entre le mois de mai et le mois de d'août 2011. Les données ont été collectées suivant un dispositif expérimental en split-plot. Dans chacun des trois sites, le dispositif était caractérisé par deux facteurs : les technologies agroforestières ont constitué le facteur principal avec 3 niveaux : les parcs arborés (PA), les jachères (JA) et les parcours naturels (PN). Les espèces agroforestières ont constitué le facteur secondaire avec 5 niveaux : *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida*, *Neocarya macrophylla*.

Dans chaque site, un inventaire de tous les individus des cinq espèces agroforestières étudiées a été effectué. Trois individus par espèce ont été aléatoirement choisis et leur diamètre à hauteur de poitrine (DHP) ainsi que leur hauteur déterminés (Tableau 2.4). La densité des espèces par site et par technologie agroforestière a été également déterminée (Tableau 2.4). Les mesures ont porté sur 405 individus, soit : 3 individus*5 espèces*3 technologies*3 blocs*3 textures.

Tableau 2.4 : Diamètre à hauteur de poitrine (DHP), hauteur totale et densité (nombre d'arbres / ha) moyennes des espèces ligneuses dans les trois technologies agroforestières de chaque site. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour le DHP, la hauteur et la densité (les chiffres entre parenthèses indiquent les erreurs standards)

	Gabar (sol argileux)			Ndiayène (sol sablo-limoneux)			Wakhal diam (sol sableux)		
	DHP (cm)	Hauteur (m)	Densité	DHP (cm)	Hauteur (m)	Densité	DHP (cm)	Hauteur (m)	Densité
Jachère	29,9 (2,4)a	6,4 (2,4) a	7 (3) a	30,8 (2,5) ab	6,9 (2,9) a	8 (4) b	31,9 (3,3) b	6,8 (3,0) a	10 (3) a
Parc arboré	29,4 (2,4) a	6,2 (2,6) a	7 (4) a	33,33 (3,0) a	6,5(3,0) a	10 (4) a	33,1 (5,2) a	6,2 (2,6) a	12 (6) a
Parcours naturel	25,4 (3,9) b	6,1 (2,6) a	8 (4) a	26,9 (3,1) b	6 (2,5) a	7 (2) b	31,6 (6,3) b	6,7 (3,3) a	8 (3) b

1.6. Estimation du carbone stocké dans la biomasse

Pour chacun des trois individus de chacune des cinq espèces, le DHP a été mesuré au compas forestier et la hauteur totale au Blume-Leiss. Plusieurs méthodes sont employées pour estimer la biomasse et le carbone du sol (Tableau 2.5). Dans le cadre de cette étude, la méthode non destructive a été utilisée pour estimer la quantité de carbone contenue dans la biomasse aérienne et racinaire des ligneux. Le contenu en carbone de la biomasse morte et de la litière des feuilles n'a pas été évalué³.

Tableau 2.5 : Les méthodes de mesures généralement utilisées pour estimer la quantité de carbone de la biomasse (aérienne + souterraine) et du sol (adapté de Hairiah et *al.*, 2010)

Compartiments à mesurer	Outils de mesures	Méthode et outils d'estimation
Mesure de la biomasse aérienne des ligneux	Ruban métrique, Compas forestier, dendromètre Suntoo, Blume-Leiss	Non destructive et application d'équations allométriques
Biomasse herbacée	Carrés de rendements, 1 m ² ou 0,25 m ²	Destructive et application des carrés de rendements pour la récolte de la biomasse
Biomasse racinaire	Pas d'outils mais estimée par équations allométriques	Non destructive et application des équations allométriques développées par Cairns et <i>al.</i> (1997)
Les arbres morts debout et la nécromasse	Ruban métrique, compas forestier, dendromètre Suntoo, Blume-Leiss	Non destructive et application des équations de volume de cylindre
Arbres tombés et morts, souches	Ruban métrique	Non destructive et application d'équations allométriques ou de volume de cylindre

³ Tout le bois mort est ramassé et utilisé dans la cuisson, les feuilles devant contribuer à la formation de la litière sous les arbres sont généralement apâtées par les animaux.

L'évaluation de la quantité de carbone stockée par les espèces végétales dans un écosystème est un processus basé sur la quantification de la biomasse ligneuse et herbacée exprimée en kilogrammes de poids sec. Cette biomasse est multipliée par le contenu en carbone des végétaux pour donner la quantité de carbone stockée dans la biomasse sur une aire délimitée. Cette quantité est toujours ramenée à l'hectare. Dans les études non destructives, le contenu de carbone le plus communément utilisé est celui recommandé par le GIEC (2003), c'est-à-dire 0,5.

Des équations allométriques ont été utilisées par quelques auteurs au Mali et au Sénégal (Woomer *et al.*, 2004; Takimoto *et al.*, 2008) pour estimer la biomasse aérienne et souterraine des arbres. Ces équations ont été recommandées par le CCNUCC (2006) pour évaluer la biomasse ligneuse dans plusieurs zones en dépit des contrastes pluviométriques. Plus récemment, Henry *et al.* (2011) ont eu à développer des équations allométriques applicables à certaines espèces ligneuses d'Afrique subsaharienne (Tableau 2.6). Dans ce tableau, il n'y a que le *Balanites aegyptiaca* qui a fait partie de la présente étude. Les mesures de diamètre effectuées par ces auteurs (circonférence à la base) diffèrent par ailleurs de celles employées dans cette étude (diamètre à hauteur de poitrine) pour la même espèce. En dépit de l'absence d'équations allométriques individuelles pour les espèces d'arbres étudiées, l'équation généralisée développée par Henry *et al.* (2011) a été utilisée pour estimer la biomasse ligneuse au-dessus du sol (Tableau 2.6). Cette équation est de la forme : $Y \text{ (t/ha)} = \exp(-2,289 + (2.649 \times \log(\text{DHP})) - (0.021 \times \log((\text{DHP}^2))))$. Pour l'arbuste *Euphorbia balsamifera*, quand la hauteur de poitrine tombait sur plus d'une tige, la moyenne des diamètres de toutes les tiges a été considérée. La biomasse racinaire de toutes les espèces a été estimée en utilisant l'équation suivante (Cairns *et al.*, 1997) : $Y \text{ (t/ha)} = \exp(-1,0587 + 0,8836 \times \ln(\text{Btot}))$, où $\text{Btot} \text{ (t ha}^{-1}\text{)}$ = la biomasse totale au-dessus du sol.

Le carbone contenu dans la biomasse a été calculé en utilisant l'équation : $\text{CA} = \text{B} \times \text{Fc}$, où CA représente le carbone emmagasiné dans la biomasse (Mg C ha^{-1}), B la biomasse (Mg ha^{-1}) et Fc le facteur de conversion (50 %).

Tableau 2.6 : Récapitulatif des équations allométriques individuelles et généralisées développées pour le Sénégal (adapté de Henry et *al.*, 2011)

Espèces	Zones	P. (mm)	Équations allométriques	E.m. (cm)
<i>Acacia senegal</i>	Fété Olé	224	$\log_{10}Y = (2,55 \times \log_{10}(Cb)) + 0,07$	(4,19- 707,91)
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Fété Olé	224	$\log_{10}Y = (2,55 \times \log_{10}(Cb)) + 0,07$	(0,96- 7,08)
<i>Boscia senegalensis</i>	Fété Olé	224	$\log_{10}Y = 2,26 \times \log_{10}(Cb) + 0,38$	(0,04- 7,08)
<i>Combretum glutinosum</i>	Saré Yorobana	1022	$Y = 0,0512 \times DHP^{(2,63)}$	(1- 20)
<i>Commiphora africana</i>	Fété Olé	224	$\log_{10}Y = (2,26 \times \log_{10}(Cb)) + 0,38$	(0,04- 7,08)
<i>Guiera senegalensis</i>	Fété Olé	224	$\log_{10}Y = -2,18 + (2,15 \times \log_{10}(Cb))$	(4- 7,08)
<i>Piliostigma thonningii</i>	Saré Yorobana	1022	$Y = 0,0554 \times (DHP^{1,79})$	(1- 200)
Equation généralisée			$Y = \exp(-2,289 + (2,649 \times \log(DHP)) - (0,021 \times \log((DHP^2))))$	(1- 148)

NB. : **Cb** = circonférence à la base du tronc de l'espèce en cm; $DHP_{1,30}$ = diamètre à hauteur de poitrine en cm; P = Pluviométrie en mm; E.m. = Étendue de mesure (diamètre ou circonférence) en centimètre

1.7. Détermination du carbone organique du sol

Dans chaque site, trois parcelles d'un hectare chacune contenant les trois technologies agroforestières (jachère, parc arboré, parcours naturel) ont été choisies. Chaque parcelle est répétée trois fois dans le même site. Les échantillons de sol portaient donc sur 27 parcelles pour l'ensemble des trois sites. Dans chacune de ces parcelles, les échantillons de sol ont été prélevés suivant un transect d'une longueur de 100 m traversant la largeur de la parcelle, et comportant au moins un arbre. Sur ces 100 m, des prélèvements de sol ont été effectués au moyen d'une tarière graduée à tous les 10 m. Sur chacun des dix points d'échantillonnage, quatre couches ont été prélevées sur une profondeur d'un mètre (0-20; 20-50; 50-80; 80-100 cm; Saha *et al.*, 2009). Des échantillons composites ont été formés pour chaque couche. Ainsi, 4 échantillons composites ont été obtenus par parcelle, soit un total de 108 échantillons pour l'ensemble des 27 parcelles. Pour la densité apparente (D_a), des prélèvements de sol ont été effectués au moyen d'un cylindre (385 cm^3). Dans chacune des 27 parcelles précédemment mentionnées, un trou de 1 m^3 a été creusé et des échantillons de sol non perturbés ont été prélevés au moyen du cylindre suivant quatre profondeurs (0-20; 20-50; 50-80; 80-100 cm). Au milieu de chaque profondeur, le cylindre est enfoncé verticalement et le contenu soigneusement récupéré dans un sachet (Saha *et al.*, 2009; Saha *et al.*, 2010). Les échantillons de sol ont été séchés, broyés et tamisés à 2 mm au Centre de Recherche Agricole de Saint-Louis au Sénégal, avant d'être envoyés au Centre National de Recherche Agricole (CNRA) de Bambey au Sénégal pour analyse. Le carbone du sol a été mesuré en utilisant un auto-analyseur élémentaire de type LECO CHN 1000 (LECO Corp, St-Joseph, Michigan).

Les stocks de carbone du sol à différentes profondeurs d'échantillonnage (0-20; 20-50; 50-80; 80-100 cm) ont été déterminés suivant l'équation suivante: $C_{\text{stocké}} = \%C * D_a * P_e$ (Kirby et Potvin, 2007; Hairiah *et al.*, 2010), où $C_{\text{stocké}}$ représente le carbone sur 100 cm de profondeur (Mg C ha^{-1}), $\%C$ représente la concentration (g kg^{-1}) du carbone du sol dans les différentes profondeurs, D_a la densité apparente du sol (Mg m^{-3}), et P_e l'épaisseur de la couche échantillonnée. A cet effet, l'équation permet de calculer le carbone stocké dans une seule couche. Les stocks de carbone dans les 0-100 cm de profondeur sont déterminés par la somme des stocks de carbone des quatre couches.

Dans les trois sites (Gabar, Ndiayène et Wakhal diam) de l'étude, la texture du sol a été déterminée par la méthode Bouyoucos (Hydromètre de Bouyoucos), et le pH suivant les quatre profondeurs (0-20; 20-50; 50-80; 80-100) a été déterminé au pH-mètre en utilisant une suspension 1 : 2 sols : eau (w/v).

1.8. L'analyse des données

Toutes les données ont été analysées avec le logiciel SAS v. 9.0 (SAS Institute), et l'analyse de la variance (ANOVA) a été effectuée avec la procédure MIXED. Une transformation logarithmique a été effectuée sur les données brutes pour améliorer l'homogénéité des variances et la normalité de l'erreur. Le LSD (*Least Significant Difference* ou Plus Petite Différence Significative) a été utilisé pour comparer les stocks de carbone des différentes technologies, espèces ligneuses et textures du sol à différentes profondeurs. Les différences ont été déclarées significatives à $p \leq 0,05$. Le logiciel SigmaPlot, version 12,5 (Systat Software Inc. 2011) a été utilisé pour les représentations graphiques.

2. Résultats

2.1. Le carbone stocké dans la biomasse

La quantité de carbone stockée dans la biomasse de l'espèce a varié suivant la technologie agroforestière et la texture. Des interactions doubles significatives ont été notées, d'une part entre technologie et espèce, et d'autre part entre texture du sol et espèce.

Les quantités de carbone stockées par les cinq espèces ont été généralement plus élevées dans les jachères que dans les parcs arborés et les parcours naturels (Figure 2.2). Parmi les cinq espèces, c'est le *F. albida* qui a présenté la quantité de carbone significativement la plus élevée dans les trois technologies à l'étude. Après le *F. albida*, l'*A. raddiana* a été généralement l'espèce qui stockait le plus de carbone dans sa biomasse, même si cette différence n'a pas été toujours significative avec le *N. macrophylla*. Les deux Mimosacées (*A. raddiana* et *F. albida*) du groupe ont donc présenté le plus de carbone stocké, devant le *N. macrophylla*, le *B. aegyptiaca* et l'*E. balsamifera*. De toutes les espèces, l'*E. balsamifera* a montré les plus faibles stocks de carbone.

À travers les trois types de sol (argileux, sablo-limoneux, et sableux), *F. albida* a été toujours l'espèce qui stockait toujours le plus de carbone, de façon significative, dans sa biomasse (Figure 2.3). La quantité de carbone stockée par le *F. albida* a été plus élevée sur sol sableux que sur sol argileux et sablo-limoneux. L'*A. raddiana* a été la deuxième espèce du groupe qui stockait plus de carbone dans sa biomasse, même si cette différence n'a pas été toujours significative avec le *N. macrophylla*. Dans les différents types de sol, les deux Mimosacées (*A. raddiana* et *F. albida*) ont donc stocké généralement plus de carbone que le *B. aegyptiaca*, le *N. macrophylla* et l'*E. balsamifera*. De façon générale, la quantité totale de carbone stockée par les cinq espèces a été plus élevée dans les sols sableux et sablo-limoneux que dans les sols argileux. La tendance qui se dégageait dans les trois sites de l'étude a montré un ordre décroissant du stock de carbone des cinq espèces schématisé comme suit : $F. albida > A. raddiana \geq N. macrophylla \geq B. aegyptiaca > Euphorbia balsamifera$.

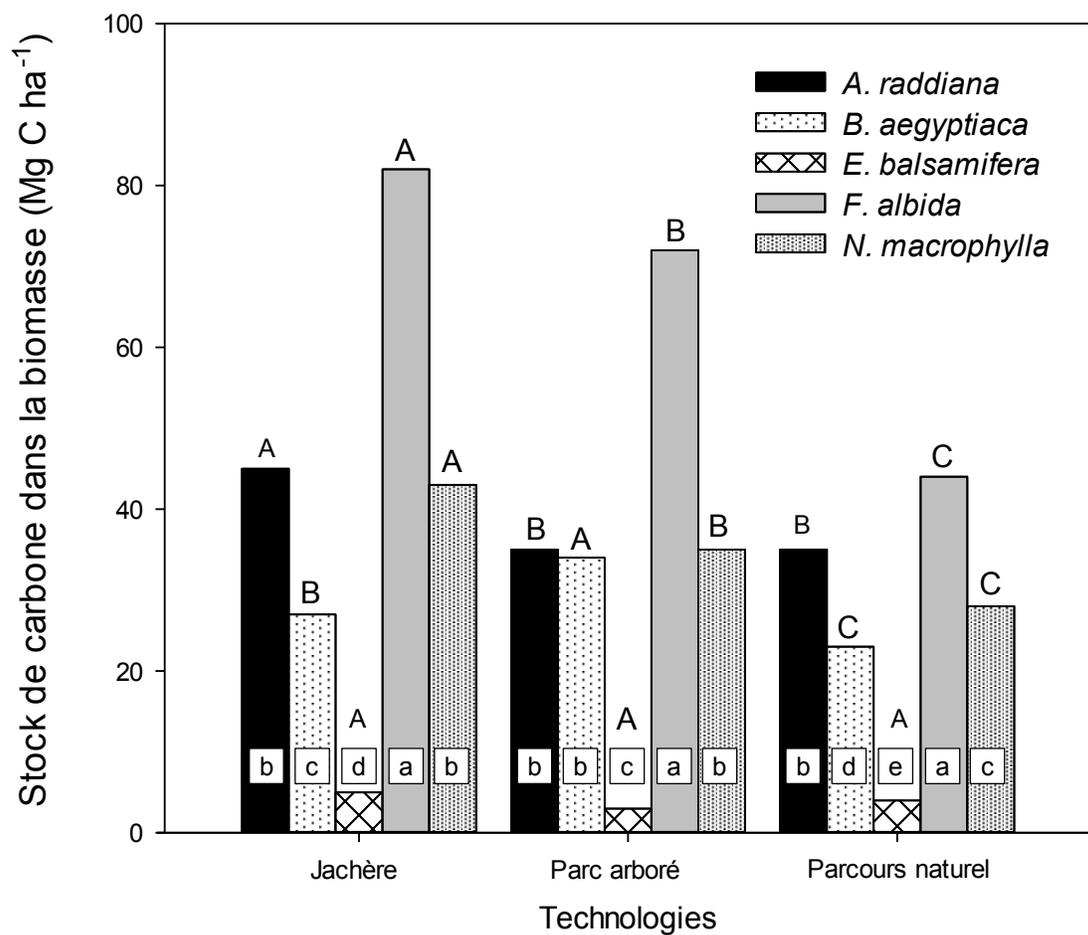


Figure 2.2 : Influence de l'interaction entre la technologie et l'espèce pour la quantité de carbone stockée dans la biomasse aérienne et épigée dans les sites de Gabar, Ndiayène et Wakhal diam. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les espèces à l'intérieur de chaque technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour la même espèce.

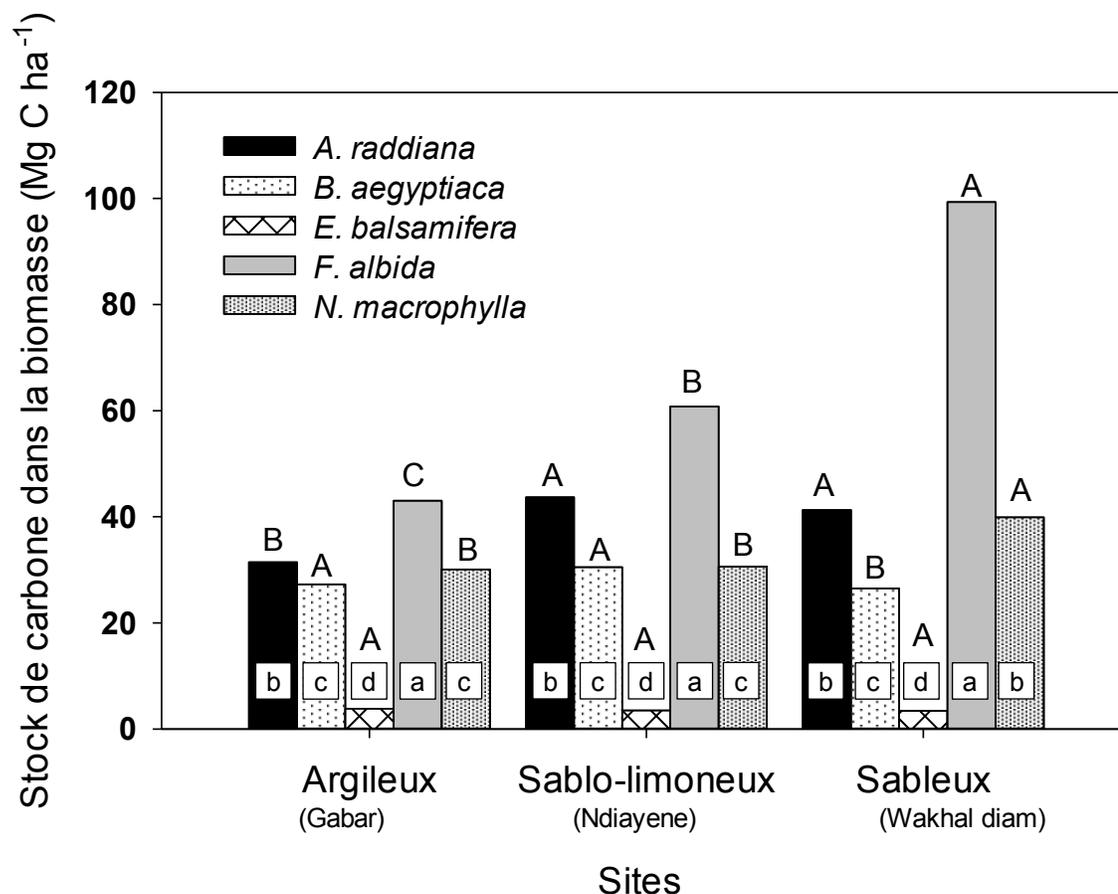


Figure 2.3 : Influence de l'interaction entre la texture de sol et l'espèce pour la quantité de carbone stockée dans la biomasse aérienne et épigée dans les sites de Gabar, Ndiayène et Wakhal diam. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les espèces à l'intérieur de chaque texture de sol. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre textures de sol pour la même espèce.

2.2. Le carbone stocké dans le sol

Dans chacune des trois technologies, les sols argileux (A) ont stocké significativement plus de carbone, suivis des sols sablo-limoneux (SL) et sableux (S) (Figure 2.4). Pour l'ensemble des trois types de sol, ce sont les jachères (JA) qui ont stocké significativement le plus de carbone, suivies des parcours naturels (PN) et des parcs arborés (PA).

La tendance de la quantité de carbone stockée par les trois textures de sols dans les trois technologies a été la suivante : $A > SL \geq S$. Relativement à la quantité totale de carbone

stockée par les trois technologies à travers les trois textures de sol, la tendance suivante a été observée: JA > PN ≥ PA (Figure 2.4).

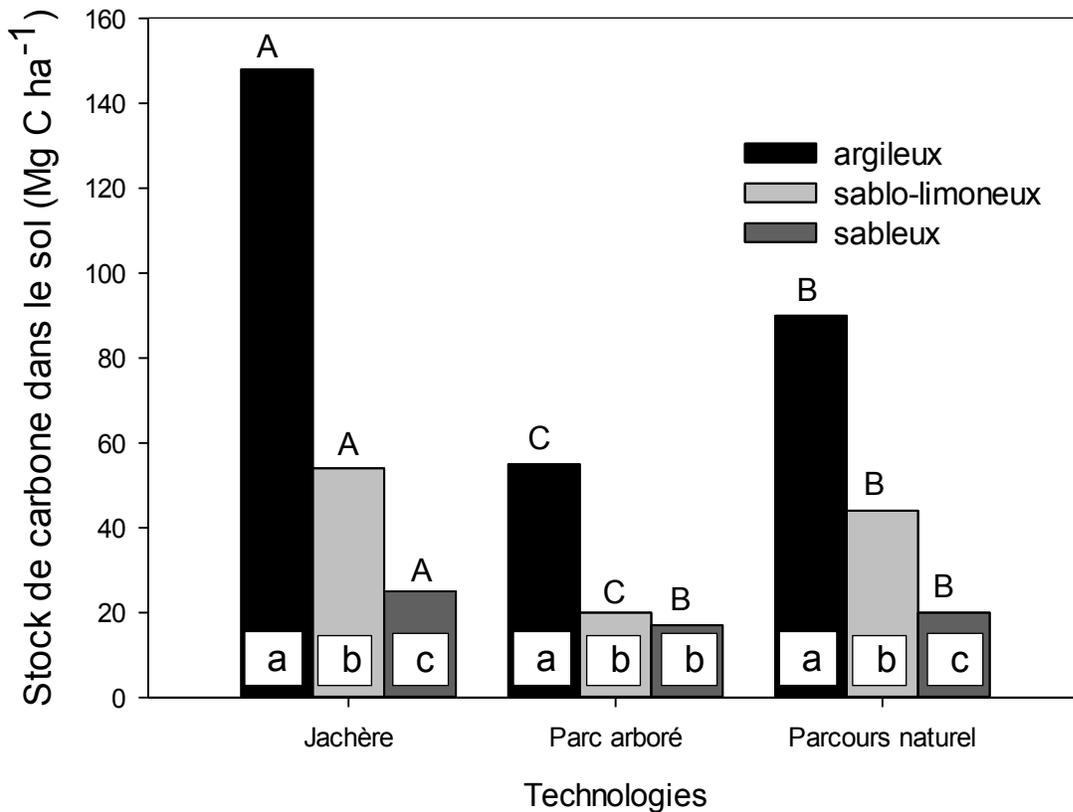


Figure 2.4 : Influence de l'interaction entre la technologie et la texture de sol pour la quantité de carbone stockée dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les textures de sol à l'intérieur de chaque technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour la même texture de sol.

2.3. Le carbone total stocké dans le système sol-plante

Le carbone du système sol-plante a varié suivant la technologie. Pour l'ensemble biomasse des ligneux et compartiment sol, les stocks significativement les plus élevés ont été affichés par les jachères, suivies des parcours naturels et des parcs arborés, ces derniers affichant les plus faibles quantités (Figure 2.5). Dans les jachères et les parcours naturels, le carbone stocké dans le sol a été significativement supérieur à celui de la biomasse. Par contre dans les parcs arborés la quantité de carbone stockée dans la biomasse a été significativement

supérieure à la quantité de carbone stockée dans le sol. Les jachères ont affiché 67 % et 94 % plus de carbone total que les parcours naturels et les parcs arborés, respectivement. La tendance générale du carbone total stocké dans les trois technologies a suivi cet ordre : JA > PN > PA.

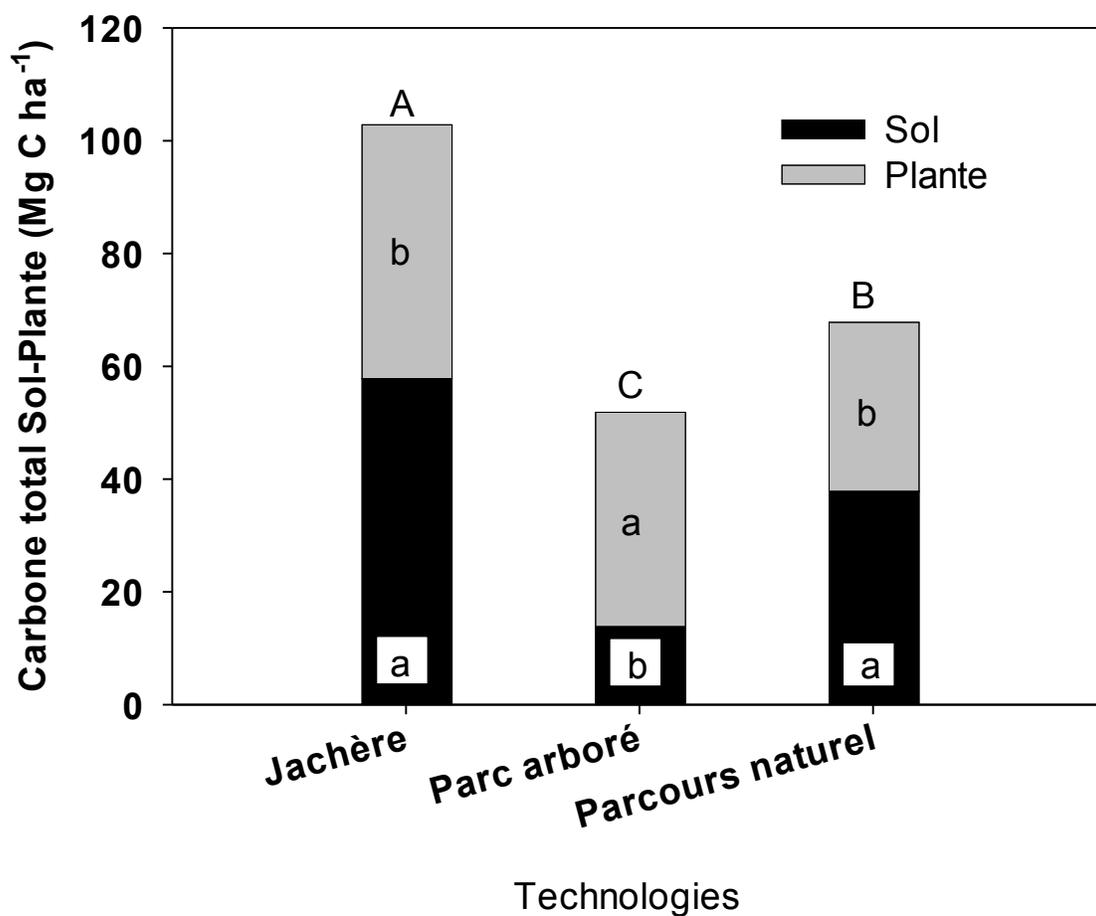


Figure 2.5. : Quantité totale de carbone (sol+plante) stockée dans les technologies agroforestières. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre sol et plante à l'intérieur de chaque technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour le carbone total (sol+plante) stocké.

3. Discussion

3.1. Le carbone stocké dans la biomasse ligneuse

Parmi les cinq espèces étudiées, le *F. albida* a stocké en moyenne plus de carbone dans sa biomasse, et cela quelle que soit la texture de sol et quelle que soit la technologie agroforestière (Figure 2.2). Les pratiques culturales et les conditions pluviométriques étant les mêmes pour l'ensemble des trois sites, et les conditions pédologiques ne variant pas à l'intérieur d'un site, le fait que les individus de l'espèce *F. albida* aient présenté un DHP et une hauteur totale supérieurs (Tableau 2.2) à ceux des quatre autres espèces explique sans doute cette différence. Au Sénégal comme dans toute la zone sahélienne, le parc à *F. albida* figure parmi les plus importants parcs arborés (Boffa, 2000b ; Bayal et al., 2011). La capacité de l'espèce à améliorer la fertilité des sols et à fournir différents autres biens et services aux populations lui confère une protection systématique (Boffa, 2000b ; Larwanou et al., 2006) contre les agressions anthropiques (coupes abusives, émondage). L'*A. raddiana*, qui s'est généralement montré la deuxième espèce stockant le plus de carbone après le *F. albida*, est, comme lui, une Mimosacée fixatrice d'azote bien intégrée dans les terroirs ruraux et jouissant également d'une protection à cause de ses usages multiples (Gouzis et Le Floc'h, 2003). Un plus grand stock de carbone des deux Mimosacées que des trois autres espèces (*B. aegyptiaca*, *E. balsamifera* et *N. macrophylla*) a donc été mesuré. Toutefois, l'âge des arbres, leur DHP et, la protection dont ils sont l'objet ne seraient pas les seuls facteurs à expliquer cette différence de stock de carbone. Des recherches seraient encore nécessaires pour expliquer ce qui, au-delà de ces trois aspects, expliquerait les différences de stocks de carbone entre les Mimosacées et les trois autres espèces. Pour ce faire, un focus pourrait être mis sur les taux de croissance, la densité racinaire et le *turnover* des racines des cinq espèces étudiées ici.

La quantité totale de carbone stockée dans la biomasse des cinq espèces a été plus importante dans les jachères que dans les parcs arborés et les parcours naturels, et variait en moyenne entre 5 et 82 Mg C ha⁻¹ (Figure 2.2). Dans les trois sites de l'étude, les parcs arborés affichaient un potentiel de stock de carbone moyen de 36 Mg C ha⁻¹ dans la biomasse des espèces (Figure 2.2). Au Mali, Takimoto et al. (2008) ont trouvé dans un parc à *F. albida* 57 Mg C ha⁻¹. Ces différences entre les deux études pourraient être dues à des

caractères dendrométriques comme le DHP et la hauteur qui caractérisent chaque type de parcs. D'après Takimoto et *al.* (2008), les espèces agroforestières des parcs de Ségou présentent des DHP et des hauteurs plus élevés que ceux de la région des Niayes, soit respectivement 13 m et 59 cm contre en moyenne 6 m et 33 cm (Tableau 2.4). Les travaux de Liu et *al.* (2004) dans le Vélingara, au sud du Sénégal ont quant à eux montré que la biomasse ligneuse dans les jachères et les parcs arborés était, respectivement, de 29 et 21 Mg C ha⁻¹. Ces valeurs sont inférieures à celles trouvées dans la zone des Niayes, soit 40 Mg C ha⁻¹ pour les jachères, et 36 Mg C ha⁻¹ pour les parcs arborés. Les paramètres DHP et de hauteur ne peuvent pas être évoqués ici pour expliquer les différences entre les deux zones, car ces auteurs ne fournissent pas de détails sur ces paramètres. Cependant, le fait que le commerce du bois occasionne, dans le Vélingara, des réductions de stocks de carbone à hauteur de 20 Mg C ha⁻¹ (Liu et *al.*, 2004), alors que l'interdiction de l'exploitation du bois dans la zone des Niayes (Code Forestier du Sénégal, 1999) favorise ces stocks, pourrait être l'une des explications de ces différences.

Les actions anthropiques pourraient expliquer pour leur part les différences de stock de carbone observées entre les trois technologies agroforestières de la zone des Niayes. En général, la pression exercée sur les formations ligneuses reste très forte dans la zone des Niayes (Faye, 2010). Cette pression est plus accentuée sur les parcours naturels, aussi bien en saison sèche qu'en saison des pluies. En saison des pluies, les parcours naturels sont très souvent en surpâturage (Annexe 2.5, Photo 6), et les bergers n'hésitent pas à procéder à de l'émondage pour compléter l'alimentation du bétail (Diao, 1991). Par ailleurs, dans les zones rurales du Sénégal, comme un peu partout dans le Sahel, en saison sèche, le pâturage herbacé se faisant rare, le fourrage ligneux reste la seule alternative pour l'alimentation du bétail (Akpo et *al.*, 1995; Sarr et *al.*, 2013). A cette période de l'année, dans la zone de Niayes, des espèces comme *F. albida* et *A. raddiana* font l'objet d'émondages sévères. Or, ce type d'émondage est plus fréquent dans les parcours naturels, très vastes en étendue, et considérés comme un bien commun, que dans les jachères et les parcs arborés où, l'émondage est généralement interdit et les espèces rigoureusement surveillées. L'émondage répétitif (tous les ans) qui sévit dans les parcours naturels de la zone de l'étude a un effet dépressif sur les arbres et affecte négativement leur croissance (Peltier et *al.*, 2007). Dans les Niayes où l'élevage extensif est la forme d'élevage la plus pratiquée (Diao,

1991), il n'est donc pas surprenant que les jachères et les parcs arborés moins émondés fournissent plus de biomasse que les parcours naturels.

Le carbone stocké dans la biomasse des cinq espèces a également varié en fonction de la texture de sol (Figure 2.3). Les deux Mimosacées *A. raddiana* et *F. albida* ont stocké plus de carbone dans leur biomasse, et cela quelle que soit la texture de sol. Dans des sols où l'azote constitue l'un des principaux facteurs limitants (Waneukem et Ganry, 1992), la capacité des espèces *F. albida* et *A. raddiana* à fixer l'azote pourrait leur conférer plus de possibilités de croissance en diamètre et en hauteur par rapport aux autres espèces non fixatrices d'azote. Généralement, le carbone stocké par le *B. aegyptiaca*, l'*E. balsamifera* et le *N. macrophylla* n'a pas significativement varié, ou a lors très peu, à travers les trois textures de sol (Figure 2.3). Par contre, chez le *F. albida* et l'*A. raddiana*, les stocks de carbone dans la biomasse ont été significativement plus élevés sur sol sableux et sablo-limoneux que sur sol argileux. Or, les sols argileux étant plus riches en matière organique que les sols sableux et sablo-limoneux (Khouma, 1998 ; Khouma et al., 2004 ; Ndoye et al., 2006), on aurait pu s'attendre à ce que les espèces agroforestières affichent de plus forts stocks de carbone dans ces sols. S'il est vrai que l'état actuel des résultats de cette étude ne permet pas d'expliquer ces différences, des observations directes pourraient donner des esquisses d'explication. En effet, comme cela a été observé dans cette étude (Tableau 2.4) et relaté par certains auteurs (Fall et al., 2001), en partant du continent (sols sableux à sablo-limoneux) vers le littoral (sol argileux), la végétation ligneuse des Niayes diminue en hauteur et en vigueur. Les cinq espèces agroforestières ont affiché des hauteurs et des DBH plus élevés vers le continent (Wakhal diam et Ndiayene) que vers le littoral (Gabar) (Tableau 2.4). L'influence des brises marines et des embruns marins pourrait avoir plus d'effet dépressif sur les ligneux plus proches du littoral que sur les ligneux continentaux.

De ce paragraphe, il ressort que l'hypothèse qui consistait à dire que le carbone stocké dans la biomasse variait en fonction de l'espèce et de la technologie a été vérifiée. Il en est ressorti également une importante information relative à la capacité de chaque espèce agroforestière à stocker du carbone dans sa biomasse. De ce fait, une stratégie de lutte contre la dégradation des sols des Niayes se dégage. Elle pourrait consister à encourager l'implantation des jachères dans la zone avec des espèces agroforestières à fort potentiel de stock de carbone comme le *F. albida* et l'*A. raddiana*.

3.2. Le carbone stocké dans le sol

Dans les trois sites de l'étude, les jachères ont stocké plus de carbone dans le sol que les parcours naturels et les parcs arborés (Figure 2.4). Pour les jachères, la quantité de carbone stockée dans le profil 0-100 cm a été en moyenne plus élevée dans les sols argileux (148 Mg C ha⁻¹) que dans les sols sablo-limoneux (54 Mg C ha⁻¹) et sableux (20 Mg C ha⁻¹). Après les jachères, ce sont les parcours naturels qui ont stocké plus de carbone, avec 25, 44, et 90 Mg C ha⁻¹ sur sols sableux, sablo-limoneux et argileux, respectivement, alors que pour les parcs arborés, les stocks sont de 17, 20 et 55 Mg C ha⁻¹ pour les mêmes textures du sol, respectivement. Ces valeurs trouvées dans les parcs arborés des sols sableux et sablo-limoneux de la zone des Niayes sont inférieures à celles qui ont été trouvées par Takimoto *et al.* (2008) dans la même profondeur sur sols sableux au Mali, soit 30 Mg C ha⁻¹. La densité des arbres dans les parcs arborés de Ségou (21 ha⁻¹) étant supérieure à celle des parcs arborés des Niayes (11 ha⁻¹ ; voir tableau 2.4), la différence de stock de carbone dans les sols des deux zones pourrait en découler.

Comparés aux stocks de carbone sur 100 cm de profondeur des petits (119,3 Mg C ha⁻¹) et grands (108 Mg C ha⁻¹) jardins de case de Kerala, en Inde (Saha *et al.*, 2009 ; 2010), le carbone stocké par les parcs arborés et les parcours naturels des Niayes à la même profondeur reste largement inférieur. Ces différences peuvent être liées soit à la pluviométrie (2783 mm à Kerala contre en moyenne 300 mm à Léona), soit aux pratiques culturales et à la diversité des espèces ligneuses qui ne sont pas forcément les mêmes dans les deux zones. En effet, les jardins de case qui, de par leur composition et leur structure, se rapprochent plus des forêts (Saha *et al.*, 2009) que des cultures agricoles, présentent une densité et une diversité d'espèces plus élevée que les parcs arborés et les parcours naturels de la zone semi-aride des Niayes, plus perturbés, et présentant une couverture végétale discontinue et à faible densité d'espèces (Tableau 2.4). Or, dans un milieu, plus la diversité et la densité des espèces est élevée, plus il y a une utilisation efficace des ressources du sol avec un recyclage des éléments nutritifs et une augmentation de la matière organique du sol (Saha *et al.*, 2009), ce qui conduit à une production primaire nette et à un stockage de carbone élevés (Montagnini et Nair, 2004 ; Kirby et Potvin, 2007 ; Takimoto *et al.*, 2008 ; Saha *et al.*, 2009). Les systèmes agroforestiers à forte densité d'arbres stockent donc plus de carbone dans le sol que ceux à densité plus faible (Saha *et al.*, 2010).

Que l'on se trouve dans n'importe quelle texture de sol, les jachères ont toujours affiché un stock de carbone du sol plus important que les parcs arborés et les parcours naturels. Cette tendance pourrait être expliquée par le maintien des ligneux, la gestion des feux de brousse et la restitution organique dans les jachères (Manley et *al.*, 2002). En plus de la litière des feuilles, la partie racinaire des herbacées sous jachère contribue essentiellement à l'accroissement des teneurs en carbone de ces sols (Somé et *al.*, 1999 ; Somé et *al.*, 2007), à l'opposé des zones de cultures comme les parcs arborés où il n'y a pas de tapis herbacé (l'herbe est sarclée au moment des cultures en hivernage) et où presque tous les résidus de récolte s'exportent en saison sèche (Manley, 1994). Dans la zone des Niayes comme partout dans les zones rurale du Sénégal, les ligneux et les herbacées jouent un rôle important dans la protection des sols et dans l'alimentation humaine et animale (Sarr, et *al.*, 2013). Cependant, les activités d'émondage, de coupes sévères, de piétinement et de broutage réduisent radicalement la biomasse ligneuse et herbacée d'une saison à l'autre (Hierniaux et Le Houérou, 2006 ; Sarr, et *al.*, 2013), ce qui pourrait affecter la reconstitution des stocks de matière organique dans le sol des parcours (Howlett et *al.*, 2011) de la zone de l'étude.

Dans les trois sites, les sols argileux, plus riches en agrégats et en argile (Khouma, 2004), ont tendance à stocker plus de carbone que les sols sablo-limoneux et sableux. La présence de poches tourbeuses de dimensions variables localisées à des profondeurs de 50 cm dans les sols argileux de Gabar pourrait expliquer les importantes quantités de carbone stockées dans cette texture du sol. D'autres études mentionnent la présence de tourbe dans les sols de la Niaye dans les 100 cm de profondeur (Fall, 1986; Kagni, 1989). Les agrégats et l'argile du sol contribuent par ailleurs au stockage du carbone du sol (Olchin et *al.*, 2008 ; Gupta et *al.*, 2009). Le carbone étant positivement corrélé aux agrégats du sol (Razafimbelo et *al.*, 2010) et aux teneurs en limon et en argile (Takimoto et *al.*, 2008), les sols argileux, qui présentent plus d'agrégats et d'argile que les sols sableux et sablo-limoneux, pourraient présenter du carbone plus stable dans cete texture de sol de la zone des Niayes. En effet, les agrégats protègent le carbone contre la dégradation due aux activités des microbes et des enzymes (Balesdent et *al.*, 2000; Shrestha et *al.*, 2007). Le mode d'utilisation des terres influence par ailleurs la stabilité des agrégats du sol (Barthes et Roose, 2002 ; Burri et *al.*, 2009). Les pratiques culturales comme le labour brisent les agrégats et libèrent ainsi le

carbone du sol (Six et *al.*, 2002). Ainsi, le carbone sera plus stable dans un sol moins perturbé comme celui des jachères (Annexe 2.3, photo 3), que dans un sol à perturbation constante (Cerdà, 2000) comme ceux des parcs arborés (Annexe 2.4, photos 4 et 5) et des parcours naturels (Annexe 2.5, photos 6 et 7).

Dans les sols argileux pourvus d'agrégats, le fait que le carbone soit plus stable se traduit par une plus lente minéralisation de la matière organique (Christensen, 2002). Dans les sols sableux et sablo-limoneux à structure particulaire comme ceux des Niayes (Khouma et *al.*, 2004), la biodégradation de la matière organique serait plus importante et son taux de minéralisation plus élevé (Hassink et *al.*, 1993). La matière organique et la texture du sol (% d'argile) seraient donc les principaux déterminants de la stabilité des agrégats (Young, 1989), et conditionneraient le stockage du carbone dans les trois types du sol (Ridder et Keulen, 1990; Boix-Fayos et *al.*, 2001 ; Serpantié et Ouatarra, 2001; Blanco-Canqui et Lal, 2004). Les sols sableux généralement pauvres en matière organique, sont plus sensibles à la dégradation et à la perte de carbone à cause de leur structure particulaire et du faible pourcentage d'agrégats qu'ils contiennent (Ridder et Keulen, 1990 ; Serpantié et Ouatarra, 2001). Il ressort de ce qui précède que la capacité d'un sol à stocker du carbone dépend du mode d'utilisation des terres (Shrestha et *al.*, 2004; Shrestha et *al.*, 2007; Olchin et *al.*, 2008) et de l'abondance relative des argiles et des sables (Juma, 1993). Par conséquent, dans la zone des Niayes, les stocks de carbone plus élevés dans les sols argileux que dans les sols sablo-limoneux et sableux, confirme l'hypothèse qui consistait à dire que la quantité de carbone stockée variait en fonction de la texture de sol.

3.3. Le carbone total (sol + plante) dans les trois sites de l'étude

Les résultats des trois sites de l'étude ont montré des quantités totales de carbone (biomasse ligneuse + sol) plus importantes dans les jachères (103 Mg C ha⁻¹) que dans les parcours naturels (68 Mg C ha⁻¹) et les parcs arborés (52 Mg C ha⁻¹) (Figure 2.5). Des recherches sur les stocks de carbone total du système sol-plante ont été menées dans les principales technologies agroforestières du Mali (Takimoto et *al.*, 2008) et du Sénégal (Liu et *al.*, 2004; Tshakert et *al.* 2004; Woomer et *al.* 2004). Nos mesures ont porté sur une profondeur de 100 cm, alors que l'essentiel des études portant sur le stock de carbone sol-plante dans les systèmes agroforestiers ont mesuré les stocks des profondeurs de sol entre

0-20 et 20-40 cm (Liu et *al.*, 2004; Tshakert et *al.* 2004; Woomeer et *al.* 2004; Sauer et *al.*, 2006; Kirby et Potvin, 2007; Dossa et *al.*, 2008; Baley et *al.*, 2009; Gupta et *al.*, 2009). Cependant, au Mali, dans la région de Ségou, Takimoto et *al.* (2008) ont trouvé dans le sol (0-100 cm) de parcs à *Faidherbia albida* des stocks de carbone sol + plante à hauteur de 70 Mg C ha⁻¹. Ces résultats montrent que les parcs arborés de Ségou stockent plus de carbone total sol-plante que les parcs arborés (52 Mg C ha⁻¹) de la zone des Niayes. Comme cela a été souligné précédemment, les DHP et la densité des arbres des parcs de Ségou sont plus élevés que ceux des parcs arborés des Niayes, ce qui pourrait expliquer cette différence de stock.

La tenure des parcelles agroforestières pourrait expliquer en partie la variation du stock de carbone (sol-plante) à travers les trois technologies de la zone de l'étude. En effet, dans les parcs arborés où l'arachide et/ou le haricot constituent les principales cultures annuelles, au moment des récoltes, toute la biomasse est prélevée et mise en tas dans les concessions pour servir par la suite à l'alimentation des chevaux et des ovins. Des activités comme le sarclage des résidus de récolte, la mise en tas des résidus et leur brûlage constituent les principales causes de pertes de matière organique dans les parcelles agricoles comme celles des parcs arborés en Afrique (Koulibaly et *al.*, 2010). Ces pratiques très communes en Afrique sub-saharienne entraînent une forte exportation de matière organique et une perte considérable d'éléments minéraux accumulés dans la biomasse (Manlay et *al.*, 2002).

Dans les parcours naturels pour leur part, l'émondage abusif et le surpâturage qui sévissent dans les pays sahéliens (Hierniaux et Le Houérou, 2006) concourent à l'appauvrissement de la biomasse ligneuse et de la matière organique du sol. Il n'est par ailleurs pas si surprenant que les parcours naturels stockent plus de carbone dans le système sol-plante que les parcs arborés. En effet, bien que pauvres, les sols des parcours sont toujours pourvus de végétation herbacée, et les déjections animales en zone de parcage ou en pâturage libre contribuent à l'accumulation de matière organique dans ces sols (Lhoste et Richard, 1993). Par ailleurs, la présence permanente des arbres et quasi permanente de la couverture herbacée relevée dans les jachères favoriserait le renouvellement de la matière organique (Kaïré, 1999) et contribuerait à relever le niveau de stock de carbone dans les trois types de sol de la zone des Niayes.

Dans le système sol-plante de la zone des Niayes, ce sont toujours les jachères qui favorisent le plus le stock de carbone dans le sol. Il apparaît donc de prime abord que les réflexions doivent porter sur la façon de mieux intégrer les jachères dans les systèmes d'exploitation des Niayes afin de contribuer à relever durablement la fertilité des sols.

4. Conclusion

Dans les trois sites de l'étude, à savoir Gabar, Ndiayene et Wakhal diam, la tendance générale qui se dégage a fait ressortir trois points essentiels : (i) parmi les cinq espèces étudiées, à savoir *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida* et *Neocarya macrophylla*, c'est le *F. albida* et l'*A. raddiana*, les deux Mimosacées du groupe, qui ont présenté le potentiel de stockage de carbone le plus élevé; (ii) les jachères ont stocké plus de carbone que les parcours naturels et les parcs arborés, ces derniers étant les technologies qui ont stocké le moins de carbone dans le système sol-plante; (iii) les sols argileux ont présenté les quantités de carbone les plus élevées, suivis par les sols sablo-limoneux et les sols sableux, ces derniers ayant le plus faible potentiel de stockage de carbone. Diverses raisons pourraient expliquer les variations des stocks de carbone observées à travers les technologies et les textures de sol. La première raison est liée aux pratiques paysannes d'écobuage (le sarclage des herbes, leur mise en tas et leur brûlage), qui ne favorisent aucune restitution des résidus de récolte dans les sols des parcs arborés, ce qui contribue largement à l'appauvrissement de la matière organique dans ces sols. La deuxième raison est relative à l'émondage abusif et au pâturage en toute saison qui contribuent fortement à la dégradation des ligneux et du tapis herbacé dans les parcours naturels, ce qui pourrait expliquer les faibles quantités de carbone qui sont stockées dans la biomasse et le sol. Le renouvellement de la matière organique grâce à la présence des arbres et d'un tapis herbacé quasi permanent expliquerait pour sa part les quantités élevées de carbone stockées dans la biomasse et le sol des jachères du site de l'étude. Notons également la présence d'une tourbe dans les sols argileux, à 50 cm de profondeur qui a certainement contribué à renforcer le potentiel de stock de carbone de ces sols, et à influencer la quantité totale de carbone stockée dans les sols des trois sites.

Deux orientations émergent à travers les résultats de cette étude. La première orientation devrait être axée sur la prise en compte de l'importance des jachères dans le choix des technologies agroforestières en zones semi-arides. Dans un contexte où la fertilisation minérale, qui coûte excessivement cher, n'est pas à la portée du petit producteur, l'une des alternatives viables est la reconstitution de la fertilité des sols par des pratiques biologiques comme les jachères. S'il est vrai que la croissance démographique et les conditions climatiques influencent négativement les ressources ligneuses et les sols en zone

sahélienne, il n'en demeure pas moins que le seul salut pour une population qui vit pour l'essentiel des produits de l'agriculture est la restauration de la fertilité durable des terres de culture. Pour ce faire, des recherches plus poussées sur les jachères améliorées de courte durée à base d'espèces fixatrices d'azote comme l'*A. raddiana* et le *F. albida* pourraient être entreprises dans les zones semi-arides. En ce sens, il faut continuer à mener des études sur les technologies agroforestières et sur les principales espèces agroforestières qui les composent afin d'identifier celles qui, potentiellement, stockent le plus de carbone et contribuent davantage à restaurer la fertilité des sols.

La seconde orientation, qui est très liée à la première, se réfère au suivi du carbone dans les espaces de cultures en zone sub-saharienne. Dans un contexte de changement climatique où il est de plus en plus question de crédits carbone au profit des petits producteurs ruraux, le manque de données sur le potentiel de stockage de carbone des technologies agroforestières en zone sahélienne doit être comblé. Cependant, dans les pays sahéliens, la diversité des technologies agroforestières pratiquées et la complexité de l'environnement physique et socio-économique rendent très souvent les mesures du carbone sur le terrain très aléatoires. À cela s'ajoute la disparité des méthodes d'évaluation du carbone. Les activités de recherche futures devraient mettre beaucoup plus l'accent sur une standardisation des méthodes en tenant compte de la variabilité environnementale et socio-économique qui caractérise chaque zone éco-géographique. Ces recherches doivent aussi se focaliser sur le suivi du carbone dans le temps afin d'en évaluer la dynamique. Un suivi dans certaines fractions du sol pourra également être envisagé pour déterminer l'influence des technologies agroforestières sur les formes du carbone (labile vs stable) dans le profil de sol.

Chapitre III. Étude de la distribution en profondeur des racines fines (RDD) de cinq espèces agroforestières en fonction de trois textures de sol et de trois technologies agroforestières dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal

Résumé

Dans les systèmes agroforestiers d'Afrique subsaharienne, la distribution verticale de la biomasse racinaire des arbres suivant le profil du sol est encore peu documentée. Nous avons évalué la RDD («distribution en profondeur des racines») de cinq espèces ligneuses locales (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida*, *Neocarya macrophylla*) sur trois textures de sol (argileux, sablo-limoneux, sableux) et au sein de trois technologies agroforestières (jachère, parc arboré et parcours naturel) de la zone semi-aride des Niayes au Sénégal, afin de comprendre leur potentiel à contribuer aux stocks du carbone du sol à différentes profondeurs. Les mesures ont porté sur la biomasse racinaire (vivante et morte) contenue dans des carottes de sol prélevées à 1 m du tronc de 405 arbres, suivant cinq profondeurs (0-20 ; 20-40 ; 40-60 ; 60-80 et 80-100 cm). Les cinq espèces ont montré une distribution de la biomasse racinaire globalement différente sur les 100 cm de profondeur. Le maximum de biomasse racinaire de quatre espèces (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Neocarya macrophylla*) a été localisé dans la couche 40-60 cm. *A. raddiana* et *N. macrophylla* les deux espèces sempervirentes ont développé le plus de biomasse à cette profondeur. Toutes les espèces (excepté *F. albida*) ont vu leur biomasse racinaire diminuer au-delà de 60 cm de profondeur. Ce sont les Mimosacées (*A. raddiana*, *F. albida*) qui ont développé la biomasse racinaire totale la plus élevée à travers les 100 cm de profondeur. Dans les différents types de sol et dans les différentes technologies, la RDD des cinq espèces a suivi une courbe en cloche avec en moyenne un minimum (20 g cm^{-3}) à 0-20 et 80-100 cm, et un maximum (43 g cm^{-3}) à 40-60 cm. Le maximum de biomasse a été relevé dans les sols argileux et les jachères, et le minimum de biomasse dans les sols sableux, les parcs arborés et les parcours naturels. La distribution de la biomasse morte a suivi la même tendance.

Évaluer les quantités de biomasse racinaire produites par les espèces agroforestières dans les conditions de sols pauvres des milieux semi-arides pourrait contribuer à mieux estimer leur apport potentiel aux stocks de carbone du sol.

Mots clés : Biomasse racinaires, distribution en profondeur des racines (RDD), espèces sempervirentes, espèces décidues, technologie agroforestière, zones semi-arides, Sénégal.

Introduction

Dans les systèmes agroforestiers des zones semi-arides, la limitation en eau et en éléments nutritifs du sol constitue la principale contrainte au développement des plantes (Smith et *al.*, 1999; Logbo et *al.*, 2011). Dans ce contexte, pour mieux gérer l'accès aux ressources et la productivité des technologies agroforestières, une connaissance de la distribution en profondeur des racines est primordiale. Comme dans plusieurs autres études (Brunner et *al.*, 2008; Barbosa et *al.*, 2012; Fortier et *al.*, 2013; Hajek et *al.*, 2013), nous avons mis l'accent sur les racines fines (diamètre < 2 mm) qui jouent un rôle central dans l'absorption de l'eau et des nutriments, ainsi que dans le stockage et le recyclage du carbone du sol (Jackson et *al.*, 1997; Tufekcioglu et *al.*, 1999; Rosado et *al.*, 2011). Les liens entre le stockage du carbone, la profondeur et les propriétés du sol sont souvent abordés (Jobbagy et Jackson, 2000; Zhou et Shangguan, 2007; Zhang et *al.*, 2012; Schrumpf et *al.*, 2013). Par contre, le lien entre le carbone du sol et la distribution verticale des racines et leur biomasse à travers le profil du sol («root depth distribution, ou RDD») est encore mal compris. Les rares travaux menés sur cet aspect dans des bandes riveraines au Canada (Fortier et *al.*, 2013) et dans un milieu arbustif en Inde (Gong et *al.*, 2012) ont montré que le carbone organique distribué dans le profil du sol était positivement corrélé à la distribution de la biomasse racinaire à travers le même profil. Dès lors, la biomasse des racines fines joue un rôle central dans le maintien ou l'augmentation de la teneur en carbone organique du sol (Fortier et *al.*, 2013).

La distribution verticale des racines et de leur biomasse à travers le profil du sol dépend de plusieurs facteurs dont le climat (la température et l'évapotranspiration), les propriétés du sol (texture, humidité, densité apparente), la disponibilité des nutriments, le mode d'utilisation des terres et l'espèce (Schenk et Jackson, 2002ab; Schenk et Jackson, 2005; Zhou et Shangguan, 2007; Guswa, 2008; Yuan et Chen, 2010; Mueller et *al.*, 2013).

Dans les milieux arides et semi-arides caractérisés par une faible pluviométrie et par une forte évapotranspiration, la distribution en profondeur des racines suit les patrons d'humidité (Zhou et Shangguan, 2007; Rees et Doyle, 2010; Logbo et *al.*, 2011). Dans ces milieux, les plantes ont tendance à distribuer en profondeur leur système racinaire aussi bien dans les sols à fraction sableuse que dans les sols à fractions argileuse, bien que la

distribution des racines tend à être plus profonde dans les sols sableux que dans les sols argileux (Schenk et Jackson, 2005). En effet, les sols à texture particulière présentent une faible capacité de rétention d'eau qui provoque des pertes d'eau par percolation et une distribution plus profonde des racines des arbres (Persson, 1980; Jackson *et al.*, 1996; Pallo *et al.*, 2008; Natake, 2012), tandis que les sols à texture fine, qui retiennent plus d'eau et d'éléments nutritifs, entraînent une distribution moins profonde des racines (Schenk et Jackson, 2005). Toutefois, les sols à texture fine peuvent connaître de profondes fissures en saison sèche qui provoquent, en saison des pluies, une infiltration d'eau en profondeur et conséquemment une distribution plus profonde des racines (Witty *et al.*, 2003). Toujours en zones semi-arides, la déplétion des ressources dans les horizons superficiels du sol (Logbo *et al.*, 2011), la migration du front humide de la surface vers les horizons profonds du sol (Archer *et al.*, 2002; Lynch et Ho, 2005) et le mouvement de translocation qui entraîne les particules fines en profondeur (Dykes et Thornes, 2000) amèneraient les espèces ligneuses à davantage distribuer leurs racines en profondeur (Skinner et Comas, 2010), quel que soit la texture de sol. La production de biomasse des racines fines et leur renouvellement, le taux de matière organique du sol, sa teneur en éléments nutritifs, ainsi que le stockage du carbone sont donc étroitement liés à la migration en profondeur du front humide et des éléments fins qui découlent du mouvement de translocation (Dykes et Thornes, 2000; Jobaggy et Jackson, 2000; Monti et Zatta, 2009; Dodd *et al.*, 2011; Barbhuiya *et al.*, 2012).

La limitation des ressources dans les zones arides et semi-arides amène par ailleurs les plantes à développer des stratégies pour l'utilisation efficace de ces ressources (Smith *et al.*, 1999). Le processus nocturne (appelé «ascenseur hydraulique») au cours duquel les racines des couches profondes font remonter l'eau et les nutriments des profondeurs du sol vers les couches superficielles au profit des plantes à enracinement superficiel (Schroth, 1995; Horton et Hart, 1998; Wright, 2002; Dossa *et al.*, 2008; Dupraz et Liagre, 2008) en est un exemple. L'utilisation des ressources du sol est optimale quand coexistent des espèces à RDD différentes (Wright, 2002; Schenk, 2005; de Kroon *et al.*, 2012; Mueller *et al.*, 2013). Par contre, dans les parcelles agroforestières étudiées ici, la densité des arbres à l'hectare est faible (Lericollais, 1989; Boffa, 2000), ce qui fait que les arbres croissent généralement isolés, et qu'on observe plus d'interactions entre arbres et cultures qu'entre arbres eux-mêmes (Lericollais, 1989; Boffa, 2000; Grouzis et Akpo, 2006). Cependant, les

arbres ont tendance à créer sous leur couvert des îlots de fertilité où les espèces annuelles se développent relativement bien à cause d'une disponibilité accrue en éléments nutritifs (Vandenbeldt, 1991; Grouzis et Akpo, 2006).

La distribution des racines en profondeur peut aussi être affectée par le système d'utilisation des terres. Dans les milieux où le surpâturage sévit, la croissance des racines et la production de biomasse racinaire se trouvent généralement amoindries dans les premiers 10 à 20 cm de profondeur, mais cette surpâturage affecte rarement la distribution de la biomasse racinaire dans les couches plus profondes (Dodd et *al.*, 2011). En plus du stress hydrique saisonnier qui caractérise les zones arides et semi-arides, l'exploitation agricole intensive (comme la surpâturage, la culture itinérante, l'écobuage) provoque souvent une déplétion de matière organique dans les couches superficielles et une consécutive baisse de fertilité, occasionnant ainsi une distribution et une production de biomasse racinaire proportionnellement plus importante dans les couches les plus profondes (Dodd et Mackay, 2011; Dodd et *al.*, 2011; Barbhuya et *al.*, 2012). Par contre, les milieux non perturbés comme les jachères se caractérisent généralement par une plus forte accumulation de matière organique et d'éléments nutritifs dans les couches superficielles du sol, avec une plus grande production de biomasse racinaire dans les couches moins profonde (Barbhuya et *al.*, 2012).

La RDD est également étroitement liée à la distribution de la matière organique à travers le profil du sol (Tufekcioglu et *al.*, 1999) et peut varier selon l'espèce (Guowei et *al.*, 1997; Das et Chaturvedi, 2008). A l'opposé des espèces annuelles, les ligneux des zones semi-arides se caractérisent souvent par une distribution racinaire dans les horizons profonds (Archer et *al.*, 2002). Dans ces milieux, les arbres distribuent plus de racines en profondeur que les arbustes (Schenk, 2005). En forêt tropicale sèche, comme dans les autres milieux limités en eau, les sempervirentes développent généralement un enracinement plus profond pour compenser le déficit en eau, alors que les décidues, qui sont considérées comme des conservatrices (Tomlinson et *al.*, 2013a) et qui perdent leurs feuilles pour minimiser les limitations d'eau, développent leurs racines moins profondément (Canadell et *al.*, 1996; Hasselquist et *al.*, 2010).

La distribution en profondeur des racines des espèces végétales a fait l'objet d'études dans plusieurs biomes différents (Schenk et Jackson, 2002ab; Schenk et Jackson, 2005). Cependant, malgré son importance pour une gestion optimale des sols, notre compréhension de la RDD dans les technologies agroforestières en zones semi-arides, notamment en zone sahélienne, reste très limitée. La présente étude vise à mieux comprendre la distribution en profondeur des racines de cinq espèces agroforestières locales à travers trois technologies agroforestières et trois sols à texture contrastante dans la zone semi-aride des Niayes. La première hypothèse postule que par rapport aux décidues, vu leur besoin d'avoir un accès aux ressources pendant toute l'année (saison sèche et saison pluviale), les espèces sempervirentes distribuent leur biomasse racinaire plus en profondeur, l'arbuste *Euphorbia balsamifera* devrait démontrer un développement racinaire plus superficiel à comparer aux arbres. La deuxième hypothèse postule que la RDD varie suivant la texture de sol; nous nous attendons à observer une exploitation plus profonde dans les sols à texture plus grossière. Finalement, l'augmentation de l'intensité d'usage, selon la technologie agroforestière concernée, devrait aussi provoquer un développement en profondeur des racines fines, en contraste avec la jachère qui est moins perturbée.

1. Méthodologie

1.1. La zone de l'étude

L'étude a été conduite dans la communauté rurale de Léona, située dans la partie nord de la zone des Niayes, région de Louga, au Sénégal. Cette communauté rurale est localisée entre 15°39' et 15°49' de latitude Nord, et 16°21' et 16° 31' de longitude Ouest, et couvre une superficie de 415 km² (Ndoye *et al.*, 2006). La zone est caractérisée par une moyenne pluviométrique annuelle variant entre 300 et 500 mm (Faye, 2010). Les températures moyennes annuelles oscillent entre 15,1 et 22,5 °C en saison fraîche, et entre 29,2 et 32,7 °C en saison sèche (Fall, 1986; Khouma *et al.*, 2004). Trois sites ont été sélectionnés sur la base des villages échantillons du projet FUNCiTree / Projet des Villages du Millénaire (PVM), et en fonction des systèmes d'utilisation des terres les plus communément utilisés. L'étude a été menée sur des technologies agroforestières pratiquées sur des sols argileux, sablo-limoneux et sableux situés respectivement dans les villages de Gabar, Ndiayene et Wakhal diam (Voir Annexe 2.2., Chapitre II).

1.2. La collecte des données

Les données ont été collectées suivant un dispositif expérimental en split-plot. Dans chacun des trois sites, le dispositif était caractérisé par deux facteurs : (i) les technologies agroforestières constituaient le facteur principal avec trois niveaux : les parcs arborés (PA), les jachères (JA) et les parcours naturels (PN); (ii) les espèces agroforestières constituaient le facteur secondaire avec cinq niveaux : *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida*, *Neocarya macrophylla*. Parmi ces cinq espèces figurent deux sempervirentes (*Acacia raddiana* et *Neocarya macrophylla*) et trois décidues (*Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera* et *Faidherbia albida*). L'*A. raddiana* et le *F. albida* sont les deux espèces fixatrices d'azote.

Les mesures ont été effectuées sur trois individus de chacune des cinq espèces que compte chacune des trois technologies pratiquées dans chacune des trois textures de sol, soit : 3 individus *5 espèces*3 technologies*3 blocs*3 textures = 405 individus.

Le prélèvement des racines a été réalisé par carottage au moyen d'une tarière de 120 cm de long composée d'un tube cylindrique de 7 cm de diamètre intérieur (Böhm, 1979) et de 20 cm de long. Les prélèvements se sont déroulés entre juillet et août 2012. Tout autour du

point de carottage sous chaque arbre (individu), les herbes étaient extirpées avec leurs racines. Puis, sous chacun des 405 arbres, un carottage a été effectué à un mètre du tronc de chaque individu, suivant les profondeurs préconisées par Cornelissen *et al.* (2003), soit : (0-20 ; 20-40; 40-60; 60-80; 80-100 cm). Chaque carotte a été conditionnée dans un sac en plastique puis acheminée au laboratoire. Le traitement des carottes s'est fait au fur et à mesure que les prélèvements s'effectuaient.

Au laboratoire, la technique du lavage à la main a été utilisée pour séparer les racines des mottes de terre (Böhm, 1979; Cornelissen *et al.*, 2003). Chaque carotte de sol a été mise dans un seau rempli d'eau, et le contenu remué doucement à la main jusqu'à la dissociation totale des mottes de terre. Deux tamis de mailles différentes (0,25 et 2 mm) ont été utilisés pour récupérer les racines de diamètre inférieur à 2 mm (Cornelissen *et al.*, 2003; Yuan et Chen, 2010). Le plissage, la friabilité et la couleur permettaient de différencier les racines vivantes des mortes (Böhm, 1979; Hayes et Seastedt, 1987; Das et Chaturvedi, 2008). Les racines vivantes étaient très souples, ne cassaient pas quand on les pliait et étaient de couleur pâle. Quant aux racines mortes, elles cassaient aisément au pli et leur couleur était ocre - noire. En plus, à l'opposé des racines vivantes, les racines mortes s'effritaient facilement quand on les frottait entre les doigts. La séparation des racines d'arbres avec les quelques racines d'herbes qui restaient dans les carottes était facile. En effet, les racines des herbes se présentaient sous formes de filaments blancs alors que les racines fines des arbres étaient de couleur ocre-marron. Les racines vivantes et mortes ont été séparées, puis pré-séchées sous abri et séchées au four à 60 °C pendant 72 h (Cornelissen *et al.*, 2003). Le poids sec des racines vivantes et des racines mortes a été déterminé par une balance sensible de type Metler Toledo PB 15 (précision = 0,01 g).

La distribution en profondeur a été exprimée comme étant la masse sèche des racines contenue dans chaque carotte de sol divisée par le volume de sol en relation avec la profondeur (Cornelissen *et al.*, 2003). La RDD indique comment la biomasse racinaire d'une espèce est distribuée verticalement à travers le sol (Cornelissen *et al.*, 2003).

Dans chaque texture de sol abritant les trois technologies, la densité apparente a été déterminée pour cinq profondeurs (0-20; 20-40; 40-60; 60-80; 80-100 cm) (Annexe 3.1.).

1.3. L'analyse des résultats

Toutes les données ont été analysées avec le logiciel SAS v. 9.0 (SAS Institute), et l'analyse de la variance (ANOVA) a été effectuée avec la procédure MIXED. Une transformation logarithmique a été effectuée sur les données brutes pour améliorer l'homogénéité des variances et la normalité de l'erreur. Le test du LSD ($p \leq 0,05$) a été utilisé pour comparer les RDD des espèces à différentes profondeurs sous différents types de sol et différentes technologies. Quand les interactions doubles ont été significatives, nous avons présenté les données en montrant les interactions.

2. Résultats

2.1. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces agroforestières suivant la profondeur du sol dans les trois sites de l'étude

Dans les trois sites de l'étude (Gabar, Ndiayene, Wakhhal diam), la biomasse racinaire des cinq espèces ligneuses (*A. raddiana*, *B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*, *F. albida* et *N. macrophylla*) a varié en fonction de la profondeur du sol ($P \leq 0,05$) (Figure 3.1.). L'*E. balsamifera* a présenté une biomasse racinaire significativement plus élevée que celles de toutes les autres espèces entre 0 et 20 cm. Sa biomasse a culminé (42 g m^{-3}) à 20-40 cm, puis a décru (15 g m^{-3}) entre 40 et 60 cm pour devenir nulle au-delà de 60 cm. L'*A. raddiana*, le *B. aegyptiaca* et le *N. macrophylla* ont présenté une biomasse racinaire qui a augmenté avec la profondeur jusqu'à 60 cm et a diminué au-delà. La biomasse racinaire de l'*A. raddiana* (56 g m^{-3}) et du *N. macrophylla* (56 g m^{-3}) a été significativement plus élevée que celle de *E. Balsamifera* (15 g m^{-3}), du *B. aegyptiaca* (41 g m^{-3}) et du *F. albida* (38 g m^{-3}) à 40-60 cm. L'espèce *F. albida*, quant à elle, a présenté une biomasse racinaire qui a augmenté avec la profondeur. Cette biomasse a été significativement plus élevée que celle des trois autres espèces entre 60 et 100 cm de profondeur (Figure 3.1). Les données de la biomasse racinaire des cinq espèces sont présentées en Annexe 3.2.

La RDD des cinq espèces a été différente suivant les 100 cm de profondeur du sol dans les trois sites de l'étude. Les racines d'*E. balsamifera* ont été distribuées à 0-60 cm de profondeur, dont l'essentiel était localisé à 20-40 cm (Figure 3.1). L'*A. raddiana*, le *B. aegyptiaca* et le *N. macrophylla* ont présenté des RDD très similaires le long des 100 cm de profondeur. Pour ces trois espèces, l'essentiel des racines a été localisé entre 40 et 60 cm. Cependant, les deux sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) ont présenté les plus importantes RDD à cette profondeur.

Parmi les cinq espèces agroforestières, les deux fixatrices d'azote, *A. raddiana* et *F. albida*, ont présenté la biomasse racinaire significativement la plus élevée sur les premiers 100 cm de profondeur (Figure 3.2). La biomasse de *N. macrophylla* et de *B. aegyptiaca* a été intermédiaire, alors que celle d'*E. balsamifera* a été la plus faible.

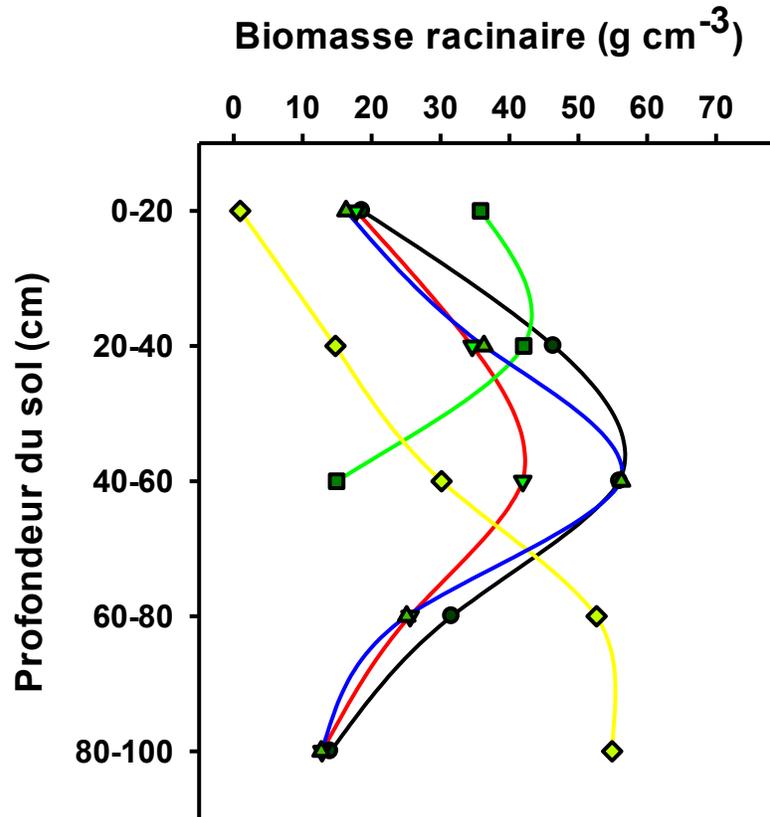


Figure 3.1 : Patron de la distribution en profondeur des racines (RDD) jusqu'à 100 cm de profondeur du sol de cinq espèces agroforestières (*A. raddiana*, *B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*, *F. albida*, *N. macrophylla*) dans les trois sites de l'étude (Gabar, Ndiayène, Wakhall diam). Les lettres minuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les espèces sur une même profondeur de sol.

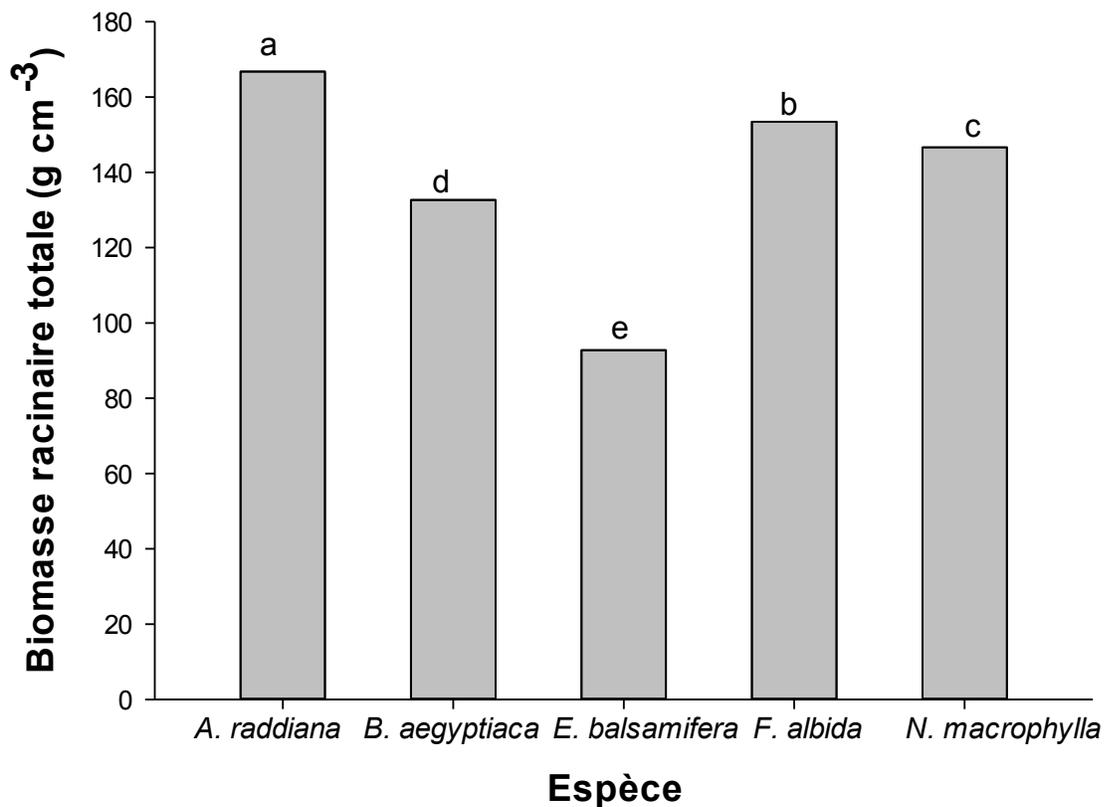


Figure 3.2 : Biomasse racinaire totale par espèce agroforestière sur les 100 cm de profondeur du sol dans les trois sites de l'étude (Gabar, Ndiayène, Wakhal diam). Les moyennes affectées de lettres différentes sont significativement différentes au seuil de probabilité de 0,05 (Test du LSD).

2.2. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces ligneuses en fonction de la texture de sol et de sa profondeur

La biomasse racinaire des cinq espèces agroforestières confondues a varié en fonction de la texture de sol et de sa profondeur. En général, sur l'ensemble des profondeurs, la biomasse la plus élevée a été observée dans les sols argileux, suivis des sols sablo-limoneux et sableux (Figure 3.3.). Dans toutes les textures de sol, de façon significative, la plus faible biomasse racinaire a été observée à 0-20 cm et à 80-100 cm, et la plus élevée à 40-60 cm. Quel que soit la texture de sol, les RDD des espèces ont suivi la même tendance avec une distribution en cloche (Figure 3.3). Le détail des biomasses racinaires distribuées à travers les 100 cm de profondeur, selon la texture du sol, est donné à l'Annexe 3.3.

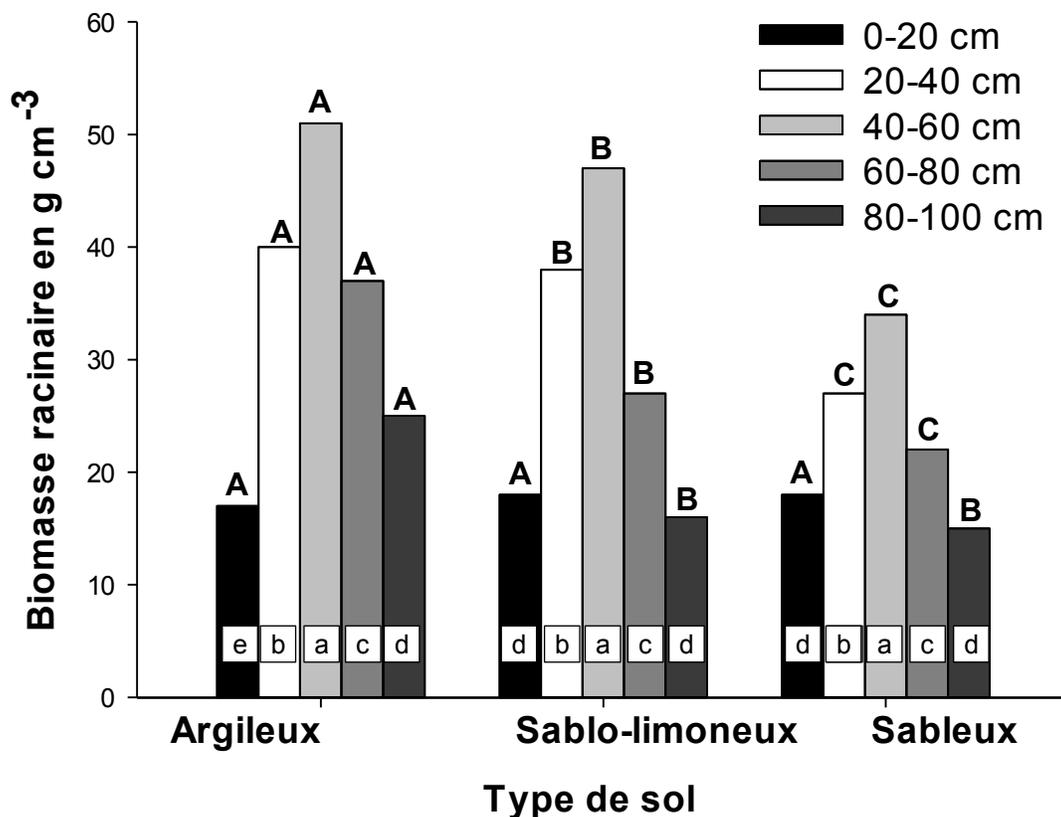


Figure 3.3. : Influence de la texture de sol et de la profondeur du sol sur la biomasse racinaire. Des lettres minuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les profondeurs pour une même texture de sol. Des lettres majuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les textures de sol pour une même profondeur de sol.

2.3. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces ligneuses en fonction de la technologie agroforestière et de la profondeur du sol

La biomasse des cinq espèces agroforestières a varié également suivant la profondeur dans les trois technologies agroforestières (Figure 3.4). En général, pour toutes les profondeurs, la biomasse la plus élevée a été observée dans les jachères. (Figure 3.4). Dans toutes les technologies, la plus faible biomasse racinaire a été observée de façon significative à 0-20 cm et à 80-100 cm. Parmi les technologies, les parcours naturels ont montré la plus faible biomasse racinaire à 0-20 cm et la plus élevée à 80-100 cm (Figure 3.4). Par contre, pour toutes les technologies, la biomasse racinaire la plus élevée a été localisée à 40-60 cm.

Comme pour les types de sol, la RDD des espèces agroforestières a suivi la même tendance, avec une distribution en cloche (Figure 3.4). Le détail des biomasses racinaires distribuées à travers les 100 cm de profondeur, selon la technologie, est donné à l'Annexe 3.4.

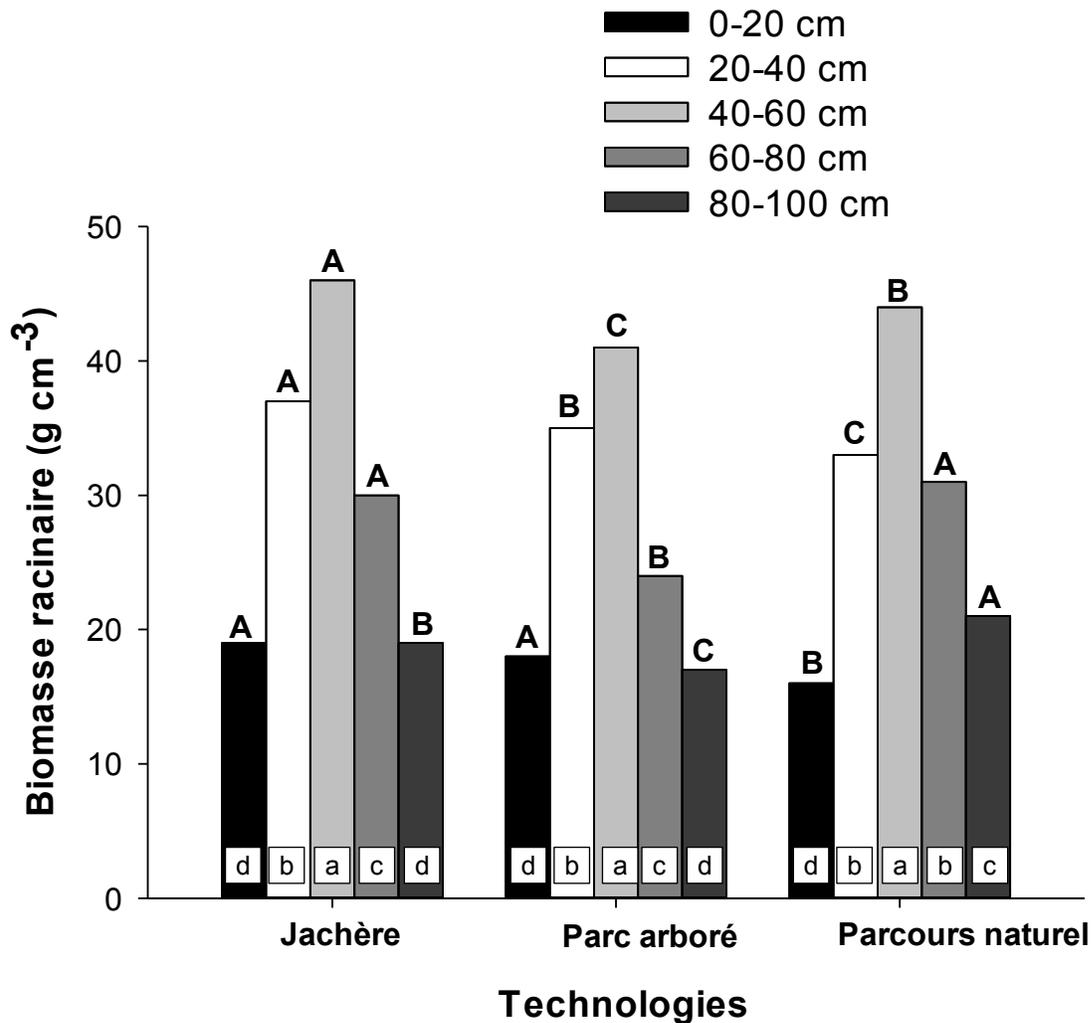


Figure 3.4.: Influence de la technologie agroforestière sur la biomasse racinaire, selon la profondeur du sol. Des lettres minuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les profondeurs pour une même technologie. Des lettres majuscules indiquent des différences significatives ($p \leq 0,05$) entre les technologies agroforestières pour une même profondeur de sol.

2.4. La biomasse des racines vivantes et mortes suivant la texture de sol, l'espèce ligneuse et la profondeur du sol dans les trois sites de l'étude

Dans les trois sites de l'étude, qu'il s'agisse de la texture de sol, de l'espèce agroforestière ou de la profondeur du sol, on a noté une faible quantité de biomasse morte (Bm) (Annexe 3.5); la quantité moyenne de biomasse morte est de 5 g m^{-3} ($p \leq 0,05$) pour toutes les espèces (pas de différence significative selon l'espèce). La distribution en profondeur de la Bm est similaire à celle de la biomasse des racines vivantes (Bv) (Annexe 3.5), et la plus grande proportion (7 g cm^{-3}) se retrouve à 40-60 cm de profondeur. La Bm et sa proportion ont été plus faibles dans les sols à texture sableuse.

3. Discussion des résultats

3.1. La distribution de la biomasse racinaire des différentes espèces agroforestières suivant la profondeur du sol

Les travaux sur la distribution en profondeur des racines dans les systèmes agroforestiers sont encore rares. Dans la zone semi-aride des Niayes, à l'exception du *F. albida* dont 70 % de la biomasse racinaire a été localisée en dessous des 60 cm de profondeur, l'essentiel de la biomasse racinaire des autres espèces (*A. raddiana* (73 %), *E. balsamifera* (100 %), *B. aegyptiaca* (71 %), *N. macrophylla* (74 %)) distribuée sur 100 cm de profondeur était localisée dans les premiers 60 cm. Ceci est conforme aux résultats de certains travaux menés sur d'autres systèmes. Jackson et al. (1996) ont ainsi noté qu'en forêts tropicales, 75 % de la biomasse racinaire était distribuée dans les 50 premiers cm de profondeur. De même, des recherches menées par Rob Groot et al. (1998) sur des espèces fourragères (*Andropogon gayanus*, *Vigna unguilata* et *Stylosanthes hamata*) dans des sols sableux au Mali ont montré que 90 % de la biomasse racinaire était concentrée dans les 60 premiers cm de profondeur. Dans un système agroforestier de Bihar en zone humide en Inde, Das et Chaturvedi (2008) ont même trouvé que 47 à 91 % de la biomasse racinaire des arbres (*Acacia auriculiformis*, *Azadirachta indica*, *Bauhinia variegata*, *Bombax ceiba*, *Wendlandia exserta*) était distribuée dans les 20 premiers cm de profondeur. La différence de pluviométrie pourrait expliquer l'enracinement moins profond à Bihar. La pluviométrie relativement élevée (1160 mm/an), contrairement aux conditions de notre propre expérience, amènerait les espèces ligneuses à développer moins de racines en profondeur. Par contraste, un déficit pluviométrique dans la zone des Niayes (300 mm/an) amènerait les espèces ligneuses à distribuer leurs racines en profondeur, suite à une migration du front humide en profondeur (Logbo et al., 2011). Dans les milieux à pluviométrie déficitaire, les espèces ont tendance à développer un enracinement profond (Schenk et Jackson, 2002a; Schenk et Jackson, 2005).

Dans les Niayes, la distribution de la biomasse racinaire des espèces *A. raddiana*, *E. balsamifera*, *B. aegyptiaca* et *N. macrophylla* augmente jusqu'à 60 cm de profondeur, puis diminue ou devient nulle (*E. balsamifera*) au-delà. Parmi les décidues des trois sites de l'étude (*E. balsamifera*, *B. aegyptiaca* et *F. albida*), seule le *F. albida* développe une

importante biomasse racinaire à 80-100 cm de profondeur. A cette même profondeur, l'*E. balsamifera* montre une absence de biomasse racinaire et le *B. aegyptiaca* une faible biomasse. Ce ne sont donc pas toutes les décidues qui distribuent leur biomasse racinaire jusqu'à 100 cm de profondeur. Le *F. albida* est réputé être une essence à enracinement profond, et son système racinaire peut descendre à plus de 30 m de profondeur selon certaines études (Dupuy et Dreyfus, 1992; Depommier, 1996). C'est aussi la seule espèce d'arbre locale qui garde ses feuilles en saison sèche et les perd en saison des pluies (phénologie inversée) et doit pour cette raison développer un enracinement profond pour compenser les pertes d'eau par transpiration. Donc, dans la zone des Niayes, le *F. albida* pourrait même présenter une importante biomasse racinaire au-delà de 100 cm de profondeur.

L'*E. balsamifera* est la seule espèce dont la distribution de la biomasse racinaire n'excède pas les 60 cm de profondeur. Deux raisons pourraient expliquer l'enracinement superficiel de l'*E. balsamifera*. Premièrement, la distribution des racines dans le profil du sol est généralement plus superficielle chez les arbustes que chez les arbres (Schenk, 2005). Par ailleurs, l'*E. balsamifera* est une plante succulente qui peut garder dans ses tissus une importante quantité d'eau qui lui permet non seulement de résister à la sécheresse pendant plusieurs mois, mais aussi d'éviter des prospections racinaires profondes à la recherche d'humidité (Birnbaum, 2012).

Dans les trois sites, les racines des espèces excepté le *F. albida*, sont plus densément distribuées à 40-60 cm de profondeur, et ce sont les deux espèces sempervirentes, l'*A. raddiana* et le *N. macrophylla*, qui présentent la plus forte biomasse racinaire à cette profondeur. Dans un milieu aux sols limités en ressources comme ceux de la zone de Niayes, la différence de distribution de biomasse racinaire observée entre sempervirentes et décidues découle de la stratégie adaptative développée par chaque espèce, c'est-à-dire de sa capacité d'acquisition ou de conservation des ressources du milieu. Dans tous les cas, les conditions d'aridité requièrent plus de racines pour que la plante puisse prospector large et en profondeur afin de compenser les pertes en eau (Tomlinson et al., 2013a).

En général, dans les milieux aux sols pauvres, les espèces ligneuses croissent lentement, et ont tendance à conserver les ressources du milieu avec une longue durée de vie des feuilles

(Reich *et al.*, 1992; Wright *et al.*, 2001; Orwin *et al.*, 2010). Dans la zone des Niayes, les sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) et les décidues (*E. balsamifera*, *B. aegyptiaca* et *F. albida*) sont toutes des espèces à croissance lente inféodées à un milieu limité en ressources. Elles devraient, pour cette raison, conserver les ressources du milieu. Cependant, les sempervirentes, qui ne perdent pas leurs feuilles et qui maintiennent leurs activités photosynthétiques toute l'année, se comporteraient plutôt comme des espèces d'acquisition comparées aux décidues. A cause de leur capacité à développer des symbioses avec les rhizobium, ce qui augmente leur accès à l'azote, les acacias, notamment, présentent généralement un taux de croissance plus élevé que les espèces non fixatrices d'azote (Njiti et Galiana, 1996; Founoune *et al.*, 2002). Des études ont montré que le taux de croissance de l'*A. raddiana* est généralement plus élevé que celui du *B. aegyptiaca* (Laminou Manzo *et al.*, 2009) et du *F. albida* (Cazet, 1989), qui est cependant un fixateur lui aussi. Nous n'avons pas pu trouver des travaux comparant le taux de croissance du *N. macrophylla* avec celui des autres espèces. Cependant, le caractère sempervirent du *N. macrophylla* lui confère une capacité à explorer plus de volume de sol, à avoir plus d'accès aux ressources du sol et donc à se développer plus rapidement que les décidues qui, en saison sèche, mènent une «vie ralentie».

Des cinq espèces, ce sont les espèces sempervirentes et le *F. albida* qui présentent la biomasse racinaire la plus élevée sur les 100 cm de profondeur. L'*A. raddiana* et le *N. macrophylla* présentent respectivement une biomasse racinaire de 167 et 147 g cm⁻³, comparativement à 153 g cm⁻³ pour le *F. albida* et, pour les deux décidues, *B. aegyptiaca* et *E. balsamifera*, 133 et 93 g cm⁻³, respectivement. Les raisons évoquées plus haut pourraient expliquer le fait que les sempervirentes développent plus de biomasse racinaire que ces décidues. Dans les zones sèches, la disponibilité de l'eau dans les sols augmente avec la profondeur (Schenk et Jackson, 2002b; Lynch et Ho, 2005; Schenk et Jackson, 2005). Les sempervirentes doivent réduire leur surface foliaire et développer un enracinement profond pour atteindre les couches humides profondes (Hasselquist *et al.*, 2010) afin de compenser les pertes en eau dues à leurs activités continues de photosynthèse. Tout en adoptant une stratégie de réduction de leur développement racinaire, les décidues perdent quant à elles leurs feuilles pour minimiser les pertes en eau (Walters and Reich, 1999; Hasselquist *et al.*, 2010) durant la saison sèche.

En plus du caractère sempervirent qui occasionnerait des biomasses racinaires élevées, il y a le caractère symbiotique lié à la fixation de N_2 qui est un facteur clé dans les sols pauvres comme ceux de la zone des Niayes. L'*A. raddiana* et le *F. albida*, les deux espèces fixatrices d'azote du groupe, présentent en moyenne les biomasses racinaires les plus élevées sur le premier mètre de profondeur. L'effet des rhizobium entraîne chez les acacias une extension du système racinaire et une forte production de biomasse racinaire (Cornet et Diem, 1982; Duponnois et *al.*, 2005; Diagne et *al.*, 2013). La présence de rhizobium dans le système racinaire de l'*A. raddiana* et du *F. albida* pourrait expliquer en partie les biomasses racinaires élevées développées par les deux espèces sur les 100 premiers cm de profondeur.

3.2. La distribution en profondeur de la biomasse racinaire des espèces agroforestières en fonction de la texture de sol

L'essentiel de la biomasse des espèces agroforestières se retrouve dans les 60 premiers cm du sol, avec un pic entre 40 et 60 cm de profondeur dans tous les types de sol, malgré leurs différences de texture. Dans les trois textures de sol, la biomasse racinaire augmente jusqu'à 60 cm de profondeur et diminue au-delà. La tendance à la distribution en profondeur de la biomasse racinaire des espèces dans les sols des Niayes s'explique vraisemblablement par des horizons de surface qui s'assèchent très vite et par une migration du front humide en profondeur (Pallo et *al.*, 2008; Logbo et *al.*, 2011). Dans les milieux arides et semi-arides, la distribution de la biomasse racinaire à travers les profils du sol suit des patrons d'humidité et augmente avec la profondeur, (Lehmann et *al.*, 1998; Lynch et Ho, 2005; Zhou et Shanguan, 2007; Rees et Doyle, 2010; Logbo et *al.*, 2011). La fertilité du sol est également fortement liée à ces patrons d'humidité qui stimulent la production de biomasse racinaire (Logbo et *al.*, 2011). Cette biomasse racinaire facilite le stockage et l'utilisation de l'eau (Archer et *al.*, 2002); elle est aussi source de litière racinaire et de rhizodéposition, dont découlent les principaux éléments nutritifs du sol (Rees et *al.*, 2005; Drénou et *al.*, 2006; Balesdent et *al.*, 2011).

La texture du sol influence plus généralement la biomasse totale des racines dans le profil; ce sont les sols argileux qui présentent les biomasses les plus élevées, suivis des sols sablo-limoneux et sableux. Les faibles quantités de biomasse racinaire retrouvées dans les sols

sableux seraient liées à leur structure particulière avec peu d'agrégats, et leur pauvreté en matière organique (Khouma et *al.*, 2004; Pallo et *al.*, 2008). Le fait que les sols argileux retiennent plus de matière organique (Khouma, 2004; Ndiaye et *al.*, 2012) expliquerait leur plus forte production de biomasse racinaire; la matière organique y est mieux protégée de la décomposition par la présence des agrégats. Leur capacité d'échange cationique (CEC) et leur disponibilité en éléments nutritifs plus élevées provoqueraient également une plus grande production de biomasse racinaire (Asadu et *al.*, 1997; Pallo et *al.*, 2008).

3.3. La distribution en profondeur de la biomasse racinaire des espèces agroforestières en fonction de la technologie agroforestière

La biomasse racinaire est plus élevée dans les jachères. Cela pourrait s'expliquer en partie par une plus grande accumulation de matière organique alimentée par différents résidus produits par la litière des arbres et par un tapis herbacé bien fourni (Voir Annexe 2.3, photo 3, Chapitre II). D'ailleurs, les jachères accumulent plus de matière organique que les milieux cultivés (Kaïré, 1999; Chotte et *al.*, 2001). Par contre, la plus faible biomasse racinaire dans les parcs arborés et dans les parcours naturels s'expliquerait par leur pauvreté en matière organique, qui limite la disponibilité des éléments nutritifs, à la suite de pratiques inadaptées comme l'écobuage et le surpâturage (Voir Annexe 2.5, photo 6, Chapitre II). La densité apparente plus élevée des sols dans les parcours naturels des trois sites (Annexe 3.1.), notamment à 0-20 cm atteste de la perturbation qui serait occasionnée par le pâturage intensif et l'émondage (voir Annexe 2.4, photo 5, Chapitre II). Le surpâturage et l'écobuage, qui sont les pratiques culturales de perturbation majeure dans les Niayes, contribueraient, à la diminution de la production de biomasse racinaire dans les parcs arborés et les parcours naturels, étant donné que le dommage subi par les arbres et la perturbation du sol ont un effet dépressif sur la production de biomasse racinaire, notamment dans les couches superficielles du sol (Dodd et *al.*, 2011). En général, les milieux moins perturbés (comme les jachères) accumulent plus de biomasse racinaire que les milieux plus perturbés (comme les parcs et les parcours naturels) (Barbhuiya et *al.*, 2012; Raizada et *al.*, 2013; Rau et *al.*, 2009). La biomasse racinaire relativement faible trouvée dans les couches superficielles (0-20 cm) des sols de jachères constitue donc une situation inattendue dans cette étude. Cependant, l'aridité du climat, qui fait que les horizons de surface s'assèchent plus vite, pourrait amener les espèces à distribuer leur

biomasse racinaire plus en profondeur, quelle que soit la technologie. Une étude supplémentaire du *turnover* des racines et selon les trois technologies agroforestières, aiderait à identifier les espèces agroforestières qui contribueraient à une plus importante production de la litière racinaire dans chacune de ces cinq profondeurs.

On s'attendait à ce que la RDD soit différente entre textures de sol et entre technologies. Cependant, contrairement à cette attente, la RDD a suivi la même tendance, sous forme d'une courbe en cloche, aussi bien dans les trois textures de sol que dans les trois technologies agroforestières (Figures 3.3 et 3.4). La distribution verticale et le développement des racines sont généralement étroitement liés à la texture et à la disponibilité des ressources du sol (Weaver, 1968; Zhou et Shangguan, 2007). Cependant, dans l'étude actuelle, la différence de texture ne semble pas affecter la forme de la courbe de distribution de la biomasse racinaire des espèces ligneuses à l'étude. L'une des explications à cette tendance uniforme de la RDD pourrait être liée à l'acclimatation des espèces à ce milieu difficile. Les cinq espèces agroforestières sont inféodées au milieu, et auraient eu le temps de s'acclimater à la même influence pédoclimatique et aux mêmes pratiques culturales. Cependant, des recherches menées sur les mêmes cinq espèces mais sous climats et pratiques culturales variés sont nécessaires pour confirmer la tendance de la RDD observée.

3.4. La distribution de la biomasse racinaire morte suivant la profondeur du sol

La quantité de biomasse morte a varié significativement selon la texture de sol et avec la profondeur (Annexe 3.5). Globalement, ramené à la biomasse souterraine totale, le pourcentage de biomasse morte a été plus élevé dans les sols argileux que dans les sols sablo-limoneux et sableux, soit respectivement 18, 15 et 13 %. Comparés aux sols sableux, les sols argileux, plus riches en matière organique, produiront plus de biomasse racinaire vivante et un pourcentage de biomasse racinaire morte également plus élevé. Des recherches ont en effet montré que le *turnover* et la mortalité des racines fines diminuent quand les ressources du sol diminuent (Espeleta et Donovan, 2002).

Le pourcentage de biomasse racinaire morte varie également entre profondeurs et est plus élevé en dessous qu'au-dessus de 40 cm, soit : 11% (0-20 cm), 14% (20-40 cm), 16% (40-60 cm), 17% (60-80 cm) et 16% (80-100 cm). Dans les zones semi-arides, cette tendance

s'explique par la fertilité et l'humidité qui augmentent avec la profondeur; les horizons de surface sont plus exposés, contribuant à un assèchement rapide, et à une érosion éolienne et hydrique plus fréquente (Logbo et *al.*, 2011).

Une plus importante production de biomasse racinaire morte dépend de la fertilité qui serait liée à une matière organique plus protégée en profondeur (Tufekcioglu et *al.*, 1999; Kirschbaum et Mueller, 2001; Pallo et *al.*, 2008; Hamarashid et *al.*, 2010). La distribution de la biomasse des racines fines mortes à travers le profil du sol est toutefois rarement abordée. Au Kenya, Lehmann et *al.* (1998) ont trouvé qu'en monoculture d'*A. saligna*, la densité des racines mortes (cm cm^{-3}) augmentait avec la profondeur sur 120 cm, à 25 cm du tronc de l'arbre. Lehmann et *al.* (1998) expliquent cette tendance par la nécessité des ligneux à étendre leur système racinaire en profondeur pour atteindre plus de couches humides. Les différents travaux menés par Barbhuiya et *al.* (2012) en forêt tropicale humide ont montré que sur une profondeur de 0-15 cm, la biomasse des racines fines vivantes était plus élevée que celle des racines mortes, aussi bien dans les sites perturbés que non perturbés, et quelle que soit la saison (humide, sèche). Par contre, sur une profondeur de 0-40 cm dans des prairies à hautes herbes, Hayes et Seastedt (1987) ont montré que la variation de la biomasse des racines vivantes et des racines mortes suivait la même variation en saison sèche et en saison humide. Cependant, ces différents résultats n'ont pas abordé le pourcentage des racines mortes distribué à travers le profil du sol. A notre connaissance, cette étude pourrait être la première à avoir abordé la distribution de la biomasse des racines fines mortes à travers le profil du sol en système agroforestier. Une étude de la vitesse de décomposition de la biomasse racinaire de chacune des cinq espèces agroforestières dans chacune des cinq profondeurs pourrait renseigner sur la capacité qu'à chacune d'elle à contribuer à la production de matière organique du sol.

3.5. La distribution des racines et stockage du carbone dans le profil du sol

Étant donné que la biomasse racinaire est en général la plus importante source de carbone du sol, les tendances de la quantité de biomasse racinaire obtenue dans le premier mètre de profondeur amènent à établir un lien avec le carbone distribué à travers cette profondeur. Certains travaux ont établi que la quantité de biomasse racinaire produite par les espèces ligneuses compose l'essentiel du carbone stocké dans le sol et que ce dernier est lié à la

distribution des racines à travers le profil (Jobaggy et Jackson, 2000; Rees et *al.*, 2005; Balesdent et *al.*, 2011; Rosado et *al.*, 2011). En travaillant sur des bases de données obtenues à travers différents biomes en climat tempéré et tropical, Jobaggy et Jackson (2000) ont montré que le pourcentage de distribution du carbone organique du sol à travers cinq couches de profondeur de sol (0-20; 20-40; 40-60; 60-80, 80-10 cm) était plus élevé dans les 0-20cm, soit 42 %. Comparativement au pourcentage de distribution des racines des espèces (arbres, arbustes et herbacées) à travers les mêmes cinq couches de profondeur, les mêmes auteurs relèvent que celui-ci était également plus élevé dans les 0-20 cm, soit 63 % (voir aussi Jackson et *al.*, 1996). Dans les trois sites de l'étude, la biomasse racinaire tendait à être plus faible dans les premiers 20 cm de profondeur que dans les couches plus profondes. Cette faible production de biomasse racinaire pourrait conduire à une faible accumulation de matière organique et à un faible stock de carbone dans les horizons superficiels. Par contre, les stocks de carbone les plus élevés sont attendus dans la couche 40-60 cm, vu que la plus forte production de biomasse racinaire a été observée à cette profondeur. Il a été également établi que dans les zones semi-arides, autant la biomasse racinaire est distribuée en profondeur, autant le carbone du sol est stocké et protégé en profondeur (Gong et *al.*, 2012). Ces relations entre la biomasse racinaire et le taux de carbone du sol seront abordées dans une étude future. Par ailleurs, la contribution de la biomasse racinaire de la végétation herbacée dont les données ne sont pas prises en compte dans ce chapitre, pourrait modifier les tendances observées, surtout dans les couches 0-20 cm, où l'essentiel de leurs racines est généralement distribué. Dans les sols dégradés de Gabar, Ndiayène et Wakhal diam, les sempervirentes et les fixatrices d'azote qui distribuent plus de biomasse racinaire en profondeur, concourent donc à un stock de carbone accru et mieux protégé.

4. Conclusion

Dans les trois sites de l'étude, la distribution de la biomasse racinaire des espèces agroforestières jusqu'à 1 m de profondeur varie suivant l'espèce. La biomasse racinaire de l'*A. raddiana*, du *B. aegyptiaca*, de l'*E. balsamifera* et du *N. macrophylla*, augmente avec la profondeur jusqu'à 60 cm, puis diminue au-delà. Par contre, pour *F. albida*, la biomasse racinaire augmente avec la profondeur. Généralement, la biomasse racinaire la plus élevée est localisée dans la couche 40-60 cm de profondeur, et ce sont les sempervirentes et les fixatrices qui en développent le plus. Les cinq espèces stockent plus de biomasse racinaire dans les sols argileux que dans les sols sableux et sablo-limoneux. La biomasse racinaire de ces espèces est également plus élevée dans les jachères que dans les parcs arborés et les parcours naturels. Cependant, le patron général de la RDD des espèces ne varie que très peu selon la texture de sol ou la technologie agroforestière, suivant toujours la forme d'une courbe de Gauss. L'acclimatation des espèces locales aux conditions climatiques et pédoclimatiques de la zone semi-aride de l'étude pourrait être à l'origine de cette tendance. La distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces pourrait être un bon indicateur du carbone stocké dans le premier mètre de profondeur des différents sols de la zone de l'étude. L'augmentation de la présence de sempervirentes et d'espèces fixatrices d'azote dans les parcelles agroforestières contribuerait à une amélioration de la production de biomasse racinaire et à un stock de carbone accru et mieux protégé dans les couches profondes du sol.

Dans les trois sites de l'étude (Gabar, Ndiayène et Wakhall diam), la distribution de la biomasse racinaire des cinq espèces à travers le profil du sol fait retenir deux aspects principaux : (i) la distribution en profondeur des racines des cinq espèces ligneuses varie suivant que l'espèce est sempervirente ou décidue; (ii) les cinq espèces distribuent l'essentiel de leur biomasse racinaire en profondeur; ce qui pourrait conduire à un stock accru de carbone mieux protégé en profondeur.

La gestion durable des technologies agroforestières nécessite un choix judicieux d'espèces ligneuses à enracinement différent qui optimisent l'exploitation des ressources du sol. Les cinq espèces ont tendance à développer un enracinement différent, mais profond. Leur

combinaison pourrait favoriser une utilisation efficiente des ressources du sol avec une augmentation de la biomasse racinaire et une meilleure intégration arbres et cultures.

Chapitre IV : La longueur spécifique des racines (SRL) fines de cinq espèces agroforestières en fonction des saisons, des technologies agroforestières et de la texture du sol dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal

Résumé

Dans les systèmes agroforestiers des zones semi-arides, les différents traits racinaires pourraient influencer l'accès aux ressources limitantes que sont l'eau et les éléments nutritifs. Or, les données sur les traits racinaires des essences agroforestières en zone sahélienne n'existent simplement pas. L'objectif principal de l'étude était de comparer la SRL (longueur spécifique racinaire) de deux sempervirentes et de trois décidues locales dans les trois principales textures du sol de la région, dans des technologies agroforestières d'intensité d'utilisation différente, à travers les deux saisons les plus contrastantes de l'année. La SRL a été mesurée pour les cinq essences sur des sols argileux, sablo-limoneux et sableux, chacun comportant trois technologies agroforestières (la jachère, le parc arboré et le parcours naturel) pendant la saison de pluie (SP) et la saison sèche chaude (SCC). Un total de 405 carottes de sol ont été prélevées chaque saison, sous les arbres individuels, jusqu'à la profondeur de 40 cm. Pour toutes les espèces, les SRL les plus élevées ont été observées en SSC et sur sol sableux ou sablo-limoneux, tandis que les plus faibles SRL ont été notées en SP et sur sol argileux. Les sempervirentes ont montré des SRL plus élevées que les décidues, quelle que soit la texture de sol et quelle que soit la saison, affichant un comportement souterrain plus opportuniste. Les parcs arborés et les parcours naturels ont affiché des SRL plus élevées que les jachères, potentiellement en raison d'une fertilité relativement plus élevée de ces jachères.

Dans la zone des Niayes, les différences de SRL entre sempervirentes et décidues reposent sur des stratégies d'adaptation qui sont conditionnées par la saison, le sol et l'utilisation des terres (technologies agroforestières). Cette étude apporte un premier éclairage sur la dynamique de la SRL d'espèces agroforestières en zone sahélienne, incluant des connaissances qui pourraient contribuer à une gestion plus fine de chacune des essences.

Mots clés : Agroforesterie, SRL, Technologies agroforestières

Introduction

En zone aride et semi-aride, les systèmes agroforestiers sont conduits sur des sols caractérisés en majeure partie par une faible teneur en matière organique (Khouma et *al.*, 2004), dont les principales causes sont le déficit hydrique entraînant un input moins élevé de biomasse de litière. Souvent ce faible taux de matière organique est associé également à de mauvaises pratiques culturales comportant l'exportation des résidus de récolte et du surpâturage (Koulibaly et *al.*, 2010). Ainsi, en zones semi-arides, la productivité des systèmes naturels et agricoles est souvent limitée par l'eau et les éléments nutritifs (Logbo et *al.*, 2011) et, conséquemment, les plantes doivent ajuster leurs fonctions physiologiques et morphologiques pour améliorer leur accès aux ressources limitantes (Trubat et *al.*, 2012). La variation dans l'espace et le temps des ressources du sol peut modifier la structure et le fonctionnement des racines fines (Pregitzer et *al.*, 2000). La longueur spécifique des racines ou specific root length (SRL), qui est le rapport de la longueur de la racine sur sa masse (en m/g), est un indicateur potentiel de changements dans le milieu de croissance racinaire. La SRL est fréquemment utilisée pour comprendre la dynamique des racines fines en lien avec la variation des ressources du sol (Ryser, 2006; Ostonen, et *al.*, 2007).

La SRL, avec plusieurs autres traits racinaires, est considérée comme un des traits qui pourraient faire partie d'un «*root economics spectrum*» (Roumet et *al.*, 2006; Mommer et Weemstra, 2012; Reich, 2014). Moins clair que celui qui a été défini pour les feuilles (Diaz et *al.*, 2004; Wright et *al.*, 2004), ce spectrum a encore besoin d'un constat général issu de plusieurs études menées sur plusieurs biomes (Freschet et *al.*, 2010; Chanteloup, 2013). La plupart des études de la SRL des arbres ont été conduites en forêt tempérée et tropicale. Cependant, des contradictions sont notées entre les résultats de certaines de ces études. La SRL peut être élevée dans des milieux limités en ressources (Trubat et *al.*, 2006) et à faible densité d'espèces (Craine et *al.*, 2001) ou faible dans des milieux riches en ressources (Ostonen et *al.*, 2007), en lien avec une réduction ou une augmentation du coût de construction d'une unité de longueur racinaire (Ryser, 2006). Par contre, en milieu tempérée, Comas et Eissenstat (2004) ont trouvé que les espèces ligneuses à croissance rapide évoluant dans des milieux productifs développaient des SRL élevées comparées aux espèces à croissance lente des milieux improductifs aux ressources limitées.

La variation de la SRL peut être liée également à la nature de l'espèce selon qu'elle est sempervirente ou décidue. Reich et *al.* (1998) et Tobner et *al.* (2013) ont montré qu'en milieu tempéré, les décidues présentaient généralement des SRL plus élevées que les sempervirentes. Les travaux d'Ostonen et *al.* (2007) ont confirmé cette tendance.

La SRL peut varier d'une saison à l'autre suivant la variation de l'humidité du sol et des éléments nutritifs (Cheng et *al.*, 2006). Ces auteurs ont montré que la SRL du *Larix gmelinii* était élevée durant la saison de croissance (mai-août), quand l'eau et les éléments nutritifs étaient les plus disponibles, et faible à partir du mois de septembre, quand ces éléments deviennent rares. Étudiant la réponse de l'*Acacia ehrenbergiana* et de l'*Acacia raddiana* à différentes doses d'irrigation, El Atta et *al.* (2012) ont montré par contre, que les deux espèces développaient des longueurs racinaires plus importantes en condition de déficit hydrique qu'en condition de capacité au champ maximale. En revanche, dans l'étude de Tobner et *al.* (2013), la SRL des espèces ligneuses ne variait pas en fonction des conditions contrastantes d'humidité du sol. Ces résultats contrastants montrent la complexité actuelle que pourrait comporter la construction d'un «*root economics spectrum*»; pour y arriver, plus de recherches sur plusieurs biomes sont encore nécessaires. Par ailleurs, il y a généralement très peu d'exemples, dans la littérature, de la réponse de la SRL aux effets saisonniers, même dans les systèmes comme l'étude présente, où les saisons sont très contrastantes.

L'utilisation des terres, qui, dans la présente étude, varie selon la technologie agroforestière, pourrait également influencer la SRL selon l'intensité de l'utilisation (perturbation) et les inputs en matière organique. Dans la présente étude, la SRL des espèces est étudiée selon trois technologies : la jachère, le parc arboré et le parcours naturels. La jachère est un système d'utilisation des terres qui consiste à laisser au repos une parcelle préalablement cultivée afin de relever sa fertilité (Floret et *al.*, 1993). La matière organique a alors tendance à être reconstituée. Un parc arboré est une parcelle sur laquelle des arbres sont suffisamment espacés afin de permettre des cultures annuelles en intercalé (Baumer, 1995; Diop et *al.*, 2005), cependant, les pratiques de sarclage et d'écobuage limitent la formation de la matière organique dans le sol. Un parcours naturel est un espace délibérément aménagé pour produire spontanément du fourrage pour les animaux (Quarro, 2006); le surpâturage est l'un des problèmes associés à cette technologie

qui limite également l'input de la matière organique au sol. Ainsi, comme la SRL décroît dans des milieux fertilisés (Ostonen et *al.*, 2007) (même si ce n'est pas le cas dans l'étude de Comas et Eissenstat (2004)) et qu'elle est plus élevée dans des milieux pauvres en éléments nutritifs que dans des milieux riches (Trubat et *al.*, 2006), nous nous attendons à ce que les parcs arborés et les parcours naturels présentent des SRL plus élevées que les jachères.

Cette étude se fixe comme objectif d'étudier la SRL de cinq espèces agroforestières locales sur trois textures de sol de fertilité contrastante (argileux, sablo-limoneux, sableux), pendant deux saisons contrastantes (saison des pluies et saison sèche chaude), et à travers trois technologies agroforestières (jachère, parc arboré, parcours naturels). Les cinq espèces agroforestières sont de deux types : (i) deux espèces sempervirentes : *Acacia raddiana* et *Neocarya macrophylla*, et (ii) trois espèces décidues : *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera* et *Faidherbia albida*. Nous formulons trois hypothèses, à savoir : (i) les cinq espèces présentent des SRL plus élevées dans les sols sableux moins riches en éléments nutritifs et en réserve d'eau, et parmi ces espèces ce sont les sempervirentes qui, vu leur besoin d'accéder aux ressources durant toute l'année (pas de dormance), développent les SRL les plus élevées; (ii) à travers les deux saisons, les cinq espèces développent des SRL plus élevées en saison sèche, période durant laquelle les ressources du sol sont plus limitées; (iii) la SRL est moins élevée dans les jachères, plus riches en matière organique, qui sont moins perturbées que les parcs arborés et les parcours naturels. Comprendre comment les espèces agroforestières ajustent leurs systèmes racinaires dans ces milieux perturbés pourrait contribuer à une meilleure gestion des technologies agroforestières.

1. Méthodologie

1.1. La zone de l'étude

L'étude a été conduite dans la communauté rurale de Léona, située dans la partie nord de la zone des Niayes, dans la région de Louga, au Sénégal. Cette communauté rurale est localisée entre 15° 39' et 15° 49' de latitude Nord, et 16° 21' et 16° 31' de longitude Ouest, et couvre une superficie de 415 km² (Ndoye et *al.*, 2006). La zone est caractérisée par une pluviométrie moyenne annuelle variant entre 300 et 500 mm (Faye, 2010). Les températures moyennes annuelles oscillent entre 15,1 et 22,5 °C en saison fraîche, et entre 29,2 et 32,7 °C en saison sèche (Fall, 1986; Khouma et *al.*, 2004). Trois sites ont été sélectionnés sur la base des villages échantillons du projet FUNCiTree / Projet villages du millénaire (PVM), et en fonction des systèmes d'utilisation des terres les plus communément utilisés : les jachères, les parcs arborés et les parcours naturels. L'étude a été menée dans des technologies agroforestières pratiquées sur des sols argileux, sablo-limoneux et sableux situés respectivement dans les villages de Gabar, Ndiaye et Wakhal diam (voir volet I).

1.2. La collecte des données

Les données ont été collectées suivant un dispositif expérimental en split-plot. Dans chacun des trois sites, le dispositif était caractérisé par deux facteurs : (i) les technologies agroforestières ont constitué le facteur principal avec trois niveaux : les parcs arborés (PA), les jachères (JA) et les parcours naturels (PN); (ii) les espèces agroforestières, le facteur secondaire avec cinq niveaux représentés par cinq espèces: *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida*, *Neocarya macrophylla*.

Les mesures ont porté sur l'échantillonnage de carottes de sol à un mètre du tronc de chacun des trois individus de chacune des cinq espèces que compte chacune des trois technologies pratiquées dans chacune des trois textures de sol), soit : 3 individus *5 espèces*3 technologies*3 blocs*3 textures = 405 individus.

L'échantillonnage des racines fines et leur mesure avaient pour but de déterminer la longueur spécifique des racines (SRL) = longueur d'une racine (m) / sa masse sèche (g) (Cornelissen et *al.*, 2003). Les carottes de sol ont été prélevées au moyen d'une tarière munie d'un cylindre de 15 cm de diamètre intérieur (Böhm, 1979; Cornelissen et *al.*, 2003)

sur 20 cm de long, et d'un manche de 45 cm de long. Le carottage a été effectué sur deux saisons : la saison sèche chaude (SSC) (mars à juin 2012) et la saison des pluies (SP) (juillet à octobre 2012), ces deux saisons étant les saisons les plus contrastantes. Les 405 carottes prélevées ont été mises dans des sachets en plastique puis apportées au laboratoire, où chaque carotte a été lavée suivant la méthode de Böhm (1979). Le contenu de la carotte a été mis dans un tamis de mailles inférieures à 0,2 mm, ensuite de l'eau était versée sur le tamis au fur à mesure que l'on agitait le contenu avec la main, jusqu'à ce qu'il ne reste que des racines sur le fond du tamis. Dix racines fines vivantes (Cornelissen et *al.*, 2003) exemptes de terre ont été sélectionnées pour chaque carotte lavée. La méthode du plissage des racines et leur couleur ont permis de reconnaître celles qui étaient vivantes ou mortes (Das et Chaturvedi, 2008). Les racines vivantes étaient très souples et ne cassaient pas quand on les pliait, et leur couleur était claire. Quant aux racines mortes, elles cassaient aisément au pli et leur couleur était noire. Ensuite, les dix racines ont été pré-séchées sous abris et passées au four à 60 °C durant 72 h, (Cornelissen et *al.*, 2003), puis leur masse sèche déterminée à la balance Mettler Toledo PB 153 (précision = 0,01 g). La longueur de chaque racine vivante a été déterminée au moyen d'un pied à coulisse électronique (Quip All, Canada).

1.3. Analyse des données

Toutes les données ont été analysées avec le logiciel SAS v. 9.4 (SAS Institute). L'analyse de la variance (ANOVA) a été effectuée avec la procédure MIXED de SAS. Une transformation racine carrée a été effectuée sur les données brutes pour améliorer l'homogénéité de variance et la normalité de l'erreur. Le test du LSD ($p < 0,05$) a été utilisé pour comparer les SRL entre espèces.

2. Résultats

La SRL des cinq espèces agroforestières à travers la texture du sol, la technologie et la saison dans les trois sites

Les cinq espèces (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida* et *Neocarya macrophylla*) ont développé une SRL différente à l'intérieur de chaque texture de sol et à travers les trois textures de sol (Figure 4.1). Excepté l'*E. balsamifera* et le *N. macrophylla*, dont la SRL n'a pas varié à travers les trois textures de sol, toutes les espèces ont présenté une SRL plus élevée dans les sols sableux (*Acacia raddiana*, *Faidherbia albida*) et sablo-limoneux (*Balanites aegyptiaca*, *Faidherbia albida*) que dans les sols argileux. Dans chaque texture de sol, la tendance générale observée a été que les deux sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) et une décidue (*F. albida*) présentaient une SRL plus élevée que les deux autres décidues (*B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*). L'*E. balsamifera* a partout présenté la plus faible SRL.

La SRL des cinq espèces a varié également à l'intérieur de chaque technologie et à travers elles (Figure 4.2). Excepté l'*E. balsamifera*, les cinq espèces ont développé une SRL plus élevée dans les parcs arborés et les parcours naturels que dans les jachères et quatre d'entre elles ont montré une SRL plus élevée dans les parcs arborés que dans les parcours naturels. De toutes les espèces, et quelle que soit la technologie, l'*A. raddiana* et le *Neocarya macrophylla*, les deux sempervirentes, ont toujours présenté la SRL la plus élevée, suivies du *F. albida*, qui est la décidue fixatrice d'azote. Les deux autres décidues, *B. aegyptiaca* et *E. balsamifera*, ont montré une SRL moins élevée. L'*E. balsamifera* a montré la plus faible SRL quelle que soit la technologie.

La figure 4.3 montre que l'alternance des saisons a un effet significatif sur la SRL des cinq espèces agroforestières. Toutes les espèces ont présenté une SRL plus élevée en saison sèche chaude qu'en saison des pluies. Les espèces sont aussi différentes les unes des autres à l'intérieur d'une même saison. Parmi les cinq espèces, ce sont les deux sempervirentes (*A. raddiana*, *N. macrophylla*) qui ont présenté la SRL la plus élevée en saison des pluies (SP) et en saison sèche chaude (SSC). Cependant en SSC, la décidue fixatrice d'azote (*F. albida*) affiche une SRL comparable. Les deux autres décidues, le *B. aegyptiaca* et l'*E. balsamifera*, ont présenté quant à elles la SRL la moins élevée à l'intérieur de ces deux

saisons, bien que la différence entre le *B. aegyptiaca* et le *F. albida* ne soit pas significative en SP.

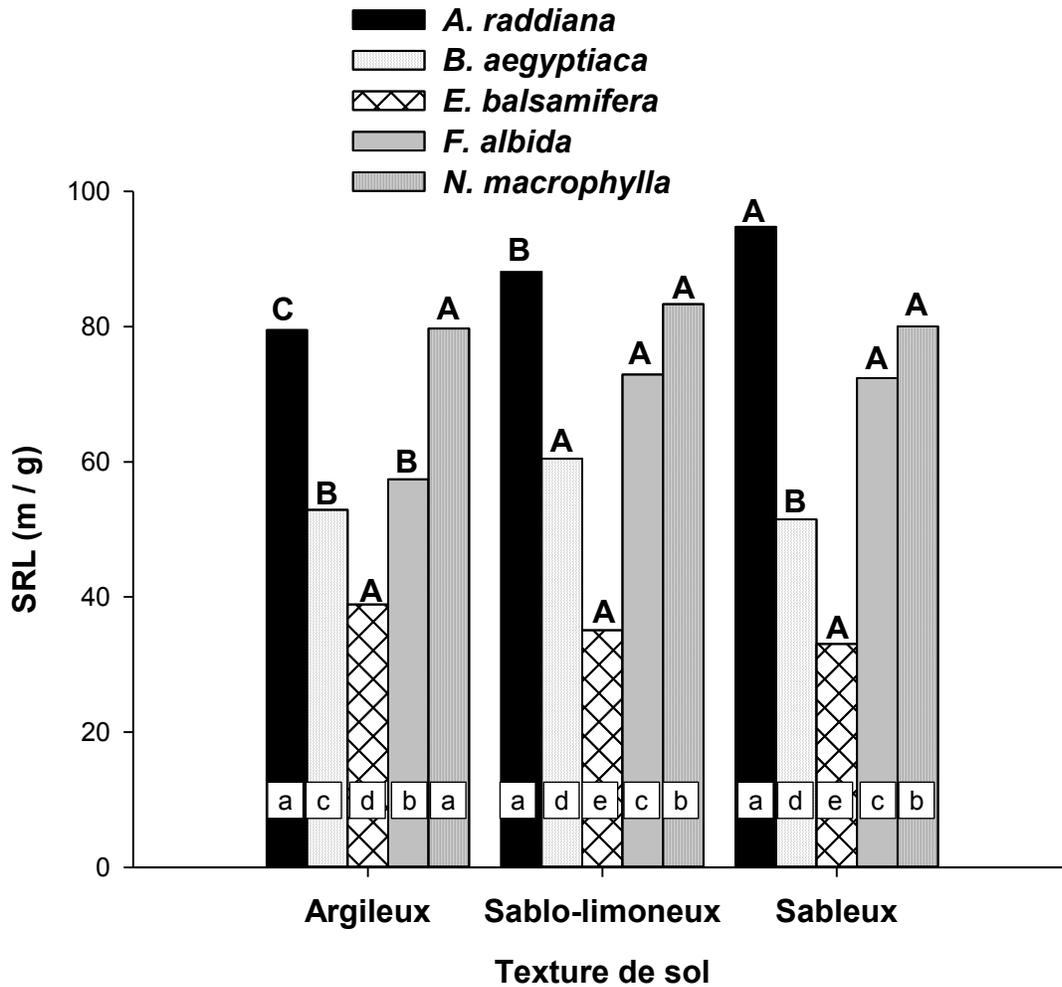
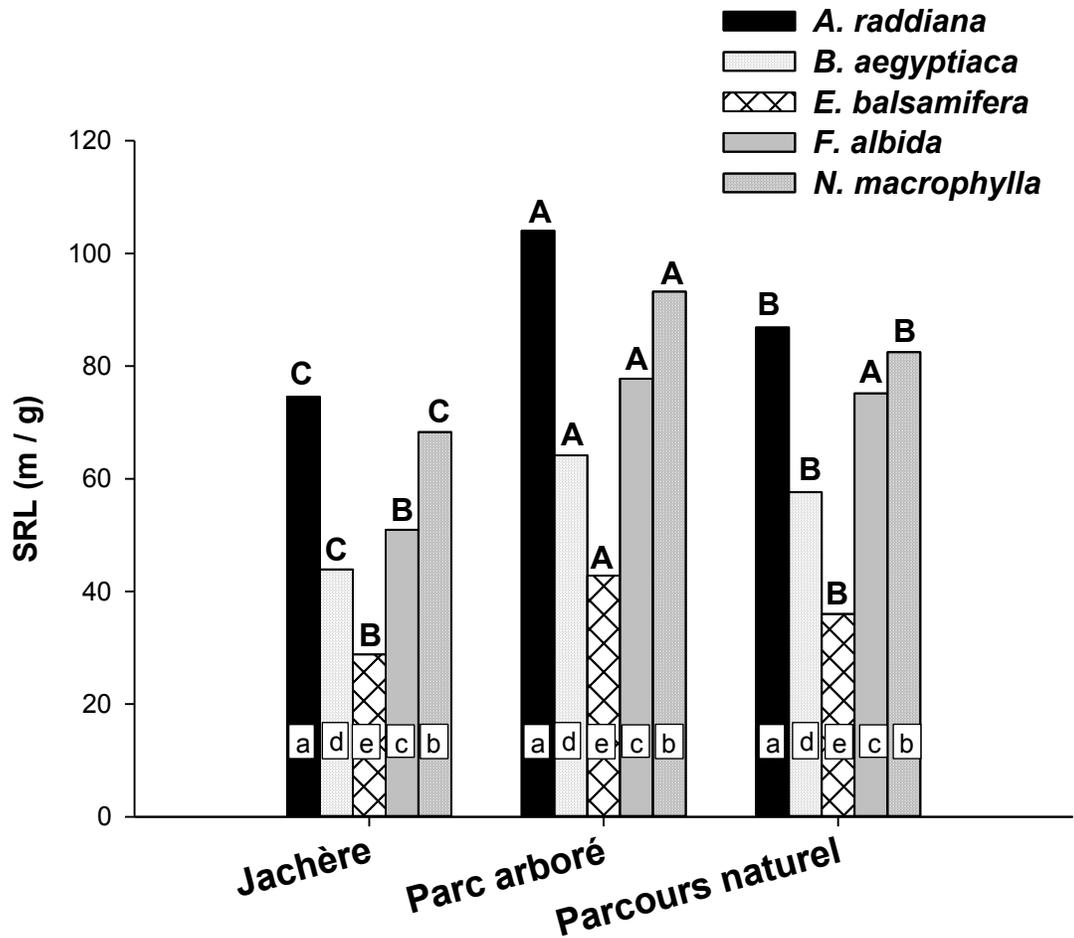


Figure 4.1 : Interaction entre espèce et texture de sol pour la longueur spécifique des racines (SRL) des cinq espèces locales dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les SRL des cinq espèces à l'intérieur d'une même texture de sol ($p \leq 0,05$). Des lettres majuscules indiquent des différences significatives entre les SRL d'une même espèce à travers les trois textures de sol ($p \leq 0,05$)



Technologie agroforestière

Figure 4.2 : Interaction entre espèce et technologie pour la longueur spécifiques des racines (SRL) des cinq espèces agroforestières dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les SRL des cinq espèces à l'intérieur d'une même technologie ($p \leq 0,05$). Des lettres majuscules indiquent des différences significatives entre les SRL d'une même espèce à travers les trois technologies ($p \leq 0,05$).

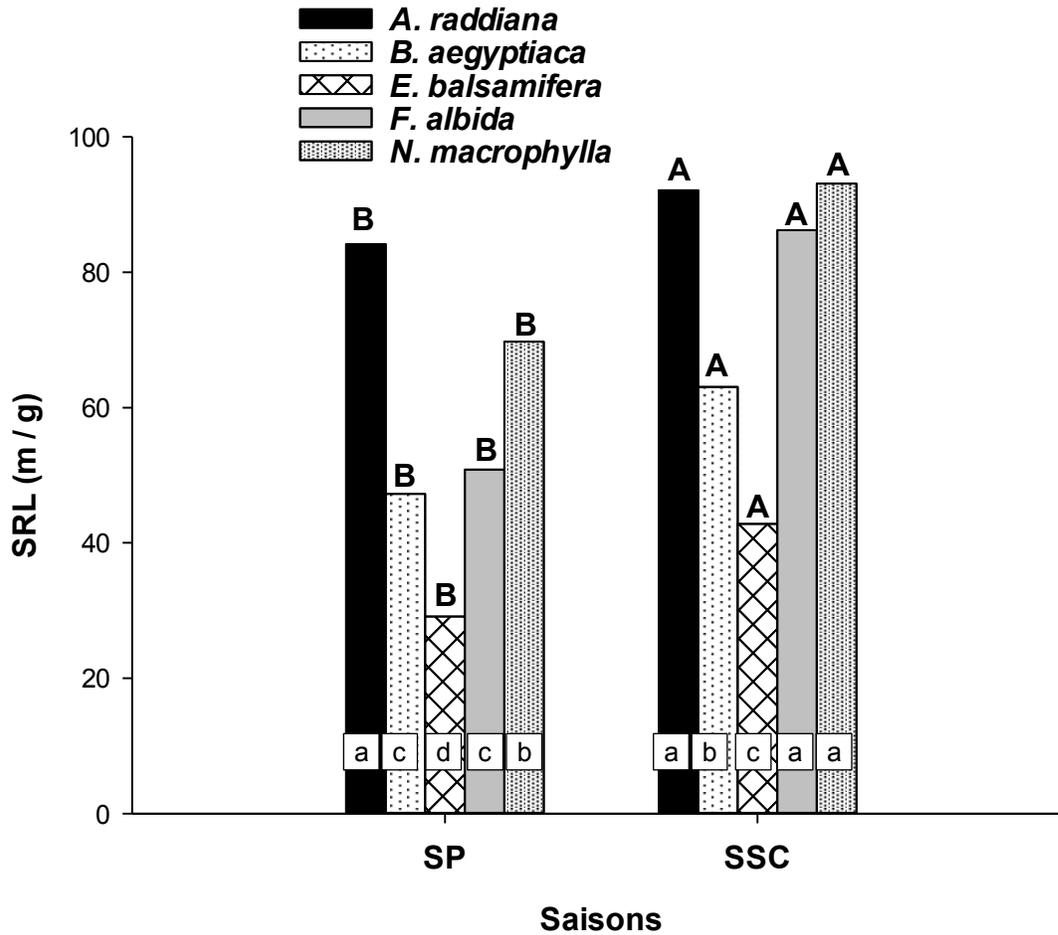


Figure 4.3 : Interaction entre espèce et saison pour la longueur spécifiques des racines (SRL) des cinq espèces agroforestières en saison des pluies (SP) et en saison sèche chaude (SSC). Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre les SRL des cinq espèces à l'intérieur d'une même saison ($p \leq 0,05$). Des lettres majuscules indiquent des différences significatives entre les SRL d'une même espèce à travers les deux saisons ($p \leq 0,05$).

3. Discussion

Les valeurs absolues de SRL ont été généralement plus élevées pour les sempervirentes (*A. raddiana*, *N. macrophylla*) que les valeurs rapportées pour les sempervirentes en milieu tempéré (Comas et Eissenstat, 2004; Tobner et al. 2013), de l'ordre de 90 m /g vs 30-35 m/g, à titre d'exemple, pour les essences de *Pinus* et *Tsuga*, tel que rapporté par Comas et Eissenstat (2004). Par contraste, les valeurs de SRL pour les essences décidues dans l'étude présente sont plus basses en comparaison avec les décidues en milieu tempéré (autour de 60 m / g vs 60 à 90 pour cinq essences décidues tempérées selon Tobner et al. (2013).

La figure 4.1 montre que la SRL des racines fines de certaines des cinq espèces a varié selon la texture du sol. La SRL de l'*E. balsamifera* et du *N. macrophylla* n'a pas varié à travers les trois textures de sol. Par contre, l'*A. raddiana* et le *F. albida* ont montré des SRL plus élevées sur sol sablo-limoneux et sur sol sableux que sur sol argileux. Quant au *B. aegyptiaca*, sa SRL, plus élevée sur sol sablo-limoneux, n'a pas varié entre sol argileux et sol sableux. À l'opposé des sols argileux, les sols sableux sont caractérisés par une capacité d'échange cationique faible, et leur structure particulière ne permet pas une bonne rétention d'eau ni une protection de la matière organique dans les agrégats (Hassink et al., 1993 ; Khouma et al., 2004; Touré et al., 2013). Ainsi, dans ces sols, les éléments nutritifs et l'eau sont en quantité plus limitée, et les espèces développent des SRL plus élevées afin d'accéder aux ressources limitantes. Ces résultats concordent avec ceux de plusieurs auteurs qui ont observé que la SRL était plus élevée dans des milieux moins fertiles (Trubat et al., 2006; Trubat et al., 2012) et faible dans des milieux fertiles (Ostonen et al., 2007). Par contre, la SRL peut être élevée chez les espèces à croissance rapide des milieux productifs (Comas et Eissenstat, 2004) ou faible dans des milieux à faible pluviométrie (Nicotra et al, 2002), ce qui est en désaccord avec nos résultats. Il est cependant permis de penser que dans les milieux productifs, la croissance rapide des espèces exigeantes requiert une acquisition rapide et efficace des ressources avec des SRL élevées (Ryser, 2006). Toutefois, en zone semi-aride où les sols sont généralement extrêmement limités en ressources, les espèces auront tendance à prospecter un plus grand volume de sol pour satisfaire leurs exigences en ressources.

À l'intérieur de chaque texture de sol, la SRL a varié selon que l'espèce soit sempervirente ou décidue. Par rapport aux décidues (*B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*, *F. albida*), les sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) ont développé des SRL plus élevées, et cela, quelle que soit la texture de sol. Les sempervirentes ont des besoins élevés en ressources, vu leur activité photosynthétique pendant toute l'année. À l'opposé, les décidues, en entrant en dormance pendant la saison sèche chaude, auront des besoins annuels moins élevés en ressources. Des résultats obtenus sur des espèces sempervirentes et décidues en milieu tempéré contrastent toutefois avec nos résultats; selon plusieurs auteurs (Pregitzer et al., 2002; Ostonen et al., 2007; Tobner et al., 2013), les décidues développeraient des SRL plus élevées que les sempervirentes. Cependant, en milieu tempéré, les sols sont généralement plus fertiles et la dormance des décidues n'est pas liée à la sécheresse; le comportement des espèces face aux extrêmes de température, d'eau et de fertilité du sol dans le milieu semi-aride pourrait radicalement différer. La première hypothèse selon laquelle les espèces présenteraient des SRL plus élevées dans les sols sableux, et que parmi ces espèces, ce sont les sempervirentes qui développeraient les SRL les plus élevées, est vérifiée.

Les parcs arborés généralement ont présenté des SRL plus élevées que les jachères et les parcours naturels (à l'exception du *F. albida* dont la SRL ne varie pas entre parc arboré et parcours naturel) (Figure 4.2). Dans la zone de l'étude, les parcs arborés sont des milieux relativement plus pauvres en matière organique, vu leur utilisation plus intense. Par exemple, cette pratique culturelle occasionnerait, entre 3 et 10 ans, une diminution de 30 à 40 % de la matière organique stockée dans le sol, une diminution d'autant plus rapide que le sol est plus sableux (Feller et al., 1991). Comme mentionné plus haut, dans ces milieux pauvres en matière organique, les espèces auront tendance à développer des SRL plus élevées afin d'exploiter de plus grands volumes de sol. Par contre, dans des milieux plus fertiles comme les jachères, ces mêmes espèces développeraient des SRL moins élevées à cause des éléments nutritifs relativement plus accessibles. Généralement, une SRL élevée correspond à une meilleure exploitation des ressources du sol (Trubat et al., 2006) et à un faible coût de construction des racines (Ryser, 2006; Roumet et al., 2006). Dans des milieux au sol perturbé, les espèces herbacées et ligneuses développent généralement des SRL élevées (Ostonen et al., 2007). En somme, les SRL ont été généralement moins

élevées dans les jachères que les parcs arborés et les parcours naturels, ce qui confirme notre deuxième hypothèse.

L'alternance des saisons a eu une influence sur le développement de la SRL des espèces (Figure 4.3). La SRL des espèces a été plus élevée en saison sèche chaude (SSC) qu'en saison des pluies (SP). Dans la zone des Niayes, quelle que soit la saison, la SRL a été plus élevée chez les deux sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) que chez les décidues (*B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*, *F. albida*), à l'exception du *F. albida* en SSC. En zone semi-aride, la saison sèche est une période durant laquelle le stress éolien et le stress hydrique constituent deux stress majeurs pour les plantes (Verheye, 2006; Le Floc'h et Aronson, 2013). L'utilisation des éléments nutritifs par les plantes s'y trouve très limitée, car celle-ci est étroitement liée à la disponibilité de l'eau, c'est-à-dire à la pluviométrie (Kessler et Breman, 1991); c'est en SP que l'eau et les éléments nutritifs sont plus disponibles pour les plantes. Ainsi, en SSC, les plantes doivent développer des SRL plus élevées pour accéder à plus de ressources. D'autres auteurs (Cheng et al., 2006) ont également observé que la SRL des espèces ligneuses diminue durant la saison de croissance quand l'eau et les éléments nutritifs sont plus disponibles, et augmente quand ces ressources deviennent rares. Les travaux d'Ostonen et al. (2007) qui ont montré que la SRL augmentait avec la sécheresse et diminuait avec des apports d'irrigation confirment les tendances observées dans cette étude. Ainsi, la troisième hypothèse qui consistait à dire qu'à travers les deux saisons, les cinq espèces développeraient des SRL plus élevées en saison sèche, période durant laquelle les ressources du sol sont plus limitées, se trouve vérifiée.

On observe que la décidue de forme plus arbustive, l'*E. balsamifera*, montre une SRL qui répond moins aux changements dans le milieu, en comparaison avec les quatre autres essences. C'est aussi l'espèce avec un système racinaire comparativement moins profond (chapitre 3). En général, les décidues semblent démontrer un comportement racinaire relativement moins opportuniste que les sempervirentes, possiblement lié à leur croissance moins continue pendant l'année. Le comportement plus opportuniste de *F. albida* qui est une décidue, serait lié à sa phénologie inversée. L'espèce qui porte des feuilles pendant la saison sèche où l'eau et les éléments nutritifs sont plus limités, doit

également développer des SRL élevées pour satisfaire ses besoins liés à l'activité photosynthétique.

4. Conclusion

Dans la zone de l'étude, la SRL des espèces agroforestières a répondu à la texture du sol, à la technologie agroforestière et à l'alternance des saisons. La SRL a été plus élevée quand la texture du sol était plus particulaire, dans la technologie agroforestière où l'exploitation du sol était la plus intense, et pendant la saison sèche; ces trois situations correspondent en fait aux situations où les ressources en eau et en nutriments sont les plus limitées. Les résultats de l'étude donnent un premier aperçu du comportement morphologique racinaire d'espèces agroforestières en zone semi-aride, en réponse aux environnements modulés par les sols, leur utilisation et les saisons contrastantes. Ils montrent également le rôle que le caractère sempervirent vs décidu peut jouer dans l'exploitation des ressources du sol; cette information pourrait être prise en compte pour une gestion plus fine des technologies agroforestières en milieu semi-aride. Cependant, dans la zone des Niayes, d'autres connaissances, notamment sur les symbioses, le *turnover* et la décomposition des racines pourraient nous éclairer sur la dynamique des racines fines et contribuer à une meilleure gestion des cultures.

Chapitre V : Variation intraspécifique de traits foliaires et racinaires de cinq espèces agroforestières suivant trois saisons et trois textures de sol dans la zone semi-aride des Niayes au Sénégal

Résumé

Une meilleure connaissance de la variation intraspécifique pourrait aider à comprendre l'adaptation des espèces ligneuses aux conditions arides et semi-arides. Ici nous explorons l'effet de la saison et de la texture du sol sur la variation des traits foliaires et racinaires de deux sempervirentes (*A. raddiana*, *N. macrophylla*) et de trois décidues (*B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*, *F. albida*). Nous avons collecté des échantillons de feuilles et de racines fines sur 405 individus dans trois sites de texture de sol contrastante, et avons déterminé leurs traits morphologiques et chimiques. Pour chacun de ces traits, le coefficient de variation a été déterminé suivant les trois saisons contrastantes : saison des pluies (SP), saison sèche fraîche (SSF), saison sèche chaude (SSC). Les liens entre traits ont également été mis en évidence. Les espèces ont montré une SLA plus variable en SSC qu'en SP et SSF, et ce sont les sempervirentes qui ont généralement montré le plus de variabilité. Le LDMC est resté insensible à l'effet de la saison. La SLA a généralement répondu plus que la SRL à l'effet de la saison (SP et SSC). Chez les sempervirentes et les Mimosacées fixatrices d'azote, la SRL a varié plus en SP qu'en SSC, alors que le contraire a été observé chez les décidues non fixatrices. En SP, ce sont les sempervirentes qui ont montré des LNC et des RNC généralement plus variables que ceux des décidues; mais la variation du LCC et du RCC n'a pas suivi cette tendance. Généralement, pour chacune des espèces agroforestières, les traits comme la SLA, le LDMC, la SRL, le RCC et le RNC ont répondu à l'effet de la texture du sol, alors que le LCC et le LNC n'ont pas répondu à cet effet. La SLA a été corrélée au LCC, au LNC, à la SRL et au LDMC. La SRL a été corrélée au LCC et au LNC, mais pas au RCC et au RNC qui, pour leur part, étaient corrélés entre eux.

Chez les espèces de l'étude, la différence observée dans la variation de leurs traits et les coordinations inattendues entre traits découlent d'une différence de stratégies dans l'utilisation des ressources que les conditions extrêmes de ressources limitantes pourraient expliquer.

Mots-clés : variation intraspécifique, agroforesterie, sempervirente, décidue, traits.

Introduction

La variabilité intraspécifique a été longtemps négligée en faveur de la variabilité interspécifique (Albert *et al.*, 2011; Violle *et al.*, 2012), surtout dans des zones où la diversité des espèces est élevée (Fajardo et Piper, 2010). Cependant, en zones arides et semi-arides caractérisées par des ressources en eau et en éléments nutritifs limitées, ainsi qu'une végétation discontinue (Liu *et al.*, 2010), la variabilité intraspécifique pourrait prendre une plus grande importance par rapport à la variabilité interspécifique et être déterminante pour l'adaptation des essences aux conditions extrêmes (Wang *et al.*, 2011; Pichancourt et van Klinken, 2012). Deux mécanismes soutiennent la variabilité intraspécifique (Albert *et al.*, 2011) : (i) la variabilité génétique, qui correspond à la variabilité phénotypique exprimée par différents génotypes, et (ii) la plasticité phénotypique, qui représente le potentiel de chaque génotype à produire des phénotypes différents dans des milieux différents. Dans la zone des Niayes où les nutriments du sol sont généralement limitants, et l'eau est limitante selon la saison, les différentes espèces agroforestières pourraient ajuster leur allocation de biomasse et leurs traits morphologiques afin de répondre aux stress importants. Dans cette étude nous mettons l'accent sur la plasticité phénotypique au niveau de la population, à travers des gradients environnementaux (principalement la texture du sol et le changement d'utilisation des terres) et durant les trois saisons distinctes de l'année, qui représentent des conditions de climat contrastantes (saison des pluies (SP); saison sèche chaude (SSC) et saison sèche fraîche (SSF)). À notre connaissance, notre étude est la première qui traite de la variabilité intraspécifique de traits aériens et racinaires dans des systèmes agroforestiers.

La variabilité intraspécifique dépend des stratégies adaptatives développées par les plantes à travers la variation et/ou la co-variation de leurs traits, sous des conditions abiotiques (climat, perturbation, disponibilité des éléments nutritifs) et biotiques (compétition, prédation) variables (Westoby *et al.*, 2002; Diaz *et al.*, 2007; Fajardo et Piper, 2011; de Vries *et al.*, 2012). Dans des milieux pauvres et limitants en eau, les espèces qui dominent ont tendance à développer des stratégies de conservation des ressources avec des surfaces spécifiques foliaires (SLA) et des contenus en azote des feuilles (LNC) bas et des contenus en matière sèche des feuilles (LMDC) plus élevés (Reich *et al.*, 2003b; Diaz *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004). Ce contenu en LDMC élevé est relié à la longévité et à la persistance

des feuilles (Withington et al 2006). Dans le compartiment souterrain, une stratégie racinaire de conservation serait caractérisée par une longueur spécifique des racines (SRL) et un contenu en azote des racines (RNC) faibles avec une longue durée de vie des racines fines (Craine et al., 2001; Roumet et al., 2006; Humel et al., 2007). La SRL serait généralement plus élevée chez les plantes à croissance rapide que chez les plantes à croissance lente (Comas et Eissenstat, 2004). A l'opposée, une stratégie d'acquisition serait caractérisée dans la partie aérienne, par des feuilles de courte durée de vie, avec des SLA et des LNC élevés, et des LDMC bas; dans la partie souterraine, on pourrait observer des racines fines de courte durée de vie, avec des SRL élevées, des diamètres et des densités racinaires faibles (voir aussi Wright et al., 2004; Roumet et al., 2006).

Des cinq essences étudiées, deux sont sempervirentes (*Acacia raddiana* et *Neocarya macrophylla*, la première étant fixatrice d'azote) et les trois autres sont décidues (*Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera* et *Faidherbia albida*, la dernière étant également fixatrice d'azote). Le *F. albida* (décidue fixatrice), par contre, porte des feuilles en SSF et en SSC quand les autres décidues n'ont pas de feuilles. En zone semi-aride des Niayes, où toutes les essences sont soumises à un déficit pluviométrique chronique et à des sols généralement pauvres en matière organique, en azote et en phosphore (Khouma et al., 2004; De Micco et Aronne, 2012), les plantes devront démontrer des stratégies aériennes et souterraines particulières. Les données disponibles sur les taux de croissance de ces essences démontrent que l'essence sempervirente (*A. raddiana*) a un taux de croissance plus élevé que les décidues, et que l'essence décidue fixatrice d'azote (*Faidherbia*) aurait un taux de croissance plus élevé que celle qui est non-fixatrice (*Balanites*) (Cazet, 1989; Laminou Manzo et al., 2009).

Nous posons donc l'hypothèse que les sempervirentes vont se comporter comme des essences d'acquisition (SLA, LNC, SRL et RNC élevés), en comparaison avec des décidues qui auront une stratégie (et un syndrome de traits) relativement plus conservatrice. Malgré des observations peu constantes dans différents contextes d'étude (Grassein et al. 2010; Freschet et al. 2013), nous posons également l'hypothèse que les sempervirentes, comme essences d'acquisition, seront caractérisées par une variabilité plus importante des traits, en contraste avec les décidues. Afin de limiter les pertes d'eau par évaporation en saison sèche, les plantes développent plusieurs stratégies (Liu et al., 2010; De Micco et Aronne,

2012), allant de la perte des feuilles chez les décidues à la sclérophyllie chez les sempervirentes (Le Floch et Aronson, 2013). Dans le cas de la SRL, bien que certains auteurs aient observé que celle des décidues était généralement plus élevée que celle des sempervirentes (Ostonen et al., 2007), en conditions des Niayes, nous nous attendons à l'inverse, car les sempervirentes ont besoin de plus de ressources pour satisfaire leur photosynthèse toute l'année. De même, comme les liaisons symbiotiques occasionnent une extension du système racinaire chez les fixatrices d'azote (Duponnois et al., 2005; Diagne et al., 2013), l'*A. raddiana* et le *F. albida* pourraient présenter également des SRL plus variables.

Les traits des feuilles et des racines peuvent être influencés par la longueur de la saison ou l'alternance des saisons (McKown et al., 2013). En milieu alpin, chez les décidues, à l'opposé de la SLA, la LNC augmente au fur et à mesure que la saison de croissance se réduit (Kudo, 1996). Cheng et al. (2006) ont montré que la SRL du *Larix gmellini* variait selon la saison et que 73 % de cette variation était expliquée par une variation de la disponibilité des ressources du sol. Vu que la SRL des espèces est plus élevée dans des milieux où le sol est limité en ressource (Ryser, 2006; Trubat et al., 2006), la variabilité intraspécifique racinaire (ex. : SRL) des espèces ligneuses de la zone des Niayes pourrait être plus élevée en saison sèche où la limitation du sol en éléments nutritifs et en eau est plus marquée. Cependant, l'influence de l'alternance des saisons sur la variation intraspécifique des traits foliaires et racinaires est peu étudiée et encore mal comprise.

Plusieurs auteurs ont tenté de montrer que les stratégies aériennes pouvaient refléter les stratégies racinaires (Tjoelker et al., 2005; Fortunel et al., 2012) et que des convergences entre traits étaient possibles le long des gradients environnementaux (Chen et al., 2013). En effet, étant donné que les feuilles sont dépendantes de l'eau et des nutriments absorbés par les racines et que la croissance des racines est liée aux hydrates de carbone produits par les feuilles (Chapin, 1980), on s'attend à des corrélations entre traits foliaires et traits racinaires. Dans cette étude, nous nous attendons à observer une corrélation entre les traits foliaires et racinaires correspondants dans un contexte de limitation des ressources.

Dans ce chapitre, plusieurs hypothèses sont explorées : (i) les sempervirentes vont montrer plus de variabilité intraspécifique que les décidues, vu leur comportement d'acquisition;

(ii)) la variabilité des traits des feuilles est plus élevée que celle des traits des racines, vu que la partie aérienne est constamment exposée à la dessiccation et aux dommages physiques; (iii) les fixatrices d'azote montreront plus de variabilité de leurs traits racinaires, vu leur accès plus facile aux ressources dû à leur extension racinaire; (iv) la variabilité des traits sera plus importante pendant la saison sèche chaude quand les ressources du sol sont plus limitantes (v) les traits aériens et racinaires correspondants sont corrélés pour les populations étudiées.

1. Méthodologie

1.1. La zone de l'étude

L'étude a été conduite dans la communauté rurale de Léona, située dans la partie nord de la zone des Niayes, région de Louga au Sénégal. Cette communauté rurale est localisée entre 15°39' et 15°49' de latitude Nord, et de 16°21' et 16° 31' longitude Ouest et couvre une superficie de 415 km² (Ndoye *et al.*, 2006). La zone est caractérisée par une moyenne pluviométrique annuelle variant entre 300 et 500 mm (Faye, 2010). Les températures moyennes annuelles oscillent entre 15,1 et 22,5 °C en saison fraîche, et entre 29,2 et 32,7 °C en saison sèche (Fall, 1986; Khouma *et al.*, 2004). Trois sites ont été sélectionnés sur la base des villages échantillons du projet FUNCiTree / Projet Villages du Millénaire (PVM), et en fonction des systèmes d'utilisation des terres les plus communément utilisés. L'étude a été menée dans des technologies agroforestières pratiquées sur des sols sableux, sablo-limoneux, et argileux (voir Annexe 2.2., Chapitre II) situés respectivement dans les villages de Wakhal diam, Ndiayene et Gabar.

1.2. La collecte des données

Dans chaque site (texture), les cinq espèces agroforestières les plus communes de la zone ont été étudiées; il s'agit de : *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Faidherbia albida*, *Neocarya macrophylla*. Parmi ces espèces figurent deux sempervirentes (*Acacia raddiana* et *Neocarya macrophylla*) et trois décidues (*Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera* et *Faidherbia albida*). L'*A. raddiana* et le *F. albida* sont deux espèces fixatrices d'azote.

Le prélèvement des feuilles et des racines a été effectué sur trois individus (arbres) de chacune des cinq espèces que compte chacune des trois technologies pratiquées dans chacune des trois textures de sol, soit : 3 individus *5 espèces*3 technologies*3 blocs*3 textures de sol = 405 individus.

Dans la zone de l'étude, il existe trois saisons principales: la saison des pluies (SP; juillet, août, septembre, octobre), la saison sèche fraîche (SSF) (novembre décembre, janvier, février) et la saison sèche chaude (SSC) (mars, avril, mai, juin). La saison des pluies et la saison sèche chaude sont les deux grandes saisons contrastantes de la zone. L'*A. raddiana* et le *Neocarya macrophylla*, les deux espèces sempervirentes, portent des feuilles durant

toutes les trois saisons. Le *B. aegyptiaca* et l'*E. balsamifera* ne portent des feuilles qu'en SP, saison durant laquelle le *F. albida* perd ses feuilles. Le *F. albida* porte des feuilles en SSF et en SSC, mais durant la SSC, ses feuilles deviennent, décolorées, lacérées et tombent au moindre mouvement de vent, ce qui fait qu'elles n'ont pas été mesurées durant cette période. Ainsi, le prélèvement des feuilles a été effectué suivant la période de végétation de chaque type d'espèce (sempervirente ou décidue).

Trois séances de prélèvement des feuilles se sont déroulées sur les trois sites de l'étude, à savoir Gabar (sol argileux), Ndiayene (sablo-limoneux) et Wakhall diam (sableux). La première séance a porté sur quatre espèces (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera* et *Neocarya macrophylla*) et s'est déroulée en saison en SP entre juillet et août 2011, à raison de 3 individus * 4 espèces * 3 technologies * 3 blocs * 3 textures. La deuxième séance a porté sur trois espèces (*Acacia raddiana*, *Faidherbia albida* et *Neocarya macrophylla*) et s'est déroulée en SSF entre janvier et mars 2012, à raison soit 3 individus * 3 espèces * 3 technologies * 3 blocs * 3 textures. La troisième et dernière séance s'est déroulée en SSC en mai et juin 2012, et a porté sur deux espèces (*Acacia raddiana* et *Neocarya macrophylla*) à raison de 3 individus * 2 espèces * 3 technologies * 3 blocs / * 3 textures.

1.3. Le prélèvement des feuilles et les mesures effectuées

Le prélèvement des feuilles et leurs mesures avaient pour but de déterminer la surface spécifique des feuilles (SLA) = surface de l'un des côtés d'une feuille (cm²) / sa masse sèche (g); le contenu en matière sèche des feuilles (LDMC) = Masse sèche d'une feuille (mg g⁻¹) / la masse de la même feuille saturée d'eau (g); le contenu en carbone des feuilles (LCC) = la quantité totale de carbone par unité de matière sèche d'une feuille (mg g⁻¹); et le contenu en azote des feuilles (LNC) = la quantité totale d'azote par unité de matière sèche d'une feuille (mg g⁻¹).

La méthode de collecte des feuilles préconisée par Cornelissen *et al.* (2003) a été adoptée. Il s'agissait de choisir 10 feuilles/individu * 3 individus * 5 espèces * 3 technologies * 3 blocs * 3 textures. Sur chaque individu, des rameaux contenant au moins 10 feuilles jeunes non altérées ont été prélevés. La partie sectionnée du rameau était couverte d'une bande collante afin d'empêcher toute évaporation. Le prélèvement se faisait à 3 h du matin avant

le lever du soleil pour obtenir la turgescence des feuilles. Les rameaux ont été conditionnés dans des sachets noirs, lesquels sachets ont été mis dans un bac noir qui a été par la suite hermétiquement fermé et transporté au laboratoire. Le retour de terrain se faisait à 6 h tous les matins.

Au laboratoire, le poids frais de 10 feuilles a été déterminé par pesage à la balance Mettler Toledo PB 153 (précision 0,01 g). Puis, chaque feuille y compris son pétiole a été scannée par un scanner (Epson Expression 1680 1.0, Japon), et sa surface déterminée en utilisant le logiciel Midebmp 01. Ensuite les feuilles ont été pré-séchées sous abri au laboratoire avant d'être passées au four à 60 °C pendant 72 h. Puis leur poids sec a été déterminé à la balance Mettler Toledo PB 153 (précision = 0,01 g). Enfin, les feuilles sèches ont été broyées et mises en bouteilles, puis acheminées à l'Université Laval pour analyse. À l'Université Laval, le contenu en azote (LNC) et en carbone (LCC) des feuilles a été déterminé par un analyseur LECO CNS 2000. Les mesures de SLA et LDMC représentent la moyenne de 10 mesures par individu.

1.4. L'échantillonnage des racines et les mesures effectués

L'échantillonnage des racines et leurs mesures avaient pour but de déterminer la longueur spécifique des racines ($SRL = \text{longueur d'une racine (m)} / \text{sa masse sèche (g)}$); et le contenu en azote et en carbone des racines ($RNC \text{ (mg g}^{-1}\text{)}$ et $RCC \text{ (mg g}^{-1}\text{)}$, respectivement), suivant la méthode employée par Cornelissen et *al.* (2003). L'échantillonnage des racines consistait à prélever des carottes de sol, sous le houppier, à un mètre du tronc de chaque arbre. Les carottes de sol étaient prélevées au moyen d'une tarière munie d'un cylindre de 15 cm de diamètre intérieur (Böhm, 1979; Cornelissen et *al.*, 2003) sur 20 cm de long, et d'un manche de 45 cm de long. Le carottage a été effectué sur les mêmes arbres desquels les feuilles ont été prélevées. Afin de trouver assez de racines fines (diamètre < 2 mm), deux carottes ont été prélevées sous chaque arbre pour une profondeur d'échantillonnage de 40 cm. Il s'agissait donc de prélever 2 carottes / individu * 3 individus * 5 espèces * 3 technologies * 3 blocs * 3 textures. Le carottage a été effectué sur deux saisons : la SSC (avril à juin 2012) et la SP (juillet à septembre 2012), ces deux saisons étant les saisons les plus contrastantes dans la zone. Les 405 carottes prélevées étaient mises dans des sachets noirs en plastique puis apportées au laboratoire.

Au laboratoire, chaque carotte a été lavée suivant la méthode de Böhm (1979). Le contenu de la carotte a été mis dans un tamis de mailles inférieures à 0,2 mm; ensuite, de l'eau était versée sur le tamis au fur à mesure que l'on agitait le contenu avec la main, et jusqu'à ce qu'il ne reste que des racines sur le fond du tamis. Dix racines fines vivantes (Cornelissen *et al.*, 2003) exemptes de terre ont sélectionnées pour chaque carotte lavée. La méthode du plissage des racines et leur couleur permettaient de reconnaître celles qui étaient vivantes ou mortes (Das et Chaturvedi, 2008). Les racines vivantes étaient très souples, ne cassaient pas quand on les pliait, et leur couleur était claire. Quant aux racines mortes, elles cassaient aisément au pli et leur couleur était noire. La longueur et le diamètre ($d < 2$ mm) de chaque racine vivante étaient déterminés au moyen d'un pied à coulisse électronique (Quip All, 6 pouces, Canada). Ensuite, les racines étaient pré-séchées sous abri et passées au four à 60 °C durant 72 h (Cornelissen *et al.*, 2003), puis leur masse sèche déterminée à la balance Mettler Toledo PB 153 avec une précision de 0,01 g. Les mesures de SRL représentent la moyenne de 10 mesures par individu. Afin d'obtenir une quantité suffisante de poudre de racines, un jet de racines fines sèches a été ajouté aux dix racines préalablement mesurées. Les racines sèches ont ensuite été broyées, puis mises en bouteilles et acheminées à l'Université Laval afin de déterminer leur contenu en azote et en carbone. Le contenu en azote et en carbone des racines a été déterminé par un analyseur LECO CNS 2000.

1.5. Analyse des données

La comparaison des CV s'est faite suivant la méthode proposée par Forkman (2005). Cette méthode se base une expansion en série de Taylor du $\log(Y)$:

$$\log(Y) = \log(\mu) + (Y - \mu)/\mu$$

Ainsi, nous savons que : $\text{var}(\log(Y)) = \frac{\text{var}(Y)}{\mu^2} = CV^2(Y)$.

La comparaison des CV revient donc à comparer l'égalité des variances sur les transformées en log. Le test utilisé pour comparer ces variances (ou ces CV) est le test de Levene. La comparaison a été faite globalement, toutes textures de sol et technologies confondus. Ensuite, un modèle d'Anova par espèce a été ajusté sur chacun des traits foliaires et racinaires pour évaluer l'effet de la texture de sol.

La force des liens entre les variables a été examinée à partir des coefficients de corrélation de Pearson. Ces liens ont été étudiés pour toutes textures de sols confondues (n=36). Ces calculs sont faits seulement pour la saison de pluies, quand toutes les essences, à l'exception du *Faidherbia*, avaient les feuilles développées (4 espèces). Toutes les analyses ont été réalisées au seuil de signification $p \leq 5 \%$ à partir du logiciel SAS (SAS Institute inc., NC, version 9.4).

2. Résultats

2.1. Variation intraspécifique (CV) de la SLA, du LDMC, du LCC et du LNC des cinq espèces agroforestières à travers trois saisons (SP, SSC et SSF) dans la zone des Niayes

Dans la zone des Niayes, la variabilité intraspécifique de la SLA des cinq espèces a été différente à l'intérieur d'une saison, mais également selon les trois saisons pour les deux espèces sempervirentes : *A. raddiana* et *N. macrophylla*. En saison des pluies (SP), le *N. macrophylla* a montré la plus grande variabilité de SLA (CV de 22 %; Figure 5.1), alors qu'en saison sèche chaude, la variation des SLA des deux sempervirentes a été significativement la même (31 et 33 %) et qu'en saison sèche fraîche, la variation de la SLA de l'*Acacia raddiana* (17 %) a été significativement la plus élevée. L'*A. raddiana* et l'*E. balsamifera* ont présenté des SLA dont la variation est similaire en SP (CVs 11 et 12 % respectivement ; alors que l'espèce *B. aegyptiaca* a montré une SLA faiblement variable (6 %) par rapport aux trois autres espèces. Le *F. albida* a montré un CV intermédiaire entre celui de l'*A. raddiana* et du *N. macrophylla* en SSF. À travers les trois saisons, la variation des SLA de l'*Acacia raddiana* et du *N. macrophylla* a été plus élevée en SSC qu'en SP et SSF.

Pour le LDMC, l'interaction entre espèce et saison n'étant pas significative, l'interprétation des données a concerné le coefficient de variation des espèces toutes saisons confondues. La figure 5.2 montre que les espèces *A. raddiana* (CV= 21 %) et *B. aegyptiaca* (21 %) d'une part, et *E. balsamifera* (17 %) et *N. macrophylla* (17 %), d'autre part, ont affiché des variations de LDMC similaires. Le *F. albida* (12 %) a montré le LDMC le moins variable.

En saison des pluies (SP), la variation du LNC des quatre espèces a été globalement plus importante que celle du LCC (Figure 5.3.). L'*A. raddiana* et l'*E. balsamifera* ont montré une variabilité identique de leurs LCC (5 %), et supérieure à ceux du *B. aegyptiaca* (2 %) et du *N. macrophylla* (2 %). Par contre, pour le LNC, ce sont l'*A. raddiana* (10 %) et le *N. macrophylla* (7%) qui ont montré une plus grande variation, devant le *B. aegyptiaca* (5 %) et l'*E. balsamifera* (5 %). Les moyennes et les erreurs standards de la SLA, du LDMC, du LCC et du LNC sont données à l'annexe 5.1.

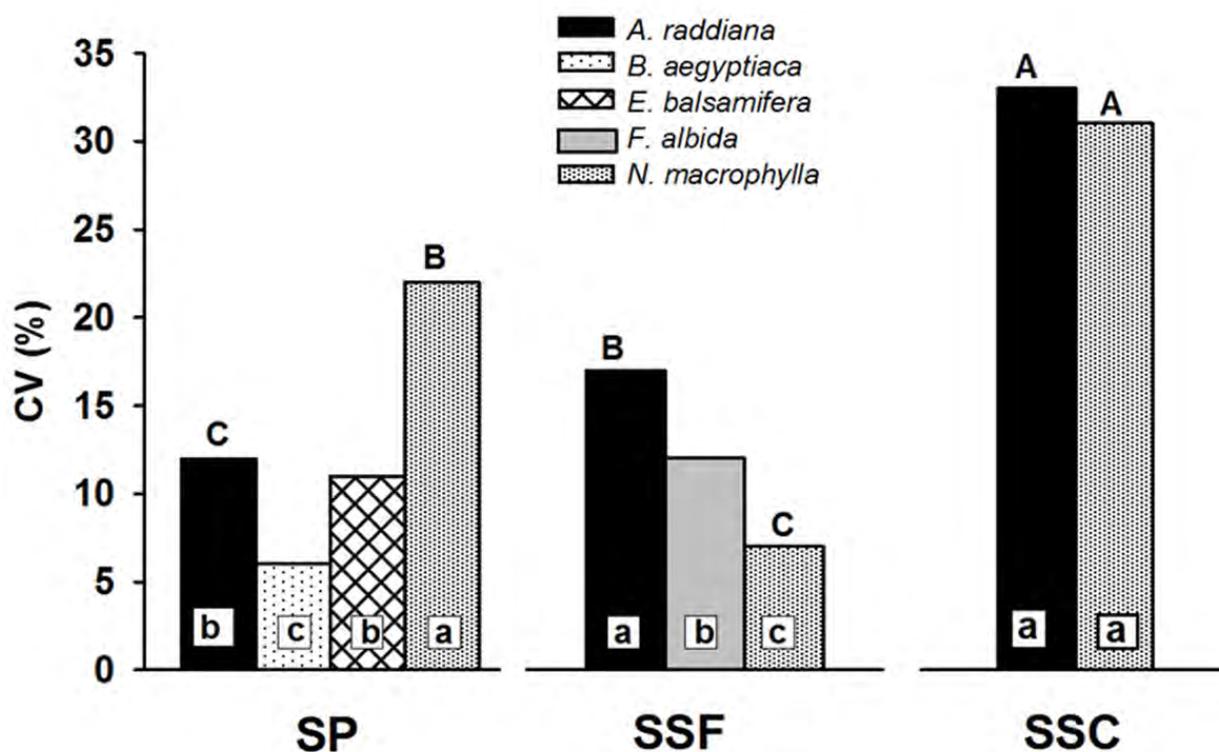


Figure 5.1 : Variation (CV) de la surface spécifique foliaire (SLA) des cinq espèces agroforestières selon les trois saisons (SP, SSC, SSF) de la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces à l'intérieur d'une saison ($p \leq 0,05$). Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives entre les saisons pour la même espèce ($p \leq 0,05$).

SP = Saison des pluies; **SSF** = Saison sèche fraîche; **SSC** = Saison sèche chaude.

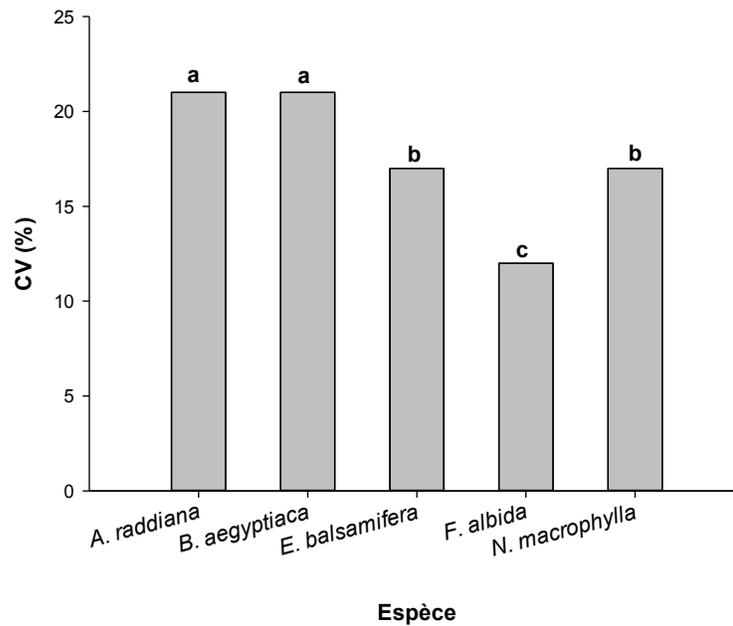


Figure 5.2 : Variation (CV) du contenu en matière sèche des feuilles LDMC des cinq espèces agroforestières dans la zone des Niayes, toutes saisons confondues. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$).

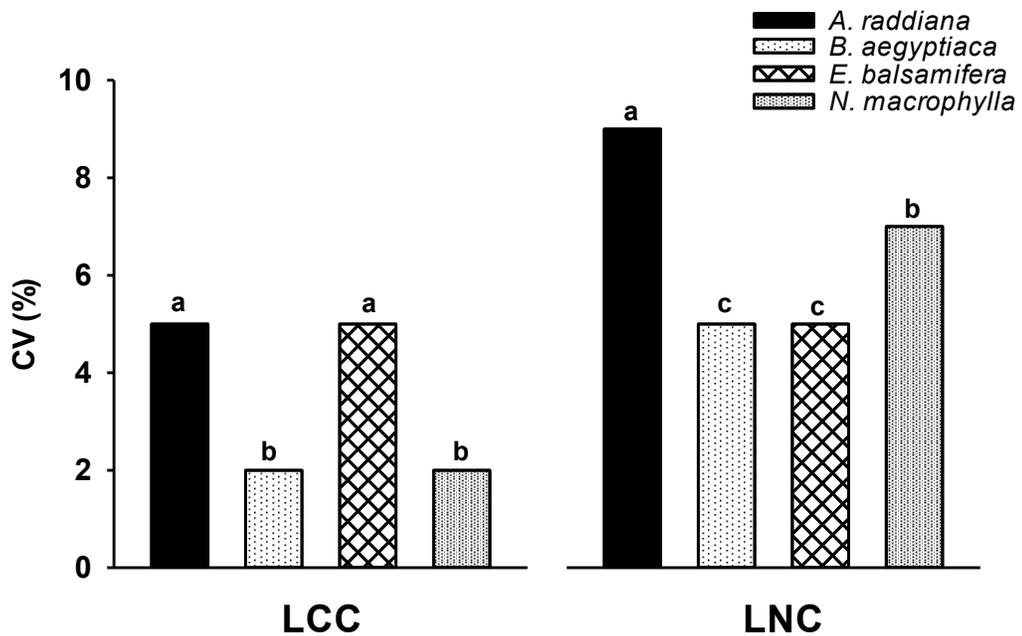


Figure 5.3. : Variation (CV) du contenu en carbone (LCC) et en azote (LNC) de quatre espèces agroforestières en saison des pluies dans la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$).

2.2. Variation (CV) de la SRL, RCC et RNC de cinq espèces agroforestières en saison des pluies et en saison sèche chaude dans la zone des Niayes

La variabilité intraspécifique de la SRL, caractérisée par le CV, a différé pour les cinq espèces au cours d'une même saison et entre les saisons dans la zone des Niayes (Figure 5.4.). En saison des pluies (SP), parmi les cinq espèces, c'est le *F. albida* qui a montré la SRL la plus variable (CV = 36 %), suivie de l'*A. raddiana* (24 %) et du *N. macrophylla* (22 %). Le *B. aegyptiaca* (18 %) et l'*E. balsamifera* (16 %) ont montré la plus faible variabilité. En saison sèche chaude (SSC), l'*E. balsamifera* (27 %) et le *B. aegyptiaca* (26 %) ont présenté les SRL les plus variables et comparables, devant le *F. albida* (23 %). L'*A. raddiana* (13 %) et le *N. macrophylla* (15 %) ont montré les CV les plus faibles.

La variation de la SRL de l'*A. raddiana*, du *F. albida* et du *N. macrophylla* a été plus élevée en SP qu'en SSC. Par contre, la variation de la SRL du *B. aegyptiaca* et de l'*E. balsamifera* a été plus élevée en SSC qu'en SP. En somme, ce sont les sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) et les fixatrices d'azote (*A. raddiana*, et *F. albida*) qui ont montré une plus grande variabilité de leur SRL en SP, et les décidues non fixatrices (*B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*) qui ont montré une plus grande variabilité de leur SRL en SSC.

En saison des pluies (SP), la variabilité du RCC a différé selon l'espèce (Figure 5.5). L'espèce *N. macrophylla* a montré la plus grande variation (CV = 28 %), suivie du *B. aegyptiaca* (18 %) et de l'*E. balsamifera* (17 %). Le *F. albida* et l'*A. raddiana* ont montré la plus faible variation, soit respectivement 14 et 13 %. Par contre, pour le RNC, c'est l'espèce *A. raddiana* (26 %) qui a montré la plus grande variation, suivie du *N. macrophylla* (21%) et de l'*E. balsamifera* (20 %). Le *B. aegyptiaca* (14 %) et le *F. albida* (17 %) ont montré une variation plus faible. Les moyennes et les erreurs standards de la SRL, du RCC et du RNC sont données à l'annexe 5.2.

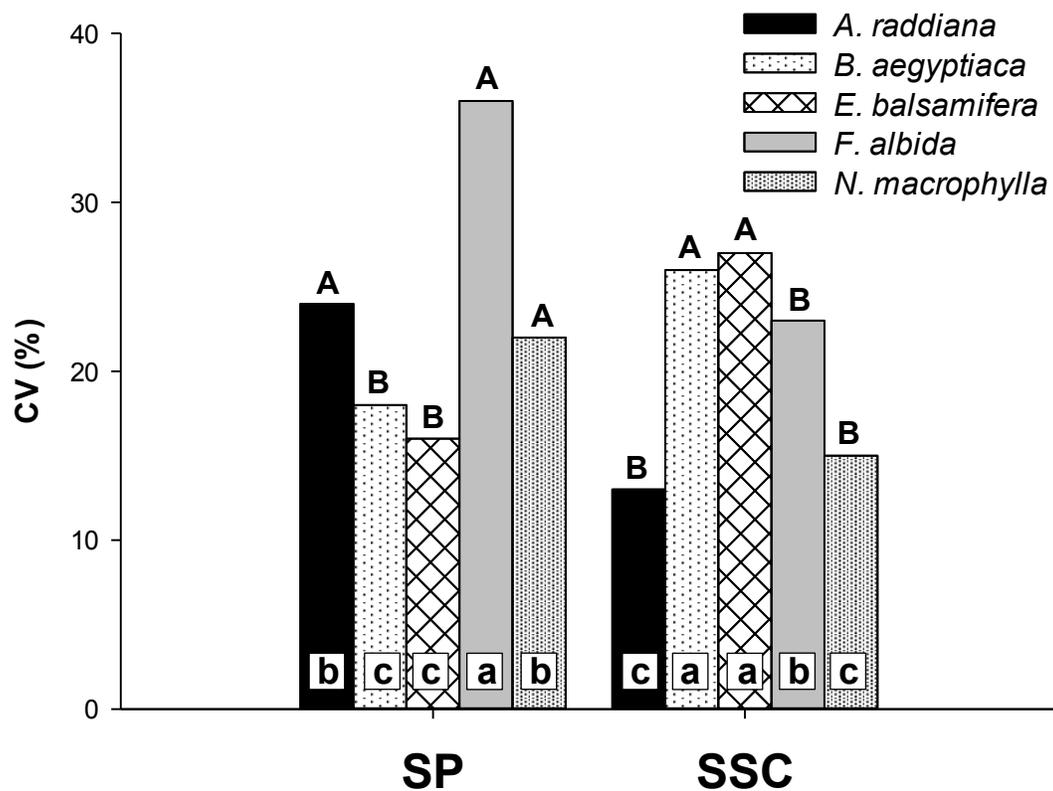


Figure 5.4 : Variation (CV) de la longueur spécifique des racines SRL de cinq espèces ligneuses en saison des pluies (SP) et en saison sèche chaude (SSC) de la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces à l'intérieur d'une saison ($p \leq 0,05$). Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives entre saisons pour la même espèce ($p \leq 0,05$).

SP = Saison des pluies; SSC = Saison sèche chaude

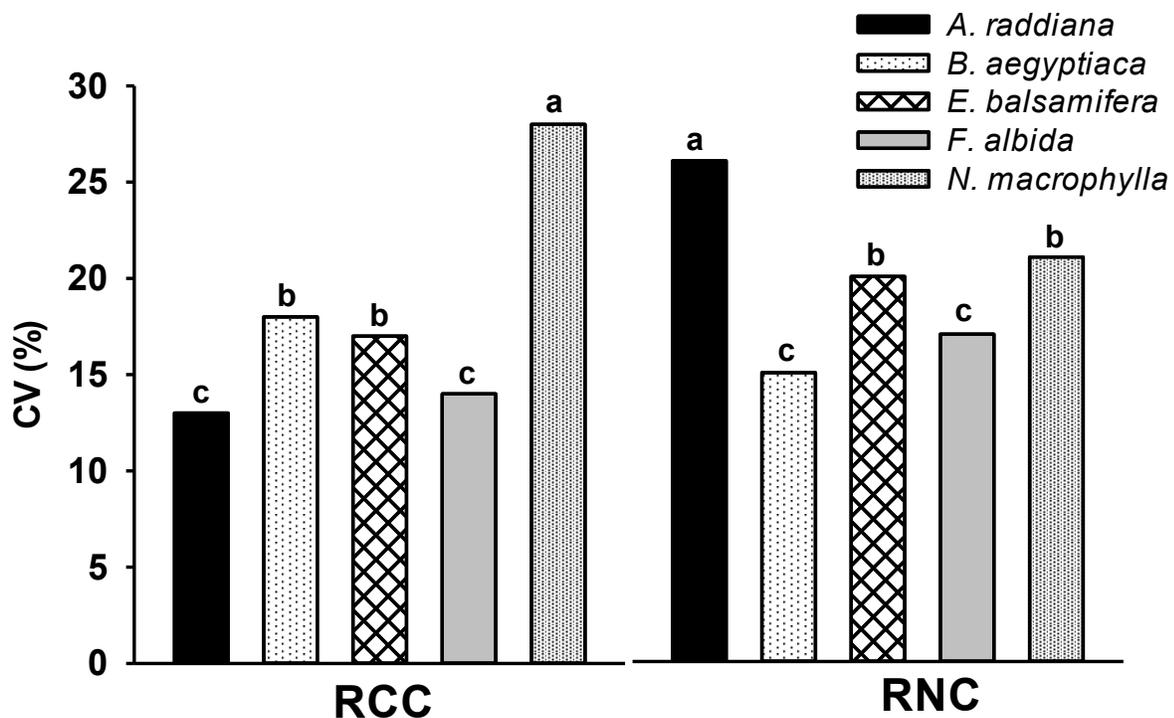


Figure 5.5 : Variation (CV) du contenu en carbone des racines (RCC) et en azote des racines (RNC) de cinq espèces agroforestières en saison des pluies (SP) dans la zone des Niayes. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre espèces ($p \leq 0,05$) pour une même variable.

2.3. L'effet du sol sur la variation des traits foliaires et racinaires de chaque espèce dans les trois sites de l'étude

Quand on considère le Tableau 5.1, on constate que la SLA et le LDMC de trois des quatre espèces étudiées (*A. raddiana*, *E. balsamifera*, *N. macrophylla*) ont répondu significativement à l'effet de la texture du sol. Par contre, pour le LCC et le LNC (Tableau 5.1), il n'y a que le *B. aegyptiaca* qui a répondu significativement à l'effet du sol. A l'exception de l'*E. balsamifera*, toutes les espèces ont par ailleurs montré des SRL qui ont répondu significativement à l'effet du sol. Le RCC et le RNC de toutes les espèces ont également répondu significativement à cet effet.

Tableau 5.1 : Valeurs *P* de l'effet la texture du sol du modèle d'ANOVA ajusté par espèce sur chaque trait foliaire et racinaire en saison des pluies (SP)

Espèces	Traits foliaires				Traits racinaires		
	SLA	LDMC	LCC	LNC	SRL	RCC	RNC
<i>A. raddiana</i>	0,001*	0,0001***	0,22	0,19	0,0001***	0,002*	0,006*
<i>B. aegyptiaca</i>	0,73	0,17	0,0005***	0,002*	0,005*	0,001*	0,0009***
<i>E. balsamifera</i>	0,0003***	0,0004***	0,01	0,28	0,025	0,001*	0,008*
<i>N. macrophylla</i>	0,0006***	0,004**	0,01	0,90	0,0001***	0,0003**	0,007*

Les effets significatifs sont soulignés en gras.

2.4. Étude des corrélations entre les différents traits en saison de pluie

Dans le tableau 5.2, on note deux couples de variables qui sont étroitement liés. Il s'agit de la SLA et du LNC ($R = -0,93$, $p < 0,0001$), d'une part, et du LNC et du LCC ($R = -0,76$, $p < 0,0001$), d'autre part. En plus de cette forte corrélation entre ces traits foliaires, d'autres corrélations ont été notées entre traits aériens : la SLA a été positivement corrélée au LDMC ($R = 0,57$, $p < 0,0002$) et au LCC ($R = 0,70$, $p < 0,0001$). Certains de ces traits aériens ont été corrélés à un seul trait souterrain : la SRL a été positivement corrélée à la SLA ($0,48$, $p < 0,003$), et au LCC ($0,73$, $p < 0,0001$), et négativement corrélée au LNC ($R = -0,51$, $p < 0,0015$). Par contre, une seule corrélation positive significative a été notée entre

traits souterrains : le RCC a été corrélé au RNC ($R= 0,65$, $p < 0,0001$). La SRL n'a été corrélée significativement à aucun de ces deux traits.

Tableau 5.2 : Coefficients de corrélation de Pearson de la relation linéaire entre les traits foliaires et racinaires de cinq espèces agroforestières en saison des pluies (SP) dans la zone des Niayes. Des valeurs en gras montrent des corrélations significatives ($p \leq 0,05$), $n = 36$.

	LDMC	SLA	LCC	LNC	SRL	RCC	RNC
LDMC							
SLA	0,57						
LCC	0,22	0,70					
LNC	-0,57	-0,93	-0,76				
SRL	-0,09	0,48	0,73	-0,51			
RCC	0,28	-0,03	0,18	0,04	0,08		
RNC	-0,10	-0,16	-0,03	0,27	0,25	0,65	

Légende: LDMC = contenu en matière sèche des feuilles; SLA = surface spécifique des feuilles; LCC = concentration en carbone des feuilles; LNC = concentration en azote des feuilles; SRL= longueur spécifique des racines; RCC = concentration en carbone des racines; RNC = concentration en azote des racines.

3. Discussion

Il convient d'abord de souligner quelques points qui vont colorer nos interprétations de façon importante : 1) nous avons étudié seulement 5 essences, mais qui, normalement, contrastent en termes de stratégie d'utilisation des ressources: des sempervirentes (2), des décidues (2) et les fixatrices d'azote (2 sur 5); 2) sous les conditions de l'étude, le climat ne change pas; seuls les sols (texture) et l'utilisation des terres (technologie agroforestière) sont variables; 3) la variation annuelle du climat représente des environnements contrastants, incluant une saison des pluies (SP), une saison sèche fraîche (SSF) et une saison sèche chaude (SSC). Les valeurs des traits foliaires et racinaires affichées par les annexes 5.1 et 5.2 sont pour la plupart en accord avec celles rapportées par la littérature. Ainsi, dans cette étude, les valeurs de SLA et de LDMC sont en accord avec celles trouvées par Dussault et *al.* (2011). Pour les valeurs de SRL, RCC, LNC et LCC, Rob Groot et *al.* (1998), Jain et *al.* (2010), Fredan (2011) et Fu et *al.* (2013) ont respectivement trouvé des valeurs voisines. Cependant, les valeurs de RNC trouvées dans cette étude sont nettement inférieures à celles rapportés par la littérature.

3.1. Variation des traits foliaires et des traits racinaires durant les trois saisons

La variation de la SLA des deux sempervirentes (*A. raddiana* et *N. macrophylla*) a été significativement plus élevée en SSC comparativement à SP et à la SSF (Figure 5.1). En saison sèche chaude, les sempervirentes sont sujettes à plusieurs stress, dont le déficit hydrique qui limite l'activité photosynthétique. Dans le compartiment aérien, l'évapotranspiration devient plus intense, avec une fermeture très régulière des stomates (Wright et *al.*, 2002). Les prélèvements en eau et en nutriments deviennent irréguliers et plus aléatoires, ce qui pourrait amener les sempervirentes à présenter des SLA plus variables en SSC en comparaison à la SP et à la SSF où les ressources sont relativement plus disponibles et constantes.

Par contraste, la saison n'affecte pas significativement le LDMC. En zone tempérée, Garnier et *al.* (2001) ont observé que les variations saisonnières étaient plus larges pour la SLA que pour le LDMC. D'autres (Wilson et *al.*, 1999; Wellstein et *al.*, 2013) ont également trouvé que la SLA était plus sensible aux variations du milieu que le LDMC. En général, toutes les espèces des milieux aux ressources limitées comme les milieux arides et

semi-arides développent des feuilles épaisses qui résistent plus aux dommages physiques (Cornelissen et *al.*, 2003; Le Floch et Aronson, 2013), avec une persistance élevée et un stockage d'éléments nutritifs plus élevé (Wellstein et *al.*, 2013). Ces deux stratégies communes aussi bien aux décidues qu'aux sempervirentes dans les conditions semi-arides, pourraient expliquer des LDMC similaires et moins variables que la SLA. Cependant, il y a peu de données comparables dans la littérature sur la réponse du LDMC aux saisons contrastantes en zone semi-aride.

En général, la SRL ne répond pas si fortement au contraste de SP et SSC que la SLA (Figure 5.1 et 5.4). La plus grande variabilité de la SLA pourrait indiquer un niveau de stress plus important chez les feuilles que chez les racines, les premières étant exposées directement aux températures fortes et au vent desséchant pendant la saison sèche. Cette tendance est appuyée par les travaux de Liu et *al.* (2010) qui ont montré qu'entre régions, la SRL variait peu sous l'influence des facteurs climatiques et pédologiques, à l'opposé de la SLA qui avait largement varié face à ces mêmes facteurs. Chez le *B. aegyptiaca* et l'*E. balsamifera* (décidues non-fixatrices), la SRL est plus variable en SSC qu'en SP; ne portant pas de feuilles en SSC, ces essences orientent l'allocation de leurs ressources vers les racines au lieu de la partie aérienne, ce qui pourrait expliquer une variabilité plus élevée de la SRL durant cette saison.

3.2. Variation des traits foliaires et racinaires selon les essences

La SP représente la saison de croissance la plus importante pour toutes les essences (excepté le *F. albida*); les plantes débourent (décidues) ou renouvellent leurs feuilles (sempervirentes), ce qui s'accompagne d'une demande plus élevée en eau et en nutriments que les racines doivent satisfaire (Chapin, 1980). En SP, quatre des cinq espèces portent des feuilles : *A. raddiana*, *B. aegyptiaca*, *E. balsamifera* et *N. macrophylla*. Une des deux sempervirentes (*N. macrophylla*) a montré une plus grande variabilité de la SLA que les deux décidues dans la saison de croissance (Figure 5.1; en SP). En SSF, c'est encore une sempervirente, *A. raddiana* (sempervirente fixatrice d'azote), qui a présenté un CV plus élevé; le *F. albida* (décidue fixatrice d'azote) a présenté une variabilité de la SLA intermédiaire entre l'*A. raddiana* et le *N. macrophylla* (sempervirente non fixatrice). Les sempervirentes dans ce milieu représenteraient les essences les moins conservatrices (en contraste avec le climat tempéré) avec une croissance plus élevée que les décidues étudiées

(Cazet, 1989; Laminou Manzo et al., 2009). La SLA étant un des traits aériens le plus sensible à l'environnement, elle devrait réagir plus chez les essences relativement moins conservatrices. Étant donné que les décidues sont plus conservatrices dans l'utilisation de l'eau (Tomlinson et al., 2013b), et que les sempervirentes produisent différents types de feuilles selon la saison pour s'ajuster aux conditions particulières du milieu (Rossato, 2013), la SLA pourrait être plus variable chez les sempervirentes sous les conditions de l'étude. Cette hypothèse est au moins partiellement supportée par nos observations (CV plus élevé dans les deux saisons principales de croissance, SP et SSC).

À l'encontre de la SLA, la variation du LDMC était similaire entre les sempervirentes et les décidues, excepté pour le *F. albida*, dont le LDMC est resté significativement moins variable (Figure 5.2). Cette variation plus constante du LDMC versus la SLA appuie des observations antérieures dans plusieurs écosystèmes différents (Garnier et al 2001; Wellstein et al. 2013). En milieu aride et semi-aride, cette constance pourrait refléter l'importance de la sclérophylle développée aussi bien par les sempervirentes que par les décidues pour la protection des feuilles contre les chaleurs excessives et les dommages mécaniques liés aux vents et à l'herbivorie (Le Floch et Aronson, 2013). Le fait que le *F. albida* ait présenté un LDMC moins variable que les trois autres espèces pourrait être lié à des caractéristiques particulières de l'espèce qui méritent plus d'exploration.

Pour les traits racinaires, l'hypothèse qui consistait à dire que les fixatrices d'azote montreront plus de variabilité de leurs traits racinaires est également relativement appuyée. En SP, les deux sempervirentes ont montré une SRL plus variable que les deux décidues non-fixatrices. Seul le *F. albida*, espèce décidue fixatrice d'azote qui ne porte pas de feuilles pendant cette saison, a montré une SRL plus variable que toute autre essence. Comme cela a été noté pour les décidues en SSC, ce comportement du *F. albida* pourrait être relié à une allocation plus forte aux racines associée à sa phénologie. Cette idée est aussi appuyée par le comportement des espèces décidues en SSC : les trois essences qui ne portent pas de feuilles pendant cette saison (décidues) ont montré un CV de SRL plus élevé comparativement aux deux sempervirentes (Figure 5.4). Les études sur le diamètre et le *turnover* des racines ainsi que les liaisons symbiotiques pourraient apporter plus d'éclairage sur le comportement des espèces de l'étude en lien avec les observations sur la SRL.

Les plantes fixatrices d'azote qui ont un meilleur accès à l'azote et une concentration en azote plus élevée que les non-fixatrices (An et Shangguan, 2012) devraient montrer une SLA moins variable. En SP, ça semble être le cas (CV de l'*A. raddiana* plus bas que celui du *N. macrophylla*), mais cette tendance est inversée en SSF (Figure 5.1). Pour la SLR, il n'y a pas eu de différence de variation entre la sempervirente fixatrice d'azote et la non-fixatrice en SP et en SSC (Figure 5.4). La fixatrice d'azote décidue (*F. albida*) a montré le CV le plus élevé de toutes les essences pendant la saison de croissance favorable (SP). En saison des pluies, nous nous attendions à ce que la SRL des deux fixatrices d'azote (*A. raddiana* et *F. albida*) soit significativement moins variable que celle des non fixatrices (*B. aegyptiaca* et *E. balsamifera*, *N. macrophylla*), en raison de ressources plus constantes (racines moins prospectives, vu l'accès à l'azote; Cornet et Diem, 1982; Diagne et al., 2013). Dans cette étude, la différence de comportement relevée chez les fixatrices d'azote à travers les saisons (SRL plus variables en SP et moins variables en SSC) n'appuie pas notre hypothèse de départ. Toutefois, ce comportement inattendu mérite plus de recherche, tout comme le comportement du *F. albida* dont la SRL tend à être plus variable que celle des autres espèces (fixatrices et non fixatrices) en SP.

Les traits de chimie foliaire ont été mesurés seulement en saison des pluies, donc pour quatre essences (*A. raddiana*, *B. aegyptiaca*, *E. balsamifera*, et *N. macrophylla*) portant des feuilles en cette saison, alors que les traits de chimie racinaires l'ont été pour toutes les cinq essences pour les racines. Les résultats montrent des tendances qui sont généralement cohérentes avec les observations des traits physiologiques; les LNC des deux sempervirentes sont plus variables pendant cette saison où la croissance des espèces est plus importante (en parallèle avec le SLA plus variable pour les deux mêmes essences) (Figure 5.3). Le CV du RNC est également plus élevé chez l'*A. raddiana*, le *N. macrophylla* et l'*E. balsamifera* comparé au *B. aegyptiaca* et au *F. albida*. Les essences identifiées comme moins conservatrices affichent donc de façon générale des niveaux de N en tissus plus variables que les décidues plus conservatrices. Le C dans les tissus est généralement moins variable, et ne suit pas ces tendances, avec comme exception le RCC du *N. macrophylla* qui est le plus variable de toutes les cinq essences, alors que son LCC, est, avec celui du *B. aegyptiaca*, le moins variables des quatre espèces (Figure 5.3).

Dans cette étude, notre hypothèse d'une capacité d'acquisition des sempervirentes et d'une capacité de conservation des décidues est appuyée en partie par les études de Tomlinson et *al.* (2013b; 2014), qui ont trouvé qu'en zone semi-aride, les décidues étaient plus conservatives que les sempervirentes. Comparées aux sempervirentes qui ont une longue durée de vie des feuilles, les espèces à courte durée de vie des feuilles comme les décidues présentent un contenu d'azote foliaire plus élevé, avec une assimilation plus forte de carbone (Ackerly, 2004; Cianciaruso et *al.*, 2013). Cependant, au moment où les décidues retrouvent leurs feuilles en SP ou perdent leurs feuilles en SSC, les sempervirentes renouvellent leurs feuilles et, selon Westoby et *al.* (2002), ce renouvellement s'accompagne toujours d'une demande accrue en N, ce qui fait que les sempervirentes pourraient présenter des LNC et des RNC plus variables que les décidues, comme c'est le cas dans cette étude. En effet, même si, dans cette étude, le taux de croissance relatif (RGR) et la biomasse allouée aux feuilles (LMF) ne sont pas mesurés, certains auteurs (Tomlinson et *al.*, 2013b; 2014) ont trouvé que ces deux traits de performance sont généralement plus élevés chez les sempervirentes que chez les décidues, et que ces dernières investissent plus dans les réserves de carbohydrates que dans la croissance pour assurer une reprise de croissance en saison favorable, ici en saison des pluies.

Le cycle du carbone et de l'azote sont généralement liés et leur découplage pourrait être un paradoxe (Ye et *al.*, 2014). Cependant, dans la zone semi-aride des Niayes, les différences de variation des traits de chimie foliaires (LNC, RNC, LCC, RCC) observées entre espèces pourraient être liées à un découplage entre le pool de carbone et d'azotes. En effet, un changement dans la disponibilité de l'eau induit un découplage potentiel entre les pools de carbone et d'azote, suite à une forte allocation d'azote aux feuilles dans des conditions d'aridité (Ye et *al.*, 2014). Nous formulons donc l'hypothèse à savoir que : le changement de saison (SP vs SSC) induirait un découplage entre le pool de carbone et d'azote dont la nature dépend de la capacité d'acclimatation des décidues et des sempervirentes (voir aussi Ye et *al.*, 2014).

3.3. L'effet du sol sur la variation des traits foliaires et racinaires de chaque espèce

Quand on considère l'effet du sol sur les traits foliaire et racinaires des quatre espèces durant la saison des pluies (Tableau 5.1), la SLA et le LDMC de toutes les espèces (*A. raddiana*, *E. balsamifera*, *N. macrophylla*), excepté le *B. aegyptiaca*, ont réagi significativement. Le LDMC a réagi autant que la SLA (Tableau 5.1), ce qui est en accord avec les travaux de Li et *al.* (2005) en milieu aride. Ceux-ci en effet ont montré que la SLA et le LDMC variaient à travers trois types de milieu de dunes (mobiles, semi-fixes et fixes). Les espèces des milieux arides ont tendance à développer une sclérophylle pour résister aux dommages physiques (Le Floch et Aronson, 2013; Cornelissen et *al.*, 2003), ce qui s'accompagne d'un faible *turnover* des feuilles, d'un stockage d'éléments nutritifs et d'un LDMC plus élevés (Wellstein et *al.*, 2013; Adamidis et *al.*, 2014).

La SRL de chacune des quatre espèces, excepté l'*E. balsamifera*, a répondu significativement à l'effet du sol. Cette réponse découlerait pour chacune de ces espèces (*A. raddiana*, *B. aegyptiaca* et *N. macrophylla*), du besoin constant d'avoir accès à plus d'éléments nutritifs dans un milieu aux sols pauvres. Ce besoin constant d'accès aux ressources explique généralement les valeurs élevées de la SRL dans des milieux limités en ressources (Trubat et *al.*, 2006). En ce qui a trait aux plantes succulentes comme l'*E. balsamifera*, leur capacité à garder plusieurs mois de l'eau dans leurs tissus (même en période de sécheresse; Birnbaum, 2012) leur éviterait une plus grande prospection racinaire pour l'eau, si bien que leur SRL serait moins sensible à l'effet du sol.

Des quatre espèces, il n'y a que chez le *B. aegyptiaca* que le LCC et le LNC ont réagi significativement à l'effet du sol (Tableau 5.1), tandis que le RCC et le RNC de toutes les espèces ont répondu à cet effet. En SP, les sempervirentes et les décidues renouvellent leurs feuilles et ce renouvellement s'accompagne toujours d'une demande accrue de N (Westoby et *al.*, 2002). Ce renouvellement des feuilles entraîne également une demande en nutriments (et eau) que les racines doivent satisfaire; selon la texture du sol, ces ressources pourraient être plus ou moins limitantes.

3.4. Liens entre les différents traits

Nos observations ont porté seulement sur 9 populations (3 sols et 3 utilisations de terre) de 4 essences à travers un gradient régional, durant la saison des pluies quand les 4 essences portent des feuilles. Sur ce gradient, le climat varie peu, mais la texture du sol change de façon importante (trois grandes classes de texture) (voir annexe 2.2., Chapitre II). Diaz et *al.* (2004) soulignent que les observations sur les gradients régionaux peuvent contraster avec les gradients plus grands (globaux, «leaf economics spectrum»), et indiquer la spécialisation locale des espèces. Cependant, les études sur cette question sont encore relativement rares.

Les corrélations du tableau 5.2 indiquent deux tendances marquées: un syndrome de traits aériens liant SLA, LDMC, LCC et LNC, et certains liens de traits aériens avec des traits souterrains. Dans le compartiment aérien, la SLA a été positivement corrélée au LDMC, ce qui contraste avec plusieurs études qui, soit trouvent généralement que la SLA est négativement corrélée au LDMC (Garnier et *al.*, 2001; Shipley et Vu, 2002; Freschet et *al.*, 2013), soit dénotent simplement une absence de corrélation significative entre ces deux traits (Chanteloup, 2013). Pour les espèces ligneuses, Chen et *al.* (2013) ont noté une absence de corrélation entre ces deux traits aériens. Retraitant les données de Wright et *al.* (2001; 2002) prises sur des ligneux de stations différentes (faible pluviométrie vs forte pluviométrie), Reich et *al.* (2003b) ont pour leur part trouvé que la SLA des espèces ligneuses était corrélée au LNC. Le climat régional dans l'étude présente est extrême en termes d'aridité pour toutes les cinq essences. Dans ces conditions, une augmentation de la surface foliaire exige un investissement également important dans la protection de la surface foliaire contre la sécheresse. En zone semi-aride, les sempervirentes doivent investir plus pour protéger leurs feuilles contre les effets excessifs de la lumière et de la chaleur, ce qui s'accompagne d'une diminution du taux d'azote des feuilles, généralement destiné à la photosynthèse (Tomlinson et *al.*, 2013b). Le contraire est observé chez les plantes à courte durée de vie des feuilles comme les décidues qui perdent leurs feuilles pour éviter la saison sèche.

Dans le compartiment souterrain, la SRL n'a été corrélée à aucun trait. Par contre, le RCC et le RNC ont été positivement corrélés. Chez les espèces ligneuses, certains auteurs (Fort et *al.*, 2012; Hajek et *al.*, 2013) ont trouvé des corrélations significatives entre la SRL et le

RNC, tandis que d'autres, une absence de corrélations entre ces deux traits (Comas et Eissenstat, 2009; Chen et *al.*, 2013). Dans cette étude, c'est le caractère sempervirent vs décidu qui gouverne le compromis dans l'utilisation des ressources limitées du sol. En effet, les sempervirentes, identifiées comme espèces d'acquisition dans cette étude, auront tendance à développer des SRL et des RNC élevés, avec un fort taux d'acquisition et d'assimilations des nutriments (Roumet et *al.*, 2006; Mokany et Ash, 2008), tandis que des conservatrices comme les décidues auront tendance à développer des racines de diamètre élevé qui favorisent la conservation des nutriments du sol (Roumet et *al.*, 2006), qui seront graduellement utilisés durant la saison sèche.

En ce qui a trait aux liens entre le compartiment aérien et racinaire, la SRL s'est montré corrélée au LCC, mais également à la SLA et au LNC, en accord avec certains travaux menés sur des herbacées (Roumet et *al.*, 2006) et sur des ligneux (Reich, 1998; Withington et *al.*, 2006; Freschet et *al.*, 2013). Par contre, d'autres travaux menés sur des herbacées (Tjoelker et *al.*, 2005) et sur des ligneux (Hajek, et *al.*, 2013; Tobner et *al.*, 2013) ont montré une absence de corrélation entre la SRL et la SLA, d'une part, et entre la SRL et le LNC, d'autre part. Par ailleurs, le RNC s'est trouvé non corrélé au LNC, ce qui contraste avec les résultats de Craine et *al.* (2005) qui, chez des herbacées, ont trouvé des corrélations positives entre ces deux traits (voir aussi Roumet et *al.*, 2006).

Nos résultats sont donc parfois en accord, parfois en contraste avec d'autres résultats obtenus soit dans les formations herbacées, soit dans les formations ligneuses. L'explication qui pourrait être donnée à ce contraste découlerait du comportement des espèces agroforestières face aux conditions d'aridité de la zone des Niayes, qui pourraient différer de celles des herbacées des prairies ou des essences forestières des milieux tempérés. Les traits fonctionnels des essences forestières et des herbacées de prairies ont été jusqu'ici, largement étudiés dans des climats tempérés et tropicaux. Par contre, l'étude des traits des espèces agroforestières est rarement abordée à travers le monde, notamment dans les régions du Sahel. Au vu des résultats de ce chapitre sur la variabilité intraspécifique des traits foliaires et racinaires d'espèces agroforestières, deux aspects sont à considérer : (i) le comportement des espèces agroforestières est généralement différent de celui des essences forestières et herbacées de prairies, (ii) l'influence du climat est un facteur majeur qui affecte le comportement des espèces à travers la variation de leurs traits qui dépend

fortement du milieu où ces espèces sont inféodées. En effet, les conditions environnementales peuvent affecter différemment les différents traits de la même espèce, et deux traits peuvent être corrélés à l'intérieur d'une zone et ne pas l'être à travers deux ou plusieurs zones (Reich et *al.*, 2003b). Les corrélations relevées entre traits foliaires et traits racinaires (SRL vs SLA) dénotent des stratégies similaires entre compartiment aérien et souterrain pour une survie dans un milieu aux ressources limitées. Cependant, les données exposées ici demandent une certaine prudence dans leur interprétation pour deux raisons : (i) l'étude de la variation et de la coordination des traits d'espèces en milieu semi-aride sont rares et les possibilités de comparaison sont très limitées ; et (ii) l'échantillonnage n'a porté que sur un nombre réduit d'espèces; or un échantillon plus large d'espèces aurait pu donner des corrélations plus étendues. Nous émettons donc des réserves à la généralisation de ces résultats en attendant des études supplémentaires qui prennent en compte un nombre d'espèces plus large sous des climats variés en zones semi-arides.

4. Conclusion

Dans ce volet, nous avons mis en évidence la variation intraspécifique des traits foliaires et racinaires et les relations entre ces différents traits suivant les saisons et les textures de sol dans des technologies agroforestières en zone semi-aride. Nous avons observé des différences de variabilité des traits selon l'essence à travers le gradient de sol, et à travers les trois saisons contrastantes, avec une variabilité plus importante de certains traits. À travers les trois saisons, la SLA a été généralement le trait aérien le plus variable, car elle a répondu plus fortement au contraste saisonnier que la SRL. Le LDMC a été pour sa part le trait aérien le moins sensible à l'effet de la saison. Les différences de variation entre traits relèvent des stratégies des espèces ligneuses où les sempervirentes, qui ont besoin d'un accès plus régulier aux ressources, ont présenté les traits (SLA, LNC, SRL, RNC) les plus variables à travers les saisons et la texture du sol. Cependant, des observations comme celle selon laquelle les fixatrices d'azote ont présenté des traits racinaires plus variables que les non fixatrices (alors que l'on s'attendait au contraire), ou que la variation du LCC n'a pas suivi la tendance générale, méritent plus d'investigations. Quand on considère l'effet du sol sur chaque espèce, le LDMC a répondu autant que la SLA, la SRL, le RCC et le RNC, tandis que le LCC et le LNC ont semblé ne pas répondre à cet effet pour la majeure partie des espèces agroforestières. Les stratégies des espèces ligneuses ont également été reflétées par des corrélations significatives relevées entre traits aériens, entre traits racinaires et entre traits aériens et traits racinaires. Ces différentes coordinations entre traits reflètent une stratégie où les espèces ligneuses doivent satisfaire leurs besoins physiologiques dans un milieu aux ressources généralement rares. Toutefois, une plus grande investigation sur un nombre plus important d'espèces dans différentes zones à climat et sol contrastants, donnerait des corrélations plus étendues qui complèteraient nos observations.

Chapitre VI : Conclusion générale

Au le Sahel, l'agroforesterie qui est pratiquée depuis plusieurs siècles joue un rôle écologique et socio-économique majeur. C'est pourquoi le maintien et la gestion durable des technologies agroforestières constituent un enjeu fondamental. Aujourd'hui, les technologies agroforestières sont en proie aux changements climatiques et à l'effet de l'homme qui affectent leur productivité. Il est donc important d'étudier les facteurs qui gouvernent la productivité de ces technologies dont dépendent la majeure partie des populations rurales. Cette thèse s'inscrit dans ce contexte et met son accent sur le potentiel de stockage de carbone des espèces agroforestières et des technologies agroforestières en rapport avec certains traits des espèces ligneuses. Nous nous sommes intéressés aux jachères, aux parcs arborés et aux parcours naturels qui font partie des technologies agroforestières les plus fréquentes dans la zone des Niayes. Les espèces agroforestières locales les plus fréquemment rencontrées dans ces différentes technologies agroforestières ont été ciblées, à savoir : l'*Acacia raddiana*, le *Balanites aegyptiaca*, l'*Euphorbia balsamifera*, le *Faidherbia albida* et le *Neocarya macrophylla*. Le stock du carbone des espèces agroforestières et des sols a été mis en lien avec la texture du sol, à savoir les sols argileux, les sols sablo-limoneux et les sols sableux, et aussi évalué selon la technologie agroforestière. Le profil de développement des racines et la longueur spécifique des racines de chacune des essences ont été également évalués en fonction de la texture du sol, et de la technologie agroforestière. La variation des traits foliaires et racinaires a été également reliée à la texture du sol et aux différentes saisons : saison des pluies (SP), saison sèche fraîche (SSF) et saison sèche chaude (SSC). Le but de cette étude était d'identifier, dans les conditions des Niayes, les technologies agroforestières et les espèces ligneuses qui stockent le plus de carbone, et de comprendre les différentes stratégies morphologiques développées par ces espèces ligneuses face aux changements de texture du sol, aux perturbations reliées aux technologies et à des saisons contrastantes.

Dans le chapitre 2 de cette thèse, l'objectif était de déterminer le stock de carbone des espèces ligneuses et des technologies agroforestières en relation avec trois sols de texture différente. Les résultats indiquent que les quantités moyennes de carbone stockées dans la biomasse des cinq espèces suivaient cet ordre : *Faidherbia albida* > *Acacia raddiana* > *Neocarya macrophylla* > *Balanites aegyptiaca* > *Euphorbia balsamifera*. Dans la zone de

l'étude, ce sont les deux Mimosacées fixatrices d'azote (*Faidherbia albida* > *Acacia raddiana*) qui stockent le plus de carbone dans leur biomasse. Ces deux Mimosacées présentent une hauteur et un DHP généralement supérieurs à ceux des autres espèces, ce qui pourrait expliquer que le stock de carbone dans leur biomasse soit plus élevé. Nous avons aussi observé un stockage de carbone plus élevé dans les jachères que dans les parcs arborés et les parcours naturels. Dans les jachères non cultivées, la reconstitution de la matière organique du sol est favorisée par une densité d'arbres plus élevée, mais aussi par la présence quasi permanente de végétation ligneuse et herbacée qui alimente la litière du sol. À l'opposé, dans les parcs arborés et les parcours naturels, des pratiques culturales comme le sarclage, la mise en tas et le brûlage des résidus de récolte et d'herbes (l'écobuage) et le surpâturage ne favorisent pas la formation de matière organique et appauvrissent le sol. Ces différentes pratiques culturales ont également influencé le carbone total stocké dans le système (sol + plante). Les jachères qui représentent la technologie la moins perturbée, stockent plus de carbone (sol + plante) que les parcs arborés et les parcours naturels plus perturbés par les pratiques culturales.

Nos résultats sont généralement appuyés par d'autres études (Cerdeira, 2000; Six et al., 2002) qui ont montré que les milieux peu perturbés avec plus d'agrégats comme les jachères stockent plus de carbone que les milieux plus perturbés comme les parcs arborés et les parcours naturels; que les milieux à densité élevée d'arbres stockent plus de carbone que les milieux à faible densité d'arbres (Saha et al., 2009). Nous avons également observé que les sols argileux stockent plus de carbone que les sols sablo-limoneux et sableux. Cette différence s'expliquerait par le fait que le carbone est mieux protégé par les agrégats du sol qui sont plus fréquents sur sol à texture fine (sol argileux) que sur sol à texture particulaire (sol sableux).

Le chapitre 3 visait à étudier la distribution en profondeur des racines fines de cinq espèces ligneuses en rapport avec la technologie et la texture du sol, afin de comprendre leur potentiel à contribuer aux stocks de carbone du sol à différentes profondeurs. Les cinq espèces ligneuses ont montré une distribution de la biomasse racinaire globalement différente sur les 100 cm de profondeur. Cette tendance n'est pas surprenante quand on sait que ces espèces ligneuses étaient composées de sempervirentes (*Acacia raddiana*, *Neocarya macrophylla*) et de décidues (*Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*,

Faidherbia albida), de fixatrices d'azote (*A. raddiana*, *F. albida*) ou non (*Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Neocarya macrophylla*) qui, en principe, présentent des stratégies différentes dans l'exploitation des ressources du sol. La biomasse racinaire maximale de quatre des cinq espèces ligneuses testées (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Euphorbia balsamifera*, *Neocarya macrophylla*) était localisée dans la couche 40-60 cm et les deux sempervirentes (*A. raddiana*, *N. macrophylla*) ont développé la plus grande biomasse à cette profondeur.

Dans cette étude, les sempervirentes ont montré un comportement d'exploratrices et les décidues, de conservatrices. Il est généralement admis que les espèces inféodées aux milieux arides et semi-arides présentent des taux de croissance lents. Cependant, dans la zone de l'étude, les sempervirentes qui photosynthétisent toute l'année auraient un comportement d'acquisition, alors que les décidues, qui perdent leurs feuilles une partie de l'année, se comporteraient comme des conservatrices. Ainsi, les sempervirentes prospectent un plus grand volume de sol avec un système racinaire plus dense que les décidues, qui minimisent leur prospection racinaire. Quant aux Mimosacées (*A. raddiana*, *F. albida*), qui présentent la biomasse la plus élevée dans les 100 premiers cm de profondeur, cela pourrait être lié à la présence de rhizobium sur leurs racines. Comme cela a été rapporté par certains auteurs (Diagne et *al.*, 2005), la présence de rhizobium favorise une extension du système racinaire et facilite l'accès aux ressources du sol. Dans les trois textures de sol et dans les trois technologies, la distribution de la biomasse racinaire (RDD) des cinq espèces suit la même tendance, sous la forme d'une courbe en cloche avec un minimum à 0-20 et 80-100 cm, et un maximum à 40-60 cm. Nous avons tenté d'expliquer cette tendance en supposant que les espèces locales inféodées au milieu se sont acclimatées, puisqu'elles croissent depuis plusieurs années sous un même climat, sur les mêmes textures de sol et au sein des mêmes technologies agroforestières.

Une étude comparative menée sur les mêmes textures et les mêmes technologies, mais sous climats différents, pourrait montrer des différences d'enracinement et de distribution de biomasse racinaire entre les mêmes espèces lagroforestières. Toutefois, des résultats de ce volet, il peut être retenu : (i) que les sempervirentes, qui produisent la biomasse racinaire la plus élevée dans les premiers 60 cm de profondeur, mènent à un stockage de carbone accru et mieux protégé; (ii) que les sempervirentes et les décidues développent un enracinement

différent à travers le profil du sol, ce qui pourrait amener à minimiser leur compétition avec les cultures annuelles et, selon le phénomène de «l'ascenseur hydraulique», ramener des couches profondes du sol de l'eau et des éléments nutritifs accessibles à ces cultures; (iii) que dans les jachères, où la production de biomasse racinaire est la plus élevée, le carbone stocké pourrait être accru avec un relèvement de la fertilité des sols dégradés.

Dans le chapitre 4, nous avons confirmé les hypothèses selon lesquelles la longueur spécifique des racines (SRL) des cinq espèces ligneuses est plus élevée dans les milieux perturbés et moins riches en ressources et que, comparées aux décidues, les sempervirentes développent des SRL plus élevées. En effet, la SRL des cinq espèces ligneuses a été plus élevée sur sols sableux, moins riches en matière organique que les sols argileux; dans les parcs arborés et les parcours naturels, plus perturbés et moins riches en matière organique que les jachères; et en SSC, où la disponibilité de l'eau et des éléments minéraux est plus limitée qu'en SP. Les résultats de ce chapitre donnent un premier aperçu du comportement morphologique racinaire d'espèces agroforestières en zone semi-aride, en réponse aux environnements modulés par les sols, leur utilisation et les saisons contrastantes. Ils montrent également le rôle que le caractère sempervirent vs décidu peut jouer dans l'exploitation des ressources du sol; cette information pourrait être prise en compte pour une gestion plus fine des technologies agroforestières en milieu semi-aride. Cependant, dans la zone des Niayes, d'autres connaissances sur les symbioses, le *turnover* et la décomposition des racines pourraient nous éclairer sur la dynamique des racines fines et contribuer à une gestion plus durable des cultures.

Dans le chapitre 5, la thèse visait à mettre en lumière la variation intraspécifique des traits foliaires et racinaires et les relations entre ces différents traits suivant les saisons et les textures de sol dans des technologies agroforestières en zone semi-aride. Les résultats ont montré l'importance de la variation de certains traits aériens et racinaires des espèces ligneuses dans des milieux très limités en ressources. À travers les trois saisons, la surface spécifique des feuilles (SLA) a été généralement le trait aérien le plus variable, car elle a répondu plus fortement au contraste saisonnier que la SRL, tandis que le contenu en matière sèche des feuilles (LDMC) a été plus sensible à la texture du sol, mais moins sensible aux variations de la saison, probablement parce que les feuilles sont plus exposées aux stress (vents desséchants, chaleur extrême, herbivorie). Les différences de variation

entre traits relèvent d'une stratégie développée par les espèces ligneuses où les sempervirentes, qui ont plus besoin d'un accès régulier aux ressources, présentent les traits les plus variables (SLA, contenu en azote des feuilles (LNC), SRL, contenu en azote des racines (RNC)) à travers les saisons et la texture du sol. Cependant, certaines observations comme celle selon laquelle les fixatrices d'azote présentent des traits racinaires plus variables que les non fixatrices (alors que l'on s'attendait au contraire) méritent plus d'investigations. Les stratégies développées par les espèces ligneuses sont également reflétées par des corrélations significatives relevées entre traits aériens, entre traits racinaires et entre traits aériens et traits racinaires. Ces différentes coordinations entre traits reflètent un *trade-off* quand les espèces ligneuses doivent satisfaire leurs besoins physiologiques dans un milieu aux ressources généralement rares. Les différents niveaux de variation observés entre décidues et sempervirentes reflètent également une différence dans l'utilisation des ressources. Une étude plus large conduite dans plusieurs zones qui regroupent un plus grand nombre d'espèces renseignerait davantage sur la coordination entre traits.

Fort des résultats de ces quatre chapitres, nous proposons une stratégie basée sur une situation complexe pour la gestion durable des technologies agroforestières dans les zones semi-arides au Sénégal. La situation socio-écologique complexe repose sur une dégradation continue des terres et de la végétation, où la croissance démographique a une forte part de responsabilité. Dans la zone semi-aride des Niayes, en dehors des effets du climat, la forte pression humaine sur les terres ne fait que s'accroître d'année en année et les jachères de dix à quinze ans d'antan ont pratiquement toutes disparu. Les résultats de cette étude s'inscrivent dans le sillage de la convention des Nations Unies pour la lutte contre la désertification, de la convention cadre des Nations Unies sur les changements climatiques et de la convention sur la diversité biologique qui toutes, visent à réduire la dégradation des processus écologiques dans les zones arides par des pratiques de gestion durable des terres (Cowie et *al.*, 2011). Les sols régulièrement cultivés sont généralement pauvres en stock de carbone (Cowie et *al.*, 2006). Dans ces sols, la matière organique, qui est essentiellement formée à partir des résidus de feuilles et de récolte et par la décomposition des racines (Cowie et *al.*, 2011), et qui est un élément fondamental dans la rétention et le recyclage des nutriments et du carbone (Woomer et *al.*, 1994), se trouve en très faible quantité. Or, dans

le contexte des zones arides et semi-arides, le carbone du sol joue un rôle fondamental dans la production des espèces végétales en augmentant leur résilience face à la variation de leur milieu et aux changements climatiques (Cowie et *al.*, 2011). L'une des solutions à la dégradation des sols cultivés dans les zones semi-arides serait donc l'adoption de pratiques qui aident à la reconstitution des stocks de carbone du sol dans une approche fondée sur la compréhension de la réponse des espèces ligneuses face à leur environnement changeant.

Cette étude a montré que les jachères étaient capables de stocker une importante quantité de carbone comparées aux parcs arborés et aux parcours naturels, et cela, quelle que soit la texture de sol. Compte tenu de la forte pression humaine sur les terres de terroir, proposer des jachères de dix à quinze ans paraîtrait utopique. Une stratégie réaliste consisterait à encourager plutôt des jachères de courte durée (deux à trois ans) enrichies par des espèces agroforestières sempervirentes et fixatrices d'azote comme certaines Mimosacées, afin d'accroître et sécuriser le stock de carbone des terres dégradées et de restaurer leur fertilité. Dans cette étude, la différence de comportement des décidues et des sempervirentes révélée par la différence de variation de leurs traits foliaires et racinaires face au changement de sol ou de saison démontre leur capacité à survivre dans un environnement aride en utilisant différemment les ressources du milieu. Toutefois, une amélioration de la fertilité des sols par une gestion plus durable (jachères enrichies) apporterait un changement notable dans le comportement des espèces agroforestières. Par exemple, le relèvement de la fertilité des sols pourrait amener les sempervirentes (avec feuilles en saison sèche et saison des pluies) et les décidues (avec feuilles en saison des pluies) à prospecter moins de volume de sol et à produire plus de biomasse aérienne et racinaire, ce qui contribuerait à une production accrue de litière, de matière organique et de carbone du sol. Les figures 6.1 et 6.2 ci-dessous schématisent deux situations très révélatrices dans le contexte de l'étude. . La figure 6.1 montre la situation actuelle de la dégradation des sols et de la végétation suite aux pratiques culturales inadaptées qui ont induit la baisse et la précarisation des revenus des petits producteurs. La figure 6.2 s'appuie sur les résultats de cette étude pour proposer l'une des stratégies qu'il serait souhaitable de développer pour améliorer la fertilité des sols et la production végétale, ainsi que les revenus des petits producteurs.

De mauvaises pratiques culturales induisent un appauvrissement des sols

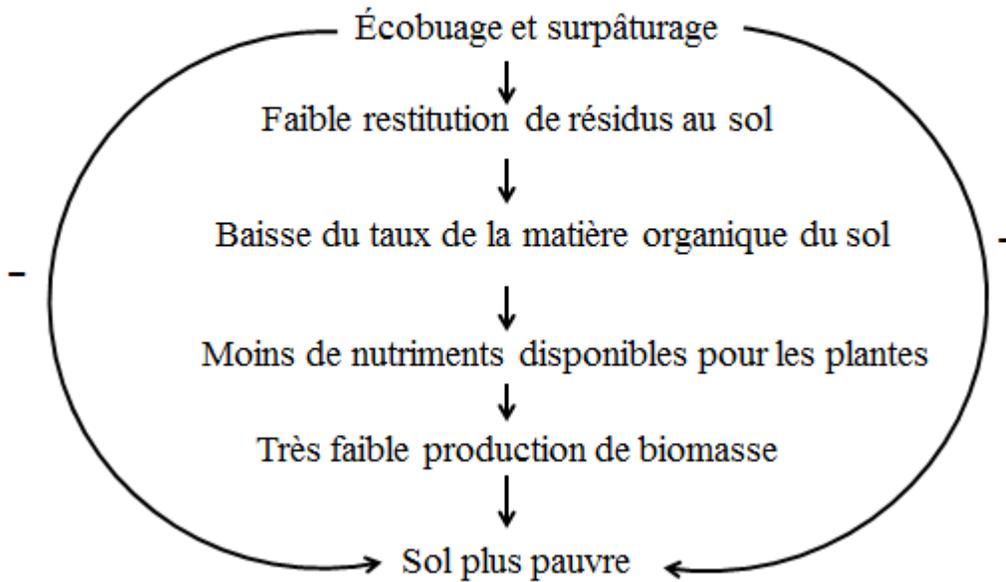


Figure 6.1 : Effets d'une mauvaise pratique culturale sur la fertilité des sols

De bonnes pratiques culturales induisent un feedback positif dans l'interface sol - plante

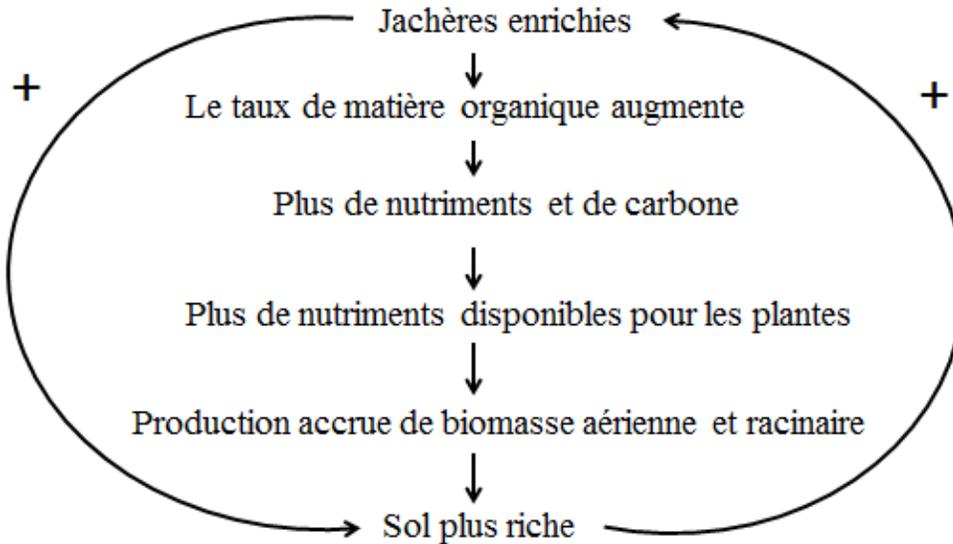


Figure 6.2 : Effets d'une bonne pratique culturale sur la fertilité des sols

Limites de l'étude et pistes de recherche

Cette étude a apporté un référentiel sur la capacité de stockage de carbone des technologies et des espèces agroforestières dans les Niayes. La connaissance de la quantité de biomasse racinaire distribuée par les cinq espèces ligneuses sur les différentes couches de sol (0-20; 20-40; 40-60; 60-80; 80-100 cm) ne donne pas une idée assez précise sur le stock de carbone du sol dans ces différentes couches. Or, la quantité de carbone stockée dans chaque couche pourrait renseigner sur la capacité qu'a chaque espèce et qu'a chaque type d'espèces (décidues vs sempervirentes) à contribuer à ce stock. Elle pourrait également renseigner sur l'horizon qui stocke le plus de carbone, sachant que le carbone sera plus stable dans les horizons profonds que dans les horizons superficiels. Par conséquent, cela pourrait aider énormément dans le choix des espèces agroforestières à intégrer dans les jachères de courte durée. Certes, des échantillons de sol afférents à ces différentes couches ont été prélevés. Cependant, le budget qui a été alloué à nos travaux n'était pas suffisant pour pouvoir les analyser.

L'étude de la variation intraspécifique et de la coordination des traits foliaires et racinaires a permis de comprendre la tendance comportementale des espèces ligneuses dans un milieu aux ressources limitées. Cependant, compte tenu du caractère décidu vs sempervirent des espèces, les travaux sur les traits aériens ont souvent porté sur une seule saison. L'étude des traits aériens sur deux saisons des pluies successives aurait pu donner des variations plus révélatrices. De plus, le nombre réduit (cinq) d'espèces étudiées limite l'étendue des variations des traits et des corrélations entre traits. Une étude sur un nombre d'espèces plus large donnerait des corrélations plus étendues avec une meilleure compréhension des stratégies développées par chaque type d'espèce. L'étude a été menée dans trois sites entre lesquels le climat ne variait pas; une étude comparant ces trois sites relativement proches du littoral avec d'autres sites plus continentaux pourrait donner des résultats plus intéressants quant à la variation et à la coordination des différents traits. D'autres études devraient mettre l'accent sur une quantification précise des gradients de ressources (ce qui n'était pas possible avec nos ressources monétaires limitées), par exemple grâce à un échantillonnage des propriétés des sols à chaque point, et la caractérisation précise d'un gradient de perturbation. Également, la caractérisation des traits de toute la communauté, et l'analyse des communautés sur des gradients étendus, pourraient apporter des

connaissances importantes sur la structure et le fonctionnement des technologies agroforestières.

Le suivi de la dynamique du carbone (séquestration) dans le temps dans les technologies agroforestières régulièrement cultivées (perturbées) est nécessaire pour évaluer leur apport durable à la fertilité des sols et à la diminution des gaz à effet de serre. Ce suivi doit intégrer les aspects socio-économiques des technologies agroforestières pour pouvoir établir un marché du carbone viable en faveur des petits producteurs ruraux des pays du Sahel. Les facteurs socio-économiques interfèrent naturellement dans les systèmes d'utilisation des terres au Sahel; pour réussir, les recherches futures doivent impérativement prendre en compte cet aspect. Des recherches futures pourraient également mettre l'accent sur plusieurs sempervirentes et fixatrices d'azote afin de sélectionner celles qui produiraient le plus de biomasse racinaire dans les conditions des Niayes et les intégrer dans la mise en place et la gestion des jachères de courte durée.

Généralement, la recherche dans les pays du Sahel est largement handicapée par les maigres ressources techniques et financières, ce qui rend difficile le suivi de la dynamique du carbone dans les systèmes agroforestiers. Cette situation se traduit dans la majeure partie des cas par des données très modestes sur le stockage et la séquestration de carbone; des travaux de modélisation sur la dynamique du carbone pourraient constituer une réelle alternative pour résoudre ce problème. Il est aussi important d'harmoniser les méthodes d'évaluation du carbone dans les systèmes forestiers et agroforestiers. Les données qui existent proviennent généralement de méthodologies diverses et disparates. Par exemple, dans les parcs arborés et dans les jachères, où il n'est généralement pas possible d'employer la méthode destructive pour évaluer la biomasse ligneuse, les équations allométriques sont régulièrement utilisées. Or, la majeure partie des équations utilisées ont été conçues pour une espèce donnée et en conditions forestières, mais généralement appliquées à plusieurs espèces, ce qui limite la fiabilité des données. Afin de respecter le desideratum des petits producteurs qui veulent éviter la méthode destructive, l'accent pourrait être mis sur l'élaboration d'équations allométriques pour chacune des principales espèces qui composent les technologies agroforestières afin d'améliorer la fiabilité des résultats.

Enfin, les résultats de cette étude pourraient être partagés avec les petits producteurs de la zone des Niayes à travers un projet de recherche-développement qui intégrerait les aspects écologiques aux aspects socio-économiques pour relever le niveau de fertilité de leurs sols et de leurs revenus.

Références

- Ackerly, D. 2004.** Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74 (1): 25-44.
- Adamidis, G. C., Kazakou, E., Fyllas, N. M. et Dimitrakopoulos, P. G. 2014.** Species adaptative strategies and leaf economic relationships across serpentine and non-serpentine habits on Lesbos, Eastern Mediterranean. *PLoS ONE*, 9 (5): e96034, doi:10.1371/journal.pone.0096034.
- AGRHYMET, 2010.** Le Sahel face aux changements climatiques : Enjeux pour un développement durable. Bulletin mensuel, Numéro spécial, Niamey, Niger. 43 p.
- Akpo, L., Grouzis, M. et Ba, A. T. 1995.** L'arbre et l'herbe au Sahel : effet de l'arbre sur la composition chimique des pâturages naturels du Nord-Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Revue Médecine Vétérinaire*, 146 (10) : 663-670.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F., Vieilledent, G., et Violle, C. 2011.** When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 13: 217-225.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S. et Lavorel, S. 2010b.** A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs-interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24: 1192-1201.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P. et Lavorel, S. 2010a.** Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98: 604-613.
- Albrecht, A. et Kandji, S. T. 2003.** Carbon Sequestration in Tropical Agroforestry Systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 99: 15-27.
- Ali, A., Diedhiou, A. et Lebel, T. 2005.** Rainfall estimation in Sahel. Part II: Evaluation of Rain Gauge Network in the CILSS Countries and Objective Intercomparison of Rainfall Products. *Journal of Applied Meteorology*, 44: 1707-1722.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchoumi, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J-J. H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A. et Cobb, N. 2010.** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259 (4): 660-684.
- An, H. et Shangguan, Z. 2012.** Generality of leaf traits relationships of dominant species along the secondary succession in the Loess Plateau of China. *African Journal of Biology*, 11 (7): 1624-1631.
- André, S., Galiana, A., Le Roux, C., Prin, Y., Neyra, M. et Duponnois, R. 2005.** Ectomycorrhizal symbiosis enhanced the efficiency of inoculation with two Bradyrhizobium strains and *Acacia holosericea* growth. *Mycorrhiza*, 15: 357-364.
- ANSD, 2013.** Situation économique et sociale du Sénégal. Ministère de l'Économie et des Finances, Sénégal, Dakar. 280 p.

- Archer, N. A. L., Quinton, J. N. et Hess, T. M. 2002.** Below-ground relationships of soil texture, roots and hydraulic conductivity in two-phase mosaic vegetation in South-east Spain. *Journal of Arid Environments*, 52: 535-553.
- Asadu, C. L. A., Diels, J. et Vanlauwe, B. 1997.** A comparaison of the contributions of clay, silt and organic matter to the effective CEC of soils of sub-saharian Africa. *Soil Science*, 162 (11): 785-794
- Aubert, M., Margerie, J., Trap, J. et Bureau, F. 2010.** Aboveground-belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and micro biota orchestrates. *Forest Ecology and Management*, 259 : 563-572.
- Ba, E. M. 2008.** Étude des propriétés biomécaniques et de la capacité de vie symbiotique des racines d'arbres d'*Acacia senegal* Willd et de *Prosopis juliflora* DC. Thèse doctorat, Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Sénégal et Université Bordeaux I, France. 122 p.
- Balesdent, J. Chenu, C. et Balabane, M. 2000.** Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and Tillage Research*, 53: 215-230.
- Balesdent, J., Derrien, D., Fontaine, S., Kirman, S., Klumpp, K., Loiseau, P., Marol, C., Nguyen, C., Péant, M., Personeni, E. et Robin, C. 2011.** Contribution de la rhizodéposition aux matières organiques du sol, quelques implications pour la modélisation de la dynamique du carbone. *Étude et Gestion des Sols*, 8 (3) : 201-216.
- Baley, N. J., Motavalli, P. P., Udawatta, R. P. et Nelson, K. A. 2009.** Soil CO₂ emissions in agricultural watersheds with agroforestry and grass contour buffer strips. *Agroforestry Systems*, 77: 143-158.
- Barbhuiya, A., Arunachalam, R., Pandey, H. N., Khan, M. L. et Arunachalam, K. 2012.** Fine root dynamics in undisturbed and disturbed stands of a tropical wet evergreen forest in northeast India. *Tropical Ecology*, 53: 69-79.
- Barbosa, R. I., Reginaldo, J., dos Santos, S., da Cunha, M. S., Pimentel, T. P. et Fearnside, P. M. 2012.** Root biomass, root: shoot ratio and belowground carbon stock in the open savannahs of Roraima Brazilian Amazonia. *Australian Journal of Botany*, 60: 405-416.
- Barthes, B. et Roose, E. 2002.** Aggregate stability as an indicator of soil susceptibility to runoff and erosion: validation at several levels. *Catena*, 47: 133-149.
- Bationo, B. A., Kalinganiré, A. et Bayala, J. 2012.** Potentialités des ligneux dans la pratique de l'agriculture de conservation dans les zones arides et semi-arides de l'Afrique de l'Ouest : Aperçu de quelques systèmes candidats. ICRAF Technical Manual n° 17 Nairobi: World Agroforestry Centre.
- Baumer, M. 1995.** Arbres, arbustes et arbrisseaux nourriciers en Afrique occidentale. *Enda tiers-monde*, Dakar, Sénégal. 260 p.
- Bayal, J., Kalinganire, A., Tchoundjeu, Z., Sinclair, F., et Garrity, D. 2011.** Conservation agriculture with trees in the West Africa Sahel- a review. ICRAF Occasional paper No.14. Nairobi: World Agroforestry Centre.
- Bazzaz, F. A. 1996.** Plants in changing environments: Linking physiological, population and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge and New York. 320 p.

- Birnbaum, P. 2012.** Biodiversité au Sahel. Les forêts du Mali. Édition Quae CIRAD, IFEMER, INRA, IRSTEA, France. 208 p.
- Blanco-Canqui, H., et Lal, R. 2004.** Mechanisms of carbon sequestration in soil aggregates. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23: 481-504.
- Boffa, J.-M. 2000a.** Les parcs agroforestiers en Afrique de l'Ouest: clés de la conservation et d'une gestion durable. *Unasylva*, 51 : 11-17.
- Boffa, J.-M. 2000b.** Les parcs agroforestiers en Afrique de l'Ouest. Cahier FAO Conservation 34. Italie, Rome. 258 p.
- Böhm, W. 1979.** Methods of studying root systems. *Ecological studies*, 33, Springer, Berlin, Allemagne. 188 p.
- Boix-Fayos, C., Calvo-Cases, A., Imeson, A. C. et Soriano-Soto, M. D. 2001.** Influence of soil properties on the aggregation of some Mediterranean soils and the use of aggregate size and stability as land degradation indicators. *Catena*, 44:47-67.
- Boka, M., Niang, I., Nyong, A., Vogel, C., Githeko, A., Medany, M., Osman-Elasha, B., Tabo, R. et Yanda, P. 2007.** Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Parry, M. L, Canziani, J. P., Palutikof, P. J., Van der Linden, P. J. et Hanson, C. E. (Eds). Cambridge University Press, United Kingdom. 433-567 Pp.
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseley, C. D. et Forester, M. L. 2003.** The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161: 1-28.
- Bonkougou, E. G., Ayuk, E. T. et Zougrana, I. 1997.** Les parcs agroforestiers des zones semi-arides d'Afrique de l'ouest. Actes du Symposium international tenu à Ouagadougou, Burkina Faso, 25 – 27 octobre 1993. ICRAF, Nairobi, Kenya. 226 p.
- Brown, C. et Crawford, A. 2009.** Changements climatiques et sécurité en Afrique. Une étude réalisée pour le forum des ministres des Affaires étrangères d'Afrique du Nord. Institut International du Développement Durable (IID), Winnipeg, Canada. 30 p.
- Brunner, I., Pannatier, E. G., Frey, B., Rigling, A., Landolt, W., Zimmermann, S. et Dobbertin, M. 2008.** Morphological and physiological responses of Scots pine fine roots to water supply in a dry climatic region in Switzerland. *Tree Physiology*, 29: 541-550.
- Bunker, D. E., De Clerk, F., Bradford, J. C., Colwel, R. K., Perfecto, I., Phillips, O. L., Sankaran, M. et Naeem, S. 2005.** Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Sciences*, 310: 1029-1031.
- Burri, K., Graf, F. et Böll, A. 2009.** Revegetation measures improve soil aggregate stability: a case study of a landslide area in Central Switzerland. *Forest Snow and Landscape Research*, 82 (1): 45-60.
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D. et Oakley, T. H. 2009.** Using phylogenetic functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE* 4(5): e5695. Doi: 10.1371/journal.pone.0005695.

- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H. et Baumgardner, G. A. 1997.** Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111: 1-11.
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E. et Schulze, E. D. 1996.** Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108: 583-595.
- Carvalho, M. M., Alvim, J. et Xavier, D. F. 2001.** Use of tree legumes for the recovery of degraded pastures in the Atlantic forest of Brazil. In International Symposium on Silvopastoral Systems, San José, Costa Rica, 2-9 avril 2000. 12-18 Pp.
- Cazet, M. 1989.** Les plantations linéaires denses sur les sols sableux dégradés de la zone Centrale-Nord du Sénégal. Comportement et effets sur les cultures adjacentes de quelques espèces locales et introduites. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 222: 27-37.
- CCNUCC, 2006.** Revised simplified baseline and monitoring methodologies for selected small-scale afforestation and reforestation project activities under the clean development mechanism. Ar-AMS00001/version 03, Sectoral scope 1423, December 2006. http://cdm.unfccc.int/filestorage/CDMWF_AM (visité le 22 février 2013 à 23 h).
- CCNUCC, 2007.** Report of the conference of parties on its thirteenth session, held on Bali, from 3 to 15 December 2007, Indonesia. 33 p.
- Cerdà, A., 2000.** Aggregate stability against water forces under different climates on agriculture land and scrubland in southern Bolivia. *Soil and Tillage Research*, 57: 159-166
- Chanteloup, P. 2013.** Patrons d'organisation des traits aériens et racinaires en prairies humides: lien avec la production primaire (qualité et quantité). Thèse de doctorat. Université de Rennes1. Rennes, France. 211 p.
- Chapin III., F. S. 1980.** The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. et Diaz, S. 2000.** Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Chaturvedi, R. K., Raghubanshi, A. S. et Sigh, J. S. 2011.** Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review, *Journal of Biosciences*, 36 (5): 1-19.
- Chen, W., Zeng, H., Eissenstat, D. M. et Guo, D. 2013.** Variation of first order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 846-856.
- Cheng, Y. H., Han, Y. Z., Wang, Q. C. et Wang, Z. Q. 2006.** Seasonal dynamics of fine root biomass, root length density, specific root length and soil resource availability in a *Larix gmelinii* plantation. *Frontiers of Biology in China*, 3: 310-317.
- Chotte, J.-L., Duponnois, R., Cadet, P., Adiko, A., Villeneuve, C., Agbogba, C. et Brauman, A. 2001.** Jachère et biologie du sol en Afrique Tropicale. In Florette et Pontanier (éd. 2001): 85-121Pp.
- Christensen, B. T. 2001.** Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science*, 52: 345-353.

- Cienciaruso, M. V., Silva, I. A., Manica, L. T. et Souza, J. P. 2013.** Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. *Basic and Applied Ecology*, 14: 404-412.
- Code forestier du Sénégal, 1999.** Loi n° 98 - 03 du 08 juin 1998, décret d'application n° 98-164 du 20 février 1998. Ministère de l'Environnement et de la Protection de la Nature du Sénégal, Dakar, Sénégal. 39 p.
- Comas, L. H. et Eissenstat, D. M. 2004.** Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 18: 388-397.
- Comas, L. H. Et Eissenstat, D. M. 2009.** Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytology*, 182: 919-928.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchman, N., Gurwich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgam, H. D., Van der Heijden, M. G. H., Pausas, J. G. et Poorter, H. 2003.** A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Cornet, F. et Diem, H. G. 1982.** Étude comparative de l'efficacité des souches de *Rhizobium* d'*Acacia* isolées de sols du Sénégal et effet de la double symbiose *Rhizobium-Glomus mosseae* sur la croissance de *Acacia holosericea* et *A. raddiana*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 198 : 3-15
- Couldrey, M. et Herson, M. 2008.** Climate change and displacement. *Forced Migration Review*, Issue 31, October 2008, Oxford Refugee Studies Centre. 80 p.
- Cowie, A. L., Penman, T. D., Gorissen, L., Winslow, M. D., Lehmann, J., Tyrrell, T. D., Twomlow, S., Wilker, A., Lal, R., Jones, J. W., Paulsch, A., Kellner, K. et Akhtar-Schuster, M. 2011.** Towards sustainable land management in the drylands: Scientific connections in monitoring and assessing dryland degradation, climate change and biodiversity. *Land Degradation and Development*, 22: 248-260.
- Cowie, A. L., Smith, P. et Johnson, D. 2006.** Does soil carbon loss in biomass production systems negate the greenhouse benefits of biodiversity? *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11: 979-1002.
- Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A. et Chapin III, F. S. 2001.** The relationship among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93: 274-285.
- Craine, J. M., Lee, W., Bond, W., William, R. J. et Johnson, L. 2005.** Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, 86 (1): 12-19.
- Das, D. K. et Chaturvedi, O. P. 2008.** Root biomass and distribution from five agroforestry tree species. *Agroforestry Systems*, 74:223-230.
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C. et Bagdertt, R. D. 2008.** Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11: 1-16.
- de Kroon, H., Hendriks, M., van Ruijven, J., Ravanek, J., Padilla, F. M., Jongejans, E., Visser, E. J. W. et Mommer, L. 2012.** Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity. *Journal of Ecology*, 100: 6-15.

- De Micco, V. et Aronne, G. 2012.** Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought. In R. Aroca (ed.), *Plant Responses to Drought Stress*. 37-61 Pp.
- de Vries, F. T., Manning, P., Tallowin, J. R. B., Mortimer, S. R., Pilgrim, E. S., Harrison, K. A., Hobbs, P. J., Quirk, H., Shipley, B., Cornelissen, J. H. C., Kattge, J. et Bargett, R. D. 2012.** Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. *Ecology Letters*, 15: 1230-1239.
- Depommier, D. 1996.** Structure, dynamique et fonctionnement des parcs à *Faidherbia albida* (Del.) A Chev. Caractérisation et incidence des facteurs biophysiques et anthropiques sur l'aménagement et le devenir des parcs de Dossi et de Watinoma, Burkina Faso. Thèse de doctorat, Université Paris VI, France. 519 p.
- DeWitt, T. J., Sih, A. et Wilson, D. S. 1998.** Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 77-81.
- Diagne, N., Thioulousse, J., Sanguin, H., Prind, Y., Krasova-Wade, T., Sylla, S., Galiana, A., Baudoin, E., Neyra, M., Svistoonoff, S., Lebrun, M. et Duponnois, R. 2013.** Ectomycorrhizal diversity enhances growth and nitrogen fixation of *Acacia mangium* seedlings. *Soil Biology and Biochemistry*, 57: 468-476.
- Diao, B. M. 1991.** Les systèmes d'élevage dans la zone des Niayes au Sénégal : L'élevage traditionnel. Institut sénégalais des recherches agricoles (ISRA). Études et document, Vol. 4, numéro 14.
- Diaz, S. et Cabido, M. 2001.** Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 646-655.
- Diaz, S. H., Thompson, J. G., Cabido, K., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Monserrat-Marti, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Diez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azinmi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowasary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martinez, M., Romo-Diez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. et Zak, M. R. 2004.** The plant traits that drive ecosystems. Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15: 295-304.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. et Robson, M. 2007.** Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS*, 104 (52): 20685-20689.
- Diop, M., Kaya, B., Niang, A. et Olivier, A. 2005.** Les espèces ligneuses et leurs usages : les préférences des paysans dans le Cercle de Ségou, au Mali. ICRAF Working Paper no 9. Nairobi: World Agroforestry Centre.
- Diop, M., Kaya, B., Niang, A. et Olivier, A. 2005.** Les espèces ligneuses et leurs usages : les préférences des paysans dans le Cercle de Ségou, au Mali. ICRAF Working Paper no 9. Nairobi: World Agroforestry Centre.
- Dixon, R. K. 1995.** Agroforestry Systems: Sources or Sinks of Greenhouse gases. *Agroforestry Systems*, 31: 99-116.

- Dodd, M. B. et Mackay, A. D. 2011.** Effects of contrasting soil fertility on root mass, root growth, root decomposition and soil carbon under a New Zealand perennial ryegrass/white clover pasture. *Plant Soil*, 349: 291-302.
- Dodd, M. B., Crush, J. R., Mackay, A. D. et Barker, D. J. 2011.** The “root” to more soil carbon under pasture. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 73: 43-50.
- Dossa, E. L., Fernades, E. C., M., Reid, W. S., Ezui, K. 2008.** Above and belowground biomass, nutrient and carbon stocks contrasting an open-grown and a shaded coffee plantation. *Agroforestry Systems*, 72: 103-117.
- Drénou, Ch., Charnet, F., Girard, S., Garbaye, J., Bonneau, M., Cruiziat, P., Frochot, H., Lévy, G., Marçais, B., Larrieu, L., Moore, W., et Rossignol, J.-P. 2006.** Les racines face cachée des arbres. Institut pour le développement forestier, Service d’Utilité Forestière du Centre National Professionnel de la Propriété Forestière, Paris, France. 336 P.
- DSRP III, 2013.** Document de stratégie pour la croissance et la réduction de la pauvreté au Sénégal (2013-2017). Primature, Dakar, Sénégal. 103 p.
- Dubey, P. K., Yogi, M., Bharadwaj, A. Soni, M. L., Singh, A. et Sachan, A. Kr. 2011.** *Balanites aegyptiaca* (L.)Del., a semi-arid forest tree: A Review. *Academic Journal of Plant Sciences*, 4 (1): 12-18.
- Duguma, L. A. 2013.** Financial analysis of agroforestry land uses and its implications for smallholders farmers livelihood improvement in Ethiopia. *Agroforestry Systems*, 87: 217-231.
- Duponnois, R., Founoune, H., Masse, D. et Pontanier, R. 2005.** Inoculation of *Acacia holosericea* with ectomycorrhizal fungi in a semi-arid site in Senegal: growth response and influences on the mycorrhizal soil infectivity after 2 years plantation. *Forest Ecology and Management*, 207: 351-362.
- Dupraz, C. et Liagre, F. 2008.** Agroforesterie. Des arbres et des cultures. 1^e éd. Editions France Agricole, Paris, France. 413 p.
- Dupuy, N. C. et Dreyfus, B. L. 1992.** Bradyrhizobium populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Applied Environmental Microbiology*, 58 (8): 2415-2419.
- Dussault, C., F., Shipley, B., Léger, J.-F., Meziane, D. et Hingrat, Y. 2011.** Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime,s C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science*,
- Dykes, A. et Thornes, J. 2000.** Hill slope hydrology in tropical rainforest steep lands in Brunei. *Hydrological Processes*, 14: 215-235.
- El Atta, H. A., Aref, I. M., Ahmed, A. I. et Khan, P. R. 2012.** Morphological and anatomical response of *Acacia ehrenbergiana* Hayne and *Acacia tortilis* (Forssk) Haynes sbsp. *A. raddiana* seedlings to induced water stress. *African Journal of Biotechnology*, 11(44): 10188-10199.
- Espeleta, J. F. et Donovan, L. A. 2002.** Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sandhill tree species. *Functional Ecology*, 16: 113-121.

Fajardo, A. et Piper, F. I. 2010. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189: 259-271.

Fall, A. S., Fall, S. T., Cissé, I., Badiane, A. N., Diao, M. B. et Fall, C. A. 2001. Cités horticoles en sursis? L'agriculture urbaine dans les grandes Niayes au Sénégal. CRDI, Ottawa, Canada. http://www.idrc.ca/booktique/index_f.cfm (visité le 20 /09/2013 à 15 h).

Fall, M. 1986. Environnement sédimentaire quaternaire et actuel des tourbières de la grande côte du Sénégal. Thèse de doctorat, Université Cheikh Anta Diop, Dakar Sénégal. 130 p.

Fall, S. T., Fall, A. S., Cissé, I., Badiane, A., Fall, C. A. et Diao, M. B. 2000. Intégration horticulture-élevage dans les systèmes agricoles urbains de la zone des Niayes (Sénégal). Bulletin de l'APAD, n° 19. URL : <http://apad.revues.org/44>. Consulté le 22 janvier 2014 à 18 h 30.

Fang, S., Li, H., Sun, Q. et Chen, L. 2010. Biomass production and carbon stock in poplar-crop intercropping systems: a case study in northwestern Jiangsu, China. *Agroforestry Systems*, 79: 213-222.

Faye, E. 2010. Diagnostic partiel de la flore et de la végétation des Niayes et du Bassin arachidier au Sénégal : application de méthodes floristiques, phytosociologique, ethnobotanique et cartographique. Thèse de doctorat, Université libre de Bruxelles, Université d'Europe, Bruxelles, Belgique. 266p.

Feller, C., Fritsch, E., Poss, R. et Valentin, C. 1991. Effet de la texture sur le stockage et la dynamique des matières organiques dans quelques sols ferrugineux et ferralitiques (Afrique de l'Ouest en particulier). *Cahiers ORSTOM, Série Pédologie*, 26 (1): 25-36.

Floret, C., Pontanier, R. et Serpantier, G. 1993. La jachère en Afrique occidentale. Dossier MAB 16, UNESCO, Paris, France. 87 p.

Foley, J. A., Defries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S. et al. 2005. Global consequences of land use. *Science*, 309: 570-574.

Forkman, F. J. 2005. Coefficients of Variation- an Approximate F-Test. Licentiate thesis. Departement of Biometry and Engineering. SLU, Uppsala, Sweden. 63 p.

Fornara, D. A., Tilman, D. et Hobbie, S. E. 2009. Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates. *Journal of Ecology*, 97: 48-56.

Fort, F., Jouany, C. et Cruz, P. 2012. Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*, 1-9 Pp. doi: 10.1093/jpe/rts034.

Fortier, J., Truaz, B., Gagnon, D., et Lambert, F. 2013. Root biomass and soil carbon distribution in hybrid poplar riparian buffers, herbaceous riparian buffers and natural riparian woodlots on farmland. *SpringerPlus, a Springer Open Journal*, 2: 539.

- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Doleza, J., Eriksson, O., Freitas, H., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quetier, F., Robson, M., Strenberg, M., Theau, J-P., Thébault, A. et Zarovali, M. 2009.** Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90 (3): 598-611.
- Fortunel, C., Paul, Fine, P. V. A., Baraloto, C. 2012.** Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, 26: 1153-1161.
- Founoune, H., Duponnois, R., Bâ, A. M. et Fouad, E. B. 2002.** Influence of the dual arbuscular endomycorrhiza / ectomycorrhizal symbiosis on the growth of *Acacia holosericea* (A. Cum. Ex G. Don.) in glasshouse conditions. *Annals of Forest Science*, 59:93-98.
- Fredan, M. A. A. 2011.** Nitrogen Fixing Legumes in the Plant Communities. *American Journal of Environmental Sciences*, 7 (2): 166-172.
- Freschet, G. T., Belligham, P. J., Lyver, P. O'B., Bonner, K. I. et Wardle, D. A. 2013.** Plasticity in above -and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three species. *Ecology and Evolution*, 3 (4): 1065-1078.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P. et Aerts, R. 2010.** Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98: 362-373.
- Fu, Y., Wang, X. et Sun, Y. 2013.** Carbon Concentration Variability of *Larix olgensis* in North-Eastern China. *Advance Journal of Food Science and Technology*, 5 (5): 627-632.
- FUNCI TREE, 2013.** Final report. Report n° 11. 37 p.
- Garnier, E. et Navas, M.-L. 2013.** Diversité fonctionnelle des plantes: Traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes. Éditions de Boeck, Bruxelles, Belgique. 353 p.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelier, P., Ducout, B., Roumet, C., et Navas, M-L. 2001.** Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152: 69-83.
- Gaye, A. T., NDione, J. A. et Citeau, J. 2000.** Les modifications du climat au Sénégal. Atelier International sur la Séquestration du Carbone dans les Sols. Dakar, 25 au 27 septembre 2000. CSE/Eros Data Center, Dakar, Sénégal.
- Gaye, A., Fall, D., Diouf, M. et Diop, P. M. 2013.** Portofolio des arbres selon leurs traits fonctionnels-Potou. FUNCI TREE Technical Brief no 8. 12 p.
- GIEC, 2000. In: Watson, R. T., Noble, I. R. Bolin, B., Ravindranah, N. H., Verardo, D. J., Dokken, D. J. (eds).** Land use, land-use change, and forestry, special report. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 375 p.
- GIEC, 2003.** Good Practice Guidance for Land Use, Land-use Change and Forestry (LULUCF). Institute for Global Environment Strategies (IGES) for ICP. Kamiyamaguchi, Hayama, Kanaga. Japan. 590 p.

GIEC, 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Équipe de rédaction principale, Pachauri, R. K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de ~)]. GIEC, Suisse, 103 p.

Gong, Y., Hu, Y., Fang, F., Liu, Y. Li, K. et Zhang, G. 2012. Carbon storage and vertical distribution in three shrubland communities in Gurbantünggüt desert, Uygur autonomous region of Xinjiang, Northwest China. *Chinese Geographical Science*, 22 (5): 541-549.

Gracia, D. 2008. The Climate Security Divide: Bridging Human and National Security in Africa, *The African Security Review*, 17.3, Institute for Security Studies. 2-17 Pp.

Graussein, F. 2009. Mécanisme de variation des traits fonctionnels dans les prairies des Alpes. Thèse de doctorat en biologie végétale. Université Joseph Fourier-Grenoble1. Ecole doctorale chimie et sciences du vivant, Grenoble, France. 244 p.

Graussein, F., Till-Bottraud, I. et Lavorel, S. 2010. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*, 106: 637-645.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111: 1169-1194.

Grouzis, M. et Akpo, L. e. 2006. Interactions arbre-herbe au Sahel. *Sécheresse*, 17 (1-2) : 318-325.

Grouzis, M. et Le Floc'h, E. 2003. Un arbre au désert : *Acacia raddiana*. IRD (Éditions), Paris. 313 p.

Gueye, M. et Ndoye, I. 2003. Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d'*Acacia senegal*, d'*Acacia seyal* et de *Faidherbia albida*. In : Grouzis, M., Le Floc'h, E., (Eds), Un arbre du désert : *Acacia raddiana*. IRD (Editions), 201-227.

Guowei, S., Debra, P. C. et William, L. K. 1997. Comparison of root distributions of species in North American grasslands using GIS. *Journal of Vegetation Science*, 8: 587-596.

Gupta, N., Kulal, S. S., Bawa, S. S. et Dhaliwal, G. S. 2009. Soil organic carbon and aggregation under poplar based agroforestry system in relation to tree age and soil type. *Agroforestry Systems*, 76:27-35.

Guswa, A. J. 2008. The influence of climate on root depth: A carbon cost-benefit analysis. *Water Resources Research*, 44, W0247.

Hairiah, K., Dewis, S., Velarde, S., Ekadinata, A., Rahayu, S., et Noordwijk, M. 2010. Measuring carbon stocks across land use Systems: A manual. Bogor, Indonesia. World Agroforestry Centre (ICRAF), SEA Regional Office, 155p.

Hajek, P., Hertel, D. et Leuschner, C. 2013. Intraspecific variation in root end leaf trait and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (*Populus tremula* and *P. tremuloides*). *Frontiers in Plant Science*, 4(415): 1-11.

Hamarashid, N. H., Othman, M. A. et Hussain, M.-A. 2010. Effects of soil texture on chemical compositions, microbial populations and carbon mineralization in soil. *Egyptian Journal of Experimental Biology*, 6 (1): 59-64.

- Hannani, A. et Chehema, A. 2012.** Développement végétatif et longévité de l'*Acacia raddiana* au Sahara septentrional. *Revue des BioRessources*, 2: 50-57.
- Harvey, C. 2001.** The conservation of biodiversity in silvopastoral systems. In International Symposium on Silvopastoral Systems, San José, Costa Rica, 2-9 avril 2000. 80-87 Pp.
- Hasselquist, N. J., Allen, M. F. et Santiago, L. S. 2010.** Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia*, 164: 881-890.
- Hassink, J., Bouwman, L. A., Zwart, K. B., Bloem, J. et Brussaard, L. 1993.** Relationships between soil texture, physical protection of organic matter, soil biota, and C and N mineralization in grassland soils. *Geoderma*, 57 (1-2): 105-128.
- Hayes, D. C. et Seastedt, T. R. 1987.** Root dynamics of tall grass prairie in wet and dry years. *Canadian Journal of Botany*, 65: 787-791.
- Henry M., Picard N., Trotta, C., Manley, R. J., Valentini, R., Bernoux, M. et Saint-André, L. 2011.** Estimating tree biomass of Sub-Saharan African forest: A review of available allometric equations. *Silva Fennica*, 45(3B): 477-569.
- Henry, M. Tittonell, P., Manlay, R. J., Bernoux, M., Albrecht, A. et Vanlauwe, B. 2009.** Biodiversity, carbon stock and sequestration potential in aboveground biomass in smallholder farming systems of western Kenya. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129: 238-252.
- Hiernaux, P. et Le Houérou, H. N. 2006.** Les Parcours du Sahel. *Sécheresse*, 17 (1-2) : 51-71.
- Hobbie, S. E., Oleksyn, J., Eissenstat, D. M. et Reich, P. B. 2010.** Fine root decomposition rates do not mirror those of leaf litter among temperate tree species. *Oecologia*, 162: 505-513.
- Hooper, D. U. et Vitousek, P. M. 1998.** Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68 (1): 121-149.
- Horton, J. L. et Hart, S. C. 1998.** Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (6): 232-235.
- Houghton, R. A. 2013.** The contribution of Land Use and Land-Use Change to the Carbon Cycle. In: Daniel G. Brown, Derek T. Robinson, Nancy H. F. French, Bradley C. Reed (eds). *Land Use and the Carbon Cycle Advances in Integrated Sciences, Management, and Policy*, Cambridge University Press, 52-76 Pp.
- Howlett, D. S., Morento, G., Losada, M. R. M., Nair, P. K. R. et Nair, V. D. 2011.** Soil carbon storage as influenced by tree cover in the Dehesa cork oak silvopasture of central-western Spain. *Journal of Environmental Monitoring*, 13: 1897-1904.
- Hughes, A. R., Inouye, B. D., Johnson, M. T. J., Underwood, N. et Vellend, M. 2008.** Ecological consequences of genetic diversity. *Ecological Letters*, 11: 609-623.
- Hulme, M., Doherty, R., Ngara, T., New, M. et Lister, D. 2001.** African Climate Change: 1900-2100. *Climate Research*, 17: 145-168.

- Hulshof, C. M. et Swenson, N. G. 2010.** Variation in leaf functional traits values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24: 217-223.
- Hummel, I., Vile, D., Violle, C., Devaux, J., Ricci, B., Gaernier, E. et Roumet, C. 2007.** Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist*, 173: 313-321.
- ISRA-ITA-CIRAD, 2005.** Le bilan de la recherche agricole et agroalimentaire au Sénégal de 1964 à 2004. Direction générale de l'ISRA, Dakar, Sénégal. 522 p.
- Isupova, M. V. et Mikhailov, V. N. 2008.** Hydrological and morphological processes in Senegal River mouth area. *Water Resources*, 35: 30-42.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., et Schulze, E. D. 1996.** A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108: 389-411.
- Jackson, R. B., Mooney, H. A. et Schulze, E.-D. 1997.** A global budget for fine root biomass, surface, and nutrient contents. *Proceeding of the National Academy Sciences of USA*, 94: 7362-7366.
- Jain, T. B., Graham, R. T. et Adams, D. 2010.** Carbon Concentrations and Carbon Pool Distributions in Dry, Moist and Cold Mid-Aged Forest of the Rocky Mountains. In : Jain, T. B., Russel, Graham, R. T. et Sandquist, J., tech. Eds. 2010. Integrated management of carbon sequestration and biomass utilization opportunities in a changing climate: Proceedings of the 2009 National Silviculture Workshop; 2009 June 15-18; Boise, ID. Proceedings RMRS-P-61. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 351 p.
- Janzen, H.H. 2006.** The soil carbon dilemma: Shall we hoard it or use it? *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 419-424.
- Jiménez, J. et Lal, R. 2006.** Mechanism of Carbon Sequestration in Soils of Latin America. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25: 337 – 365.
- Jobbagy, E. G. et Jackson, R. B. 2000.** The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10 (2): 423-436.
- Jonsson, M. et Wardle, D. A. 2010.** Structural equation modeling reveals plant community drivers of carbon storage in boreal forest ecosystems. *Biology Letters*, 6: 116-119.
- Juma, N. G. 1993.** Interrelationships between soil structure/texture, soilbiota/soil organic matter and crop production. *Geoderma*, 57: 3-30.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. et Muller, S. 2010.** Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98: 1134-1140.
- Kagni, A. 1989.** Pour une utilisation domestique des tourbes des Niayes sous forme de briquettes. Diplôme d'ingénieur en génie mécanique. École polytechnique de Thiès, Thiès, Sénégal. 120 p.
- Kaïré, M. 1999.** La production ligneuse des jachères et son utilisation par l'homme. Thèse de doctorat, Université de Provence (Aix – Marseille 1), France, 113 p.

- Kalyn, A. L. et Van Rees, K. C. J. 2006.** Contribution of fine roots to ecosystem biomass and Net Primary Production in black spruce, aspen and jack pine forests in Saskatchewan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140: 236-243.
- Kattge, J., Díaz S., Lavorel, S., Prentice, C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C.,....., et Wirth, C. 2011.** TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17: 2905-2935.
- Kessler, J. J. et Breman, H.** The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agroforestry Systems*, 13 (1): 41-62.
- Khouma, M. 1998.** Les grands types de sols au Sénégal. Rapport sur les sols du monde. ISRA-CNRA de Bambey. 21p.
- Khouma, M., Ndiaye, R., Cissé, I., Fall, S. T., Diom, F., Ndiaye, N. S .F., Thomas, I. 2004.** Les sols des Niayes : Caractérisation, évolution en fonction des changements hydro-climatiques. Notes de recherche, Laboratoire national de recherche sur les productions végétales (LNRPV), Dakar, Sénégal. 33 p.
- Kichenin, E., Wardle, D. A., Pelter, D. A., Morse, C. W. et Freschet, G. T. 2013.** Contrasting effects of plant inter-and intraspecific variation on community-level trait measures along environmental gradient. *Functional Ecology*, 27: 1254-1261.
- Kirby, K. R. et Potvin, C. 2007.** Variation in carbon storage among tree species: Implications for the management of a small-scale carbon sink project. *Forestry Ecology and Management*, 246: 208-221.
- Kirschbaum, M. U. F. et Mueller, R. 2001.** Net Ecosystem Exchange. Cooperative Research Centre for Greenhouse Accounting. 136 p.
- Koulibaly, B., Traoré, O. Dakuo, D., Zombré, P. N. et Bondé, D. 2010.** Effets de la gestion des résidus de récolte sur les rendements et les bilans cultureux d'une rotation cotonnier-maïs-sorgho au Burkina Faso. *Tropicicultura*, 28 (3): 184-189.
- Kudo, G. 1996.** Intraspecific variation of leaf traits in several deciduous species in relation to length of growing season. *Ecoscience*, 3: 483-489.
- Kumar, B. M. et Nair, P. K. R. 2011.** Carbon Sequestration Potential of Agroforestry Systems: Opportunities and Challenges. *Advances in Agroforestry*, vol. 8, 326 p.
- Lal, R. et Bruce, J. P. 1999.** The potential of world cropland soils to sequester carbon and mitigate the greenhouses effect. *Environmental Science and Policy*, 2: 177-185.
- Laminou Manzo, O., Campanell, A. B. et Paul, R. 2009.** Sélection d'espèces ligneuses adaptées à la fixation biologique de dunes au Niger. *Revue Internationale de Géologie, de Géographie et d'Écologie Tropicales*, 33 : 99-106.
- Larwanou, M., Saadou, M. et Hamadou, S. 2006.** Les arbres dans les systèmes en zone sahélienne du Niger : mode de gestion, atouts et contraintes. *Tropicicultura*, 1: 14-18.
- Lavorel, S. et Garnier, E. 2002.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.

Le Floc'h, E. et Aronson, J. 2013. Les arbres des déserts : Enjeux et promesses. ACTES SUD, France. 372 p.

Le Houérou, H. N., 1989. The grazing land Ecosystems of the African Sahel. Ecological Studies 75, Springer-Verlag, Berlin, Allemagne. 282 p.

Lehmann, J., Petera, I. et Steglich, C. 1998. Below-ground interactions in dryland agroforestry. Forest Ecology and Management, 111: 157-169.

Lericollais, A. 1989. La mort des arbres à Sob (pays Sereer). Dans : Tropiques, lieux et liens, ORSTOM, Paris, France. Pp. 187-197.

Lhoste, P. et Richard, D. 1993. Contribution de l'élevage à la gestion de la fertilité à l'échelle du terroir. In : 10^{ème} Journée du réseau érosion, du 15 au 18 septembre 1993, Montpellier, France. 463-489 Pp.

Li, Y., Johnson, D. A., Su, Y., Cui, J. et Zhang, T. 2005. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. Botanical Bulletin of Academic Sinica, 46: 127-134.

Liu, G., Freschet, G. T., Pan, X., Cornelissen, J. H., Li, Y. et Dong, M. 2010. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. New Phytologist, 188: 543-553.

Liu, S., Kairé, M., Wood, E., Diallo, O. et Tieszen, L. L. 2004. Impacts of land use and climate change on carbon dynamics in south-central Senegal. Journal of Arid Environments, 59: 583-604.

Logbo, J., Bada, F., Gnacadia, L. S., Ameglio, T. et Akpo, L. E. 2011. Estimation de la biomasse racinaire en fonction de la teneur en eau du sol chez les espèces sahéliennes : cas d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *Raddiana* (Savi) Brenand et de *Balanites aegyptiaca* (L) Del, en station et en milieu réel. International Journal of Biological and Chemical Sciences, 5 (1): 94-110.

Lufafa, A., Bolte, J., Wright, D., Khouma, M., Diedhiou, I., Dick, R. P., Kizito, F., Dossa, E. et Noller, J. S. 2008. Regional carbon stocks and dynamics in native woody shrub communities of Senegal's Peanut Basin. Agriculture, Ecosystems and Environment, 128: 1-2.

Lynch, J. P. et Ho, M. D. 2005. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. Plant Soil, 269: 45-56.

Makita, N., Hirano, Y., Mizoguchi, T., Kominami, Y., Dannoura, M., Ishii, H., Finer, L. et Kanazawa, Y. 2011. Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest. Ecological Research, 26: 95-104

Manlay, R. J. 1994. Jachère et gestion de la fertilité en Afrique de l'Ouest : Suivi de quelques indicateurs agro-écologiques dans deux sites du Sénégal. DEA, Université d'Aix-Marseille, France. 69 P.

Manlay, R. J., Chotte, J.-L., Masse, D., Laurent, J.-Y. et Feller, C. 2002. Carbon, nitrogen and phosphorus allocation in agro-ecosystems of a West Africa savanna III. Plant

and soil components under continuous cultivation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 88: 249-269.

Marone, D. 2012. Les brise-vent au Sénégal : quand le capital se fait social et humain. *Sahel Agroforesterie*, 16:5-6.

Masse, D. 2007. Changements d'usage de terres dans les agro-systèmes d'Afrique subsaharienne. Propriétés des sols et dynamique des matières organiques. Institut National Polytechnique de Toulouse. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse, Toulouse, France. 82 p.

Matamala, R., Miquel, A. Gonzales, M., Jatrow, J. D., Norby, R. D. et Schlesinger, W. H. 2003. Impacts of fine root turnover on forest N.P.P. and soil C sequestration. *Science*, 302: 1385-1387.

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. et Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4): 178-185.

McKnown, A. D., Guy, R. D. Azam, M. S., Drewes, E. C. et Quamme, L. K. 2013. Seasonality and phenology alter functional leaf traits. *Oecologia*, 172 (3): 653-665.

Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K. et Relyeas, R. A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (12): 685-692.

Mokany, K. et Ash, J. 2008. Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science*, 19: 119-126.

Mokany, K., Ash, K. J. et Roxburgh, S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96: 884-893.

Mommer, L. et Weemstra, M. 2012. The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytologist*, 195: 725-727.

Montagnini, F. et Nair, P. K. R. 2004. Carbon sequestration: An underexploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 61:281-295.

Monti, A. et Zatta, A. 2009. Root distribution and soil moisture retrieval in perennial and annual energy crops in North Italy. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 132: 252-259.

Mueller, K. E., Tilman, D., Fornara, D. A. et Hobbie, S. E. 2013. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology*, 94 (4): 787-793.

Nair, P. K. R. 1993. *An Introduction to Agroforestry*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. The Netherlands. 499 p.

Nair, P. K. R. 2012. Carbon sequestration studies in agroforestry systems: a reality-check. *Agroforestry Systems*, 86: 243-253.

Nair, P. K. R. et Nair, V. D. 2003. Carbon storage in North American agroforestry systems. In: Kimble, J. M., Heath, L. S., Birdsey, R. A., Lal, R. (eds), *The potential of US*.

Forest soils to sequester carbon and mitigate the greenhouse effect. CRC Press, Boca Raton, 333-346 Pp.

Nair, P. K. R., Kumar, B. M. et Nair, V. D. 2009. Agroforestry as a strategy for carbon sequestration. *Journal of Plant Nutrition and Soil Sciences*, 172: 10-23.

Natake, T. 2012. Patterns of soil texture and root biomass along a humid tropical forest hill slope catena. *Soil Texture in PR Humid Tropical Forest*. University of California, Berkeley Environmental Sciences 2012. 14 p.

Ndiaye, O., Diallo, A., Matty, F., Thiaw, A., Fall, R. D. et Guissé A. 2012. Caractérisation des sols de la zone des Niayes de Pikine et de Saint-Louis (Sénégal). *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 6 (1): 519-528.

Ndoye, M., Diallo, I. Gassama, Y.K. 2004. Reproductive biology in *Balanites aegyptiaca* (L.)Del, a semi-aride forest tree. *African Journal of Biotechnology*, 3 (1) : 40-46.

Ndoye, S., Ndiaye, B. et Diop, C. 2006. Analyse pédologique de la région des Niayes au Sénégal. *Journal des Sciences pour l'Ingénieur*, 6: 47-55.

Nicholson, S. E. 2001. Climatic and environmental change in Africa during the last two centuries. *Climate Research*, 17: 123 – 144.

Nicotra, A. B., Babicka, N. Westoby, M. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetical independent contrasts. *Oecologia*, 130: 136-145.

Njiti, C. F. et Galiana, A. 1996. Symbiotic property and rhizobium requirement for effective nodulation of five tropical dry zone acacias. *Kluwer Academy*, 33 (3) : 265-271.

Oelbermann, M., Voroney, M. P. et Gordon, A. M. 2004. Carbon sequestration in tropical and temperate agroforestry systems: a review with examples from Costa Rica and southern Canada. *Ecosystems and Environment*, 104:359–377.

Oelbermann, M., Voroney, R. P., Thevathasan, N. V., Gordon, A. M., Kass, D. C. L. et Schlönvoigt, A. M. 2006. Soil carbon dynamics and residue in a Costa Rica and Southern Canadian alley cropping system. *Agroforestry Systems*, 68: 27-36.

Olchin, G. P., Ogle, S., Frey, S. D., Filley, T. R., Paustian, K. et Six, J. 2008. Residue Carbon Stabilization in Soil Aggregates of No-Till and Tillage Management of Dryland Cropping Systems. *Soil Science Society of America Journal*, 72 (2): 507-513.

Orwin, K. H., Buckland, S. M., Johnson, D., Turner, B. L., Smart, S., Oakley, S. et Badgett, R. 2010. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *Journal of Ecology*, 98: 1074-1083.

Ostonen, I. Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lohmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M. et Brunner, I. 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 141 (3): 426-442.

Pallo, F. J. P., Sawadogo, N., Sawadogo, L., Sedogo, M. P. et Assa, A. 2008. Statut de la matière organique des sols dans la zone sud-soudanienne au Burkina Faso. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 12 (3): 291-301.

- Papaud, A et Poisson, A. 1985.** Le cycle du carbone et sa perturbation par les activités humaines : un aperçu du problème. *Oceanologica Acta*, 8 (2): 133-145.
- Parton, W., Tappan, G., Ojina, D., Tschakert, P. 2004.** Ecological impact of historical and future land-use patterns in Senegal. *Journal of Arid Environment*, 59: 605-623.
- PDMAS, 2010.** Étude diagnostique et d'identification générale des pôles potentiels de développement de l'irrigation. Rapport Studi International, version définitive, Tunis, Tunisie. 193 p.
- Peichl, M., Thevathansan, N. V., Gordon, A. M., Huss, J. and Abohassan, R. A. 2006.** Carbon sequestration potentials in temperate tree-based intercropping systems, southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems*, 66: 243-257.
- Pélissier, P. 1966.** Les paysans du Sénégal : Les civilisations agraires du Cayor à la Casamance. Imprimerie Fabrègues, Saint-Yrieux, France. 939 p.
- Pélissier, P. 1980.** L'arbre dans les paysages agraires de l'Afrique noire. *Cahiers ORSTOM Séries Sciences humaines*, 17 (3-4): 131-136.
- Peltier, R. 1990.** L'arbre dans les terroirs villageois. CIRAD / CTFT, Paris, France. 13-18 Pp.
- Peltier, R., Forkong, C. N., Ntoupka, M., Manley, R. J., Henry, M. et Morillon, V. 2007.** Évaluation du stock de carbone et de la productivité en bois d'un parc à karités du Nord-Cameroun. *Bois et Forêts des Tropiques*, 294 (4): 39-50.
- Persson, H. 1980.** Spatial distribution of fine root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos*, 34: 77-87.
- Phillips, C. J., Marden, M., Lambie, S., Watson, A., Ross, C., et Fraser, S. 2013.** Observations of below-ground characteristics of young redwood trees (*Sequoia sempervirens*) from two sites in New Zealand-implication for erosion control. *Plant Soil*, 363: 33-48.
- Pichancourt, J-B. et van Klinken, R. D. 2012.** Phenotypic plasticity influences the size, shape and dynamics of the geographic distribution of an invasive plant. *PLoS ONE* 7 (2): e32323. Doi: 10.1371 / journal.pone.0032323.
- PNUD-ISE, 2010.** Quatrième rapport national sur la mise en œuvre de la convention sur la diversité biologique. Ministère de l'Environnement et de la Protection de la Nature, Direction des Parcs Nationaux, Dakar, Sénégal. 117 p.
- Pregitzer, K. S., De Forest, J. L., Burton, A. J., Allen, M. F., Ruess, R. W. et Hendrick, R. L. 2002.** Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72 (2): 293-309.
- Pregitzer, K. S., King, J. S., Burton, A. J. et Brown, S. E. 2000.** Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 147: 105-115.
- Quarro, M. 2006.** Le sylvo-pastoralisme et la gestion durable des écosystèmes naturels arides. Dans: *Water Management and Soil Conservation in Semi-Arid Environments*. 14th International Soil Conservation organization conference, Marrakech, Maroc 2006.

- Raizada, A., Jayaprakash, J., Rathore, A. C. et Tomar, J. M. S. 2013.** Distribution of fine root biomass of fruit and forest tree species raised on old river bed lands in North West Himalaya. *Tropical Ecology*, 54: 251-261.
- Raouda, A. K., Duru. M., Theau., J. P., Plantureux, S. et Cruz, P. 2005.** Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16: 391-398.
- Rau, B. M., Johnson, D. W., Chambers, J. C., Blank, R. R. et Lucchesi, A. 2009.** Estimating root biomass and distribution after fire in a great basin woodland using cores and pits. *Western North American Naturalist*, 69 (94): 459-468.
- Razafimbelo, T., Albrech, A., Feller, C., Ravelojaona, H., Moussa, N., Razanamparany, C., Rakotoarinivo, C. Razafintsalama, H., Michellon, R., Naudin, K. et Rabeharisoa, L. 2010.** Stockage de carbone dans les sols sous systèmes de culture en semis direct sous couvert végétal (SCV) dans différents contextes pédoclimatiques à Madagascar. *Étude et Gestion des Sols*, 17 (2): 143-158.
- Read, C., Wright, J. J. et Westoby, M. 2006.** Scaling up from leaf to canopy-aggregate properties in sclerophyll shrub species. *Austral Ecology*, 31: 310-316.
- Rees, R. M., Bingham, I., Baddeley, J. et Watson, C. A. 2005.** The role of plants and land management in sequestering soil carbon in temperate arable and grassland ecosystem. *Geoderma*, 128: 130-135.
- Rees, S. et Doyle, R. 2010.** Effects of soil properties on Pinot Noir vine vigour and root distribution. 19th World Congress of Soil Sciences, Soil Solution for a Changing World. 1-6 August 2010, Brisbane, Australia.
- Reich, P. B. 2014.** The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102: 275-301.
- Reich, P. B., Tjoelker, M., Buschena, C., Knops, J., Wrage, K., Machado, J. et Tilman, D. 2003a.** Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group difference. *New Phytologist*, 157: 617-631.
- Reich, P. B., Walters, M. B. et Ellsworth, D. S. 1992.** Leaf lifespan in relation to leaf plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 356-392.
- Reich, P. B., Walters, M. B. et Ellsworth, D. S. 1992.** Leaf lifespan in relation to leaf plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 356-392.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Tjoelker, M. G., Vanderklein, D. et Buschena, C. 1998.** Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 12:395-405.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavenders-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M. et Walters, M. B. 2003b.** The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164 (3 Suppl.): S143-S164.

- Rewald, B., Ephrath, J. E. et Rachmilevitch, S. 2011.** A root is root? Water uptake rates of Citrus root orders. *Plant Cell and Environment*, 34: 33-42.
- Richardson, A. D., Ashton, P. M. S., Berlyn, G. P., McGroddy, M. E. et Cameron, I. R. 2001.** Within crown foliar plasticity of western hemlock. *Tsuga heterophylla* in relation to stand age. *Annals of Botany*, 88: 1007-1015.
- Ridder, D. et Keulen, V. H., 1990.** Some aspects of the role of organic matter in sustainable intensified arable farming systems in the West-African semi-arid tropics. *Fertilizer Research*, 26: 299-310.
- Rob Groot, J. J., Traoré, M. et Koné, D. 1998.** Description du système racinaire de trois espèces fourragères en soudano-sahélienne : *Andropogon gayanus*, *Vigna unguiculata* et *Stylosanthes hamata*. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 2(2): 106-119.
- Robinson, D. T., Brown, D. G., French, N., H. F. et Reed B. C. 2013.** Land Use and the Carbon Cycle: Advances in Integrated Sciences, Management, and Policy. Cambridge University Press, 564 p.
- Rocheleau, D., Weber, F. et Field-Juma, A. 1994.** Agroforesterie en Afrique tropicale sèche. ICRAF, Nairobi, Kenya. 328 p.
- Rosado, B. H. P., Martins, A. C., Coloneu, T. C., Oliveira, R. S., Joly, C. A. et Aida, M. P. M. 2010.** Fine root biomass and root length density in a lowland and montane tropical rain forest, SP, Brazil. *Biota Neotropica*, 11 (3): 203-209.
- Rossato, D. R. 2013:** Seasonal patterns of leaf production in co-occurring trees with contrasting leaf phenology: time and quantitative divergences. *Plant Species Biology*, 28:138-145.
- Roumet, C., Urcelay, C. et Diaz, S. 2006.** Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*, 170: 357-368.
- Roupsard, O. 1997.** Écophysiologie et diversité génétique de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., un arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride. Fonctionnement hydrique et efficacité d'utilisation de l'eau d'arbres adultes en parc agroforestier et de juvéniles en conditions semi-contrôlées. Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré de Nancy 1, France. 207 p.
- Ryser, P. 2006.** The mysterious root length. *Plant Soil*, 286: 1-6.
- Saha, S. K., Nair, P. K. R., Nair, V. D. et Kumar, B. M. 2010.** Carbon storage in relation to soil size fractions under tropical tree-based land-use systems. *Plant Soil*, 328: 433-446.
- Saha, S. K., Nair, P. K. R., Nair, V. D. et Kumar, M. 2009.** Soil carbon stock in relation to plant diversity of homegardens in Kerala, India. *Agroforestry Systems*, 76: 53-65.
- Saiz, G., Bird, M. I., Dominges, T., Schrodtt, F., Schwarz, M., Feldpausch, T. R., Veenendaal, E., Djagbletey, G., Hien, F., Compaoré, H., Diallo, A. et Lloyd J. 2012.** Variation in soil carbon stocks and their determinants across a precipitation gradient in West Africa. *Global Change Biology*, 18: 1670-1683.

Sala, O. E., Chapin III, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzing, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Money, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker B. H., Walker, M. et Wall, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Sciences*, 287: 1770-1774.

Samaké, O., Dakouo, J. M., Kalinganire, A., Bayala, J. et Koné, B. 2011. Régénération naturelle assistée-Gestion des arbres champêtres au Sahel. ICRAF Technical Manuel No. 16. Nairobi : World Agroforestry Centre.

Samba, A. N. S. 1997. Influence de *Cordyla pinnata* sur la fertilité d'un sol ferrugineux tropical et sur le mil et l'arachide dans un système agroforestier traditionnel au Sénégal. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec, Canada. 209p.

Sandquist, D. R. et Ehleringer, J. R. 1997. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. *New Phytologist*, 135: 635-644

Sarr, O. Diatta, S. Gueye, M. Ndiaye, P. M., Guissé, A. et Akpo, L. E. 2013. Importance des ligneux fourragers agropastoral au Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Revue Médecine Vétérinaire*, 164 (1) : 2-8.

Sauer, T. J., Camberdella, C. A. et Brandle, J. R. 2007. Soil carbon and tree litter dynamics in a red cedar-scotch pine shelterbelt. *Agroforestry Systems*, 71: 163-174.

Schenk, H. J. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94: 725-739.

Schenk, H. J. 2008. The shallowest possible water extraction profile: A null model for global root distribution. *Vadose Zone Journal*, 7: 1119-1124.

Schenk, H. J. et Jackson, R. B. 2002a. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72 (3): 311-328.

Schenk, H. J. et Jackson, R. B. 2002b. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90 (3): 480-494.

Schenk, H. J. et Jackson, R. B. 2005. Mapping the global distribution of deep roots in relation to climate and soil characteristics. *Geoderma*, 126: 129-140.

Schoeneberger, M. M. 2009. Agroforestry: Working trees for sequestration carbon on Agricultural land. *Agroforestry Systems*, 75: 27-37

Schroth, G. 1995. Tree root characteristics as criteria for species selection and system design in agroforestry. *Agroforestry Systems*, 30: 125-143.

Schroth, G., D'Angelo, S. A., Teixeira, W. G., Haag, D. et Lieberei, R. 2002. Conversion of secondary forest into agroforestry and monoculture plantations in Amazonia: consequences for biomass litter and soil carbon stocks after 7 years. *Forest Ecology and Management*, 163: 131-150.

- Schrumpf, K. K., Guggenberger, G., Person, T., Kogel-Knabner, I. et Schulze, E. 2013.** Storage and stability of organic carbon in soils as related to depth occlusion within aggregates, and attachment to minerals. *Biogeosciences*, 10: 1675-1691.
- Serpantié, G. et Ouatarra, B. 2001.** Fertilité et jachères en Afrique de l'Ouest. *In Florette et Pontanier* (éd. 2001): 21-83 Pp.
- Sharrow, S. H. et Ismail, S. 2004.** Carbon and nitrogen storage in agroforests, tree plantations, and pastures in western Oregon, USA. *Agroforestry Systems*, 60: 123-130.
- Shibu, J. 2009.** Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry Systems*, 76:1-10.
- Shipley, B. 2007.** Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales. *Annals of Botany*, 99: 965-966.
- Shipley, B. et Vu, T.-T. 2002.** Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 153: 359-364.
- Shrestha, B. M., Singh, B. R., Sitaula, B. K., Lal, R. et Bajracharya, R. M. 2007.** Soil Aggregate-and Particle- Associated Organic Carbon under Different Land Uses in Nepal. *Soil Science society of America Journal*, 71: 1194-1203.
- Shrestha, B. M., Sitaula, B. K., Singh, B. R. et Bajracharya, R. M. 2004.** Soil Organic Carbon Stocks in Soil Aggregates under Different Land Use Systems in Nepal. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 70:201-213.
- Six, J., Contant, R. T., Paul, E. A. et Paustian, K. 2002.** Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant Soil*, 241: 155-176.
- Skinner, R. H. et Comas, L. H. 2010.** Root distribution of temperate forage species subjected to water and nitrogen stress. *Crop Science Society of America*, 50: 2178-2185.
- Smiley G. L. et Kroschel, J. 2008.** Temporal change in carbon stocks of cocoa-*Gliricidia* agroforest in Central Sulawesi, Indonesia. *Agroforestry Systems*, 73: 219-231.
- Smith, D. M., Jackson, N. A., Roberts, J. M. et Ong, C. K. 1999.** Root distributions in a *Grewillea robusta*-maize agroforestry system in semi-arid Kenya. *Plant and Soil*, 211: 191-205.
- Somé, N. A., Dy, A. et Hien, V. 1999.** Bio-indicateurs paysans de la fertilité des sols et gestion du cycle culture-jachère en zone soudannienne (Burkina Faso). *Journal d'Agronomie Tropicale et de Botanique Appliquée*, 41 (2): 137-146.
- Somé, N. A., Traoré, K., Traoré, O. et Tassebedo, M. 2007.** Potentiel des jachères artificielles à *Andropogon* spp dans l'amélioration des propriétés chimiques et biologiques des sols en zone soudannienne (Burkina Faso). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 11(3): 245-252.
- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A. G., Fourcaud, T. and Sidle, R. C. 2009.** Desirable root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant Soil*, 324:1-30.
- Swamy, S. L. et Puri, S. 2005.** Biomass production and C-sequestration of *Gmelina arborea* in plantation and agroforestry system in India. *Agroforestry Systems*, 64: 181-195.

- Takimoto, A., Nair V. D. et Nair, P. K. R. 2008.** Carbon stock and sequestration potential of traditional and improved agroforestry systems in the West African Sahel. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 125: 159-166.
- Tieszen, L. L., Tappan, G. G. et Touré, A. 2004.** Sequestration of carbon in soil organic matter in Senegal. An overview. *Journal of Arid Environment*, 59 (3): 409-425.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. et Lehman, C. 2001.** Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294: 843-845.
- Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P. B. et Tilman, D. 2005.** Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167: 493-508.
- Tobner, C. M., Paquette, A. et Messier, C. 2013.** Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*, 4, Article 242: 1-11.
- Tomlinson, K. W., Langevelde, F. V., Ward, D., Bongers, F., da Silva, D. A., Prins, H. H. T., de Bie, S. et Sterck, F. J. 2013a.** Deciduous and evergreen differ in juvenile biomass allometries because of differences in allocation to root storage. *Annals of Botany*, 112: 575-587.
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Bongers, F., Borghetti, F., Jacobs, L. et van Langevelde, F. 2014.** Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. *Annals of Botany*, 114: 315-324.
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Sterck, F. J., Borghetti, F., Ward, D., de Bie, S. et van Langevelde, F. 2013b.** Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology*, 101: 430-440.
- Touré, A., Temgoua, E., Guenat, C. et Elberling, B. 2013.** Land Use and soil Texture Effects on Organic Carbon Change in Dryland Soils, Senegal. *Open Journal of Science*, 3: 253-262.
- Touré, O. et Sek, S. M. 2005.** Exploitation familiale et entreprises agricoles dans la zone des Niayes au Sénégal. IIED, numéro 13, Londres, Royaume Uni. 60 p.
- Trubat, R., Cortina, J. et Vilagrosa, A. 2006.** Plant morphology and root hydraulics are altered by nutrient deficiency in *Pistacia lentiscus* (L.). *Trees*, 20: 334-339.
- Trubat, R., Cortina, J. et Vilagrosa, A. 2012.** Root architecture and hydraulic conductance in nutrient deprived *Pistacia lentiscus* L. seedlings. *Oecologia*, 170 (4): 899-908.
- Tschakert, P., Khouma, M. et Sene, M. 2004.** Biophysical potential for soil carbon sequestration in agricultural systems of the Old Peanut Basin of Senegal. *Journal of Arid Environments*, 59: 511 – 533.
- Tufekcioglu, A., Raich, J. W., Isenhardt, T. M. et Schultz, R. C. 1999.** Fine root dynamics, coarse root biomass, root distribution, and soil respiration in a multispecies riparian buffer in Central Iowa, USA. *Agroforestry Systems*, 44: 163-174.
- Udawatta, R. P. et Jose, S. 2013.** Carbon Sequestration Potential of Agroforestry Practices in Temperate North America. In. B.M. Kumar and P.K.R. Nair (eds.), *Carbon Sequestration*

Potential of Agroforestry Systems: Opportunities and Challenges, *Advances in Agroforestry*, 8: 17- 42.

Van Bellen, S., Garneau, M. et Bergeron, Y. 2010. Impact of Climate Change on Forest Fire Severity and Consequences for Carbon Stocks in Boreal Forest Stands of Quebec, Canada: A Synthesis. *Fire Ecology*, 6 (3): 16-44.

Vandenbeldt, R. J. 1991. Rooting systems of western and southern Africa *Faidherbia albida* (Del) A. Chev. (syn. *Acacia albida* Del.) – A comparative analysis with biogeographic implications. *Agroforestry Systems*, 14: 233-244.

Verhey, W. 2006. Soils of arid and semi-arid areas. Land use, land cover and soil sciences, Vol II. www.eolss.net/sample-chapters/c19/e1-05-07-16 (consulté le 24/06/2014).

Villeneuve, C., et Richard, F. 2001. Vivre les changements climatiques : L'effet de serre expliqué, eds. MultiMondes, Québec, Canada. 274 p.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V. et Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 244-252.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116 (5): 882-892.

Vitousek, P. M. 1997. Human domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 278 (5335): 21-21.

von Maydell, H. J. 1983. Arbres et arbustes du Sahel. Leurs caractéristiques et leurs utilisations. Eschborn, GTZ, publication 147, Allemagne. 531p.

Walters, M. B. et Reich, P. B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 143: 143-154.

Waneukem, V. et Ganry, F. 1992. Relations entre les formes d'azote organique du sol et l'azote absorbé par la plante dans un sol ferrallitique du Sénégal. *Cahiers ORSTOM, Série Pédologie*, Vol. XXVII (1) : 97-107.

Wang, J. C., Shi, X., Zhang, D. Y. et Yin, L. 2011. Phenotypic plasticity in response to soil moisture availability in the clonal plant *Eremosparton songoricum* (Litv.) Vass. *Journal of Arid Land*, 3 (1): 34-39.

Wardle, D. A. et Van der Putten, W. H. 2003. Biodiversity, ecosystem functioning and above ground-below ground linkages. In *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives* Eds. (M. Loreau, M., Naeem, S. et Inchausti, P. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. Pp. 155-168.

Weaver, J. E. 1938. Root Distribution of Tree in Relation to Soil Profile. *Agronomy and Horticulture-Faculty Publications*. Paper 455.

Wellstein, C., Celli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galie, M., Spada, F. et Canullo, R. 2013. Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habits. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2353-2374.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199: 213-227.

Westoby, W., Falster, D. S., Moles, A. T. Vesk, P. A. et Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159.

Whitlock, R. A. J., Grime, J. P., Booth, R. et Burke, T. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. *Journal of Ecology*, 95: 895-907.

Wilson, P. Thompson, K. et Hodgson, J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155-162.

Withington, J. M., Reich, P. B., Oleksyn, J. et Eissenstat, D. M. 2006. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76: 381-397.

Witty, J. H., Graham, R. C., Hubbert, K. R. et Doolittle, J. A. 2003. Contributions of water supply from the weathered bedrock zone to forest soil quality. *Geoderma*, 114 (3-4): 389-400.

Woomer, P. L., Martin, A., Albrecht, A., Resck, D. V. S. et Scharpenseel, H. W. 1994. The importance and management of soil organic matter in the tropics. In Woomer, P. L. and Swift, M. J., *The biological management of tropical soil fertility*. 47-80 Pp.

Woomer, P. L., Tieszen, L. L., Tappan, G. et Sall, M. 2004a. Land use change and carbon stocks in Senegal. *Journal of Arid Environments*, 59: 625-642.

Woomer, P. L., Touré, A. et Sall, M. 2004b. Carbon stocks in Senegal's Sahel transition zone. *Journal of Arid Environments*, 59: 499-510.

Wright, I. J. et Westoby, M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155: 403-416.

Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, Kylee, Manriquez, G. I., Martinez-Ramos, M., Muller-Landau, P. H., Pitman, N., C. A., Poorter, L., Silman, M. R., Vriesendorp, C. F., Webb, C., Westoby, M. et Wright, S. J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99: 1003-1015.

Wright, I. J., Reich, P. B. et Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high – and low – rainfall and high – and low – nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15: 423-434.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Narvas, M. L., Niinmets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. et Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

- Wright, I. J., Westoby, M. et Reich, P. 2002.** Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90:534-543.
- Wright, S. J. 2002.** Plant diversity in forests: a review of mechanism of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1-14.
- Young, A. 1989.** *Agroforestry for Soil Conservation*. ICRAF Science and Practice of Agroforestry, Nairobi, Kenya. 276 p.
- Young, A. 1997.** *Agroforestry for Soil Management*, 2nd ed. CAB International, Wallingford, United Kingdom. 320 p.
- Yuan, Z. Y. et Chen, Y. H. 2010.** Fine roots biomass, production, turnover rates, and nutrients contents in boreal forest ecosystems in relations to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analysis. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 29: 204-221.
- Zhang, L., Xie, Z., Zhao, R. et Wang, Y. 2012.** The impact of land use change on soil organic carbon and labile organic carbon stocks in the Longzhong region of Loess Plateau. *Journal of Arid Land*, 4 (3): 241-250.
- Zhou, W., Yan, Y., Zeng, Y-y. et Zhong, X-h. 2005.** Land use change and its effect on environment based on famers' Behaviors: A case study in agriculture areas of Tibet, China. *Wuhan University Journal of Natural Sciences*, 10 94): 767-773.
- Zhou, Z. et Shangguan, Z. 2007.** Vertical distribution of fine roots in relation to soil factors in *Pinus tabulaeformis* Carr. Forest of the Loess Plateau of China. *Plant Soil*, 291: 119-129.

Annexes

Annexe 2.1 : FUNCiTree / PVM : FUNCiTree est un projet régional de recherche (2010-2013) financé par l'Union Européenne, qui regroupait des équipes de recherche du Costa Rica, d'Espagne, de France, du Mali, de Norvège, des Pays-Bas et du Sénégal. Le projet des villages du millénaire (PVM) (2006-2015) est aussi un projet régional qui regroupe 10 pays africains. Il est né d'un partenariat entre l'Université de Colombia aux États-Unis, le Projet Millénaire, le Programme des Nations Unies pour le développement (PNUD), le Millenium Promise, et le Millenium Villages International (MVT).

Annexe 2.2 : Caractéristiques des trois textures de sol en fonction des technologies agroforestières dans les trois sites de l'étude (Wakhal diam, Ndiayene, Gabar)

Sols	Technologies	Profondeurs	% Argile	% Limon	% Sable	pH ⁴
Sableux (Wakhal diam)	Jachère	0-20	11	6	83	4,4 4,9 5,2 5,3
		20-50	12	7	81	
		50-80	14	11	75	
		80-100	15	11	74	
	Parc arboré	0-20	7	3	90	
		20-50	10	6	84	
		50-80	9	10	81	
		80-100	11	8	81	
	Parcours naturel	0-20	9	6	85	
		20-50	12	7	81	
		50-80	12	10	78	
		80-100	12	11	77	
Sablo-limoneux (Ndiayène)	Jachère	0-20	15	9	76	4,5 4,8 5,3 5,6
		20-50	21	10	69	
		50-80	24	11	65	
		80-100	36	6	66	
	Parc arboré	0-20	12	8	80	
		20-50	15	13	72	
		50-80	25	11	64	
		80-100	26	13	61	
	Parcours naturel	0-20	12	8	80	
		20-50	12	14	74	
		50-80	26	14	60	
		80-100	26	12	62	
Argileux (Gabar)	Jachère	0-20	65	13	22	5,7 5,9 6,6 6,5
		20-50	68	10	22	
		50-80	67	12	21	
		80-100	69	12	19	
	Parc arboré	0-20	66	9	25	
		20-50	59	21	20	
		50-80	65	12	23	
		80-100	70	12	18	
	Parcours naturel	0-20	58	14	28	
		20-50	67	13	20	
		50-80	70	10	20	
		80-100	71	8	21	

⁴ Les pH ont été déterminés à partir d'échantillons composites de sol des trois technologies agroforestières de chaque texture de sol. Chacune des 4 données de chaque site correspond à une profondeur.

Annexe 2.3 : Jachères à Gabar



Photo 2 : Jachère en saison des pluies sur sol argileux dans le site de Gabar (Photo Marone, 2012).



Photo 3 : Jachère en saison sèche sur sol argileux à Gabar avec son tapis herbacé bien fourni (Photo Marone, 2012).

Annexe 2.4 : Parcs arborés à Wakhal diam



Photo 4 : Parc arboré en saison des pluies à Wakhal diam, avec de l'arachide en sous-étage (Photo Marone, 2012).



Photo 5 : Parc arboré en saison sèche à Wakhal diam, avec un sol dépourvu de tout résidu (Photo Marone, 2012).

Annexe 2.5 : Parcours naturels à Wakhal diam



Photo 6 : Parcours naturel en saison des pluies à Wakhal diam: les taches absentes de végétation parsemées un peu partout indiquent l'état de dégradation du couvert herbacé (Photo Marone, 2012).



Photo 7 : Parcours naturel en saison sèche à Wakhal diam : la pression du bétail réduit radicalement le tapis herbacé durant cette période (Photo Marone, 2012).

Annexe 3.1 : La densité apparente à quatre profondeurs des trois textures de sol abritant chacun trois technologies agroforestières dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives entre technologies pour une même profondeur ($p \leq 0,05$). Les valeurs entre parenthèses représentent les erreurs standards.

Profondeur (cm)	Sol argileux (Gabar)			Sol sablo-limoneux (Ndiayene)			Sol sableux (Wakhal diam)		
	Jachères	Parcs arborés	Parcours naturels	Jachères	Parcs arborés	Parcours naturels	Jachères	Parcs arborés	Parcours naturels
0-20	0,86 (0,10)b	1,39 (0,04)a	1,48 (0,08)a	0,96 (0,13)b	1,42 (0,00)a	1,51 (0,01)a	1,02 (0,02)b	1,43 (0,04)a	1,54 (0,04)a
20-50	0,84 (0,02)c	1,32 (0,06)b	1,42 (0,03)a	0,94 (0,12)b	1,41 (0,05)a	1,48 (0,00)a	1,01 (0,01)c	1,3 9(0,04)b	1,54 (0,06)a
50-80	0,84 (0,03)b	1,27 (0,04)a	1,26 (0,11)a	0,92 (0,09)b	1,26 (0,02)a	1,28 (0,04)a	1,01 (0,01)b	1,41 (0,02)a	1,37 (0,04)a
80-100	0,81 (0,03)b	1,25 (0,06)a	1,28 (0,12)a	0,9 (0,06)b	1,22 (0,00)a	1,25 (0,01)a	1 (0,02)c	1,26 (0,00)b	1,36 (0,06)a

Annexe 3.2 : La biomasse racinaire (g cm^{-3}) des cinq espèces distribuée à travers 100 cm de profondeur dans la zone de l'étude. Les valeurs entre parenthèses représentent les erreurs standards. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre espèces pour une même profondeur.

Espèces	Profondeur (cm)				
	0-20	20-40	40-60	60-80	80-100
<i>A. raddiana</i>	19,3 (1,5) b	45,7 (1,1) a	56,4 (1,0) a	32,3 (1,3) b	14,4 (0,9) b
<i>B. aegyptiaca</i>	17,8 (2,6) b	34,8 (2,4) c	41,5 (0,7) b	26,1 (1,3) c	13,1 (0,0) b
<i>E. balsamifera</i>	36,2 (0,4) a	42,2 (0,7) b	15,2 (0,9) d	0	0
<i>F. albida</i>	1,3 (1,3) c	15,1 (2,3) d	29,7 (1,4) c	52,9 (0,4) a	54,5 (0,5) a
<i>N. macrophylla</i>	16,4 (1,6) b	36,3 (1,8) c	56,2 (0,9) a	25,2 (1,1) c	13,1 (1,2) b

Annexe 3.3 : La biomasse racinaire (g cm^{-3}) des cinq espèces distribuée à travers 100 cm de profondeur dans les trois textures de sol de la zone de l'étude. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les profondeurs à l'intérieur d'une même texture de sol. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre types de sol pour une même profondeur. Les valeurs entre parenthèses représentent les erreurs standards.

Texture de sol	Profondeurs en cm				
	0-20	20-40	40-60	60-80	80-100
Argileux	16,5 (5,5) eA	40,1 (5,0) bA	51,2 (5,2) aA	37,3 (5,6) cA	24,6 (9,8) dA
Sablo-limoneux	18,3 (5,9) dA	37,7 (5,1) bB	47,4 (4,5) aB	27,1 (6,4) cB	15,5 (7,6) dB
Sableux	17,6 (5,0) dA	26,8 (6,7) bC	33,7 (5,9) aC	22,2 (6,0) cC	15,2 (8,0) dB

Annexe 3.4 : La biomasse (g cm^{-3}) des cinq espèces distribuée à travers 100 cm de profondeur dans les trois technologies agroforestières de la zone de l'étude. Les valeurs entre parenthèses représentent les erreurs standards. Des lettres minuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les profondeurs à l'intérieur d'une même technologie. Des lettres majuscules différentes indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre technologies pour une même profondeur.

Technologies	Profondeurs (cm)				
	0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	60-80 cm	80-100 cm
Jachères	19,3 (3,2) dA	37,1 (5,2) b A	46,2 (4,9) a A	29,9 (8,07) cA	18,5 (12,4) dB
Parcs arborés	18,1 (5,4) d A	35,1 (2,8) b B	41,1 (5,9) a C	24,1 (7,6) c B	17,3 (11,9) dC
Parcours naturels	15,8 (5,1) e B	32,7 (6,3) b C	44,2 (5,9) aB	31,2 (7,7) c A	21,1 (12,8) dA

Annexe 3.5 : La biomasse racinaire (g cm^{-3}) morte et vivante des cinq espèces distribuée à travers 100 cm de profondeur dans chaque texture de sol et à chaque profondeur dans les trois sites de l'étude. Des lettres minuscules différentes à l'intérieur d'une même colonne indiquent des différences significatives ($P \leq 0,05$) entre les textures de sol, d'une part, et les profondeurs, d'autre part.

Types de sol	Biomasse morte	Biomasse vivante
Argileux	6,4a	33,2a
Sableux-argileux	4,3b	27,3b
Sableux	2,8b	22,7c
Profondeur (cm)		
0-20	2,2c	16,7d
20-40	5,3b	35,1b
40-60	6,9a	42,8a
60-80	4,6b	28,2c
80-100	3,4c	18,1d

Annexe 5.1 : Moyennes et erreurs standards de la surface spécifique foliaire (SLA), du contenu en matière sèche des feuilles (LDMC), de la concentration en carbone des feuilles (LCC) et de la concentration en azote des feuilles (LNC) des cinq espèces en saison des pluies (SP), en saison sèche fraîche (SSF) et en saison sèche chaude (SSC) dans les trois sites de l'étude. Les erreurs standards sont entre parenthèses.

Espèces	SP				SSF		SSC	
	SLA (cm ² g ⁻¹)	LDMC (mg g ⁻¹)	LCC (mg g ⁻¹)	LNC (mg g ⁻¹)	SLA (cm ² g ⁻¹)	LDMC (mg g ⁻¹)	SLA (cm ² g ⁻¹)	LDMC (mg g ⁻¹)
<i>Acacia raddiana</i>	9,13 (0,98)	394,24 (112,17)	47,86 (3,50)	2,78 (0,36)	7,89 (1,43)	380,67 (113,79)	8,49 (3,26)	453,10 (124,38)
<i>Balanites aegyptiaca</i>	10,38 (0,89)	458,34 (106,11)	43,69 (1,49)	3,00 (0,23)				
<i>Euphorbia balsamifera</i>	6,06 (0,87)	414,58 (110,08)	43,08 (3,78)	3,24 (0,26)				
<i>Faidherbia albida</i>					8,52 (1,25)	412,07 (102,74)		
<i>Neocarya macrophylla</i>	16,56 (4,04)	553,05 (116,20)	49,81 (1,91)	1,51 (0,15)	14,36 (1,23)	577,60 (102, 50)	11,57 (3,00)	565,41 (113,43)

Annexe 5.2 : Moyennes et erreurs standards de la longueur spécifique des racines (SRL), de la concentration en carbone des racines (RCC) et de la concentration en azote des racines (RNC) des cinq espèces en saison des pluies (SP) et en saison sèche chaude (SSC) dans les trois sites de l'étude. Les erreurs standards sont entre parenthèses.

Espèces	SP			SSC
	SRL (m g ⁻¹)	RCC (mg g ⁻¹)	RNC (mg g ⁻¹)	SRL (m g ⁻¹)
<i>Acacia raddiana</i>	85,37 (21,73)	38,92 (8,05)	1,86 (0,51)	92,47 (13,37)
<i>Balanites aegyptiaca</i>	47,66 (9,42)	35,43 (7,38)	1,76 (0,36)	64,02 (15,94)
<i>Euphorbia balsamifera</i>	29,28 (6,12)	31,26 (10,30)	1,13 (0,36)	43,54 (12,08)
<i>Faidherbia albida</i>	52,38 (18,30)	37,63 (8,34)	1,87 (0,50)	87,22 (18,99)
<i>Neocarya macrophylla</i>	70,45 (14,77)	33,32 (12,97)	1,158 (0,36)	93,56 (13,37)