



Rapport de projet de fin d'étude pour l'obtention du diplôme de
Master en Agroforesterie Ecologie et Adaptation
(AFECA)

Estimation de la variabilité morphologique des plantes du Sahel à
partir des herbiers en lien avec les changements globaux

Présenté par :

Afolabi Juste Maxime DJAGOUN

et soutenu publiquement le 9 août 2018 devant le jury composé de

Président :	Dr	Daouda	NGOM	Maître de conférence	UCAD
Membres :	Drs	Abdoul Aziz	DIOUF	Chercheur	CSE
		Aliou	NDIAYE	Maître-Assistant	UCAD
		Sékouna	DIATTA	Maître-Assistant	UCAD
		Simon	TAUGOURDEAU	Chercheur	CIRAD

Encadreurs :	Dr	Simon	TAUGOURDEAU	Chercheur	CIRAD
	Dr	Sékouna	DIATTA	Maître-Assistant	UCAD

Remerciements

Dans toute entreprise, les grandes choses ne sont pas que le résultat du travail d'un seul homme, mais celui d'une équipe (Steve Jobs).

Ce mémoire est le résultat de travaux de recherches réalisées au Pôle Pastoralisme et Zones Sèches (PPZS) de Dakar (Sénégal). Je voudrais en premier lieu remercier mes encadreurs :

- Dr Simon TAUGOURDEAU, chercheur du CIRAD-UMR SELMET (Systèmes d'élevage méditerranéens et tropicaux à l'ISRA LNERV-DP PPZS) qui a eu l'idée de cette étude ;
- Dr Sékouna DIATTA, Enseignant chercheur au Laboratoire d'Écologie & d'Éco-hydrologie du Département de Biologie végétale à la Faculté des Sciences et Techniques (FST) de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar (UCAD).

Chers encadreurs, recevez ici l'expression de ma profonde reconnaissance pour votre engagement dans la réalisation du présent travail. Malgré vos diverses occupations, vous avez su vous rendre disponible à chaque fois que le besoin s'est fait sentir. Vos commentaires plus que pertinents et vos orientations m'ont guidé tout au long de cette étude.

Je remercie également le président du Jury, Dr Daouda NGOM , Dr Aliou NDIAYE et Dr Aziz DIOUF membres du Jury pour avoir accepté d'ajouter leur touche pour l'amélioration scientifique de nos résultats.

Je tiens aussi à remercier Dr Christian CORNIAUX l'animateur scientifique du PPZS, Dr Habibou ASSOUMA pour la relecture de ce mémoire, Mme Fatima DEMBELE assistante au PPZS et Dr Pierre HIERNAUX pour son aide dans la sélection des espèces étudiées.

La réalisation de ce mémoire n'aurait pas été possible sans l'opportunité qui nous a été offerte par le DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst) et le CERAAS (Centre d'Etude Régional pour l'Amélioration de l'Adaptation à la Sécheresse) à travers le programme de bourse de Master. Mes remerciements vont à l'endroit des responsables de ces deux institutions.

Je rends également un vibrant hommage aux responsables du département de Biologie Végétale de l'Université Cheikh Anta Diop pour la qualité de la formation qui nous a été donnée.

A mes amis du programme DAAD, Mikhaïl PADONOU, Ange N'GORAN, Espoir GAGLO, Gildas ASSOGBA, Kadiatou TOURE, Anzim AGNIDE, Grâce AKODJETIN, Emmanuel NOFOMA, Fatime DOSSO, Darius NZEPANG, Adrien N'DEKO je dis également merci. Que de bons moments passés ensemble !

Je remercie aussi mes collègues de bureau, pour l'ambiance conviviale de travail.

Je remercie aussi Audrey TOHOUN pour son soutien.

Je remercie enfin mes parents et mes frères pour leur soutien indéfectible. Recevez ici l'expression de ma profonde reconnaissance pour les nombreux sacrifices consentis tout au long de mon parcours. Soyez bénis !

Table des matières

Remerciements	i
Table des illustrations	v
Liste des sigles et abréviations	vi
Résumé	vii
Abstract	viii
Introduction	1
1. Synthèse bibliographique	3
1.1 Caractéristiques du sahel	3
1.2 Description des espèces sahéliennes étudiées	4
1.2.1 Présentation de <i>Alysicarpus ovalifolius</i> (Schumach.) J. Léonard	4
1.2.2 Présentation de <i>Zornia glochidiata</i> Reichenbach ex de Candolle	4
1.2.3 Présentation de <i>Balanites aegyptiaca</i> (L.) Del	5
1.2.4 Présentation de <i>Boscia senegalensis</i> (Pers.) Lam. ex Poir.	6
1.2.5 Présentation de <i>Combretum glutinosum</i> Perr. ex DC.	6
1.3 Mécanismes physiologiques d'adaptation des plantes au stress abiotique	7
1.4 Les herbiers en Afrique de l'Ouest et dans le monde	8
1.5 Utilisation des herbiers pour les mesures morphologiques des feuilles	9
2. Matériel et méthodes	11
2.1 Matériel biologique	11
2.2 Méthodes	15
2.2.1 Mesure de traits fonctionnels	15
2.2.2 Variables explicatives	16
2.3 Traitement des données	17
2.3.1 Distribution des espèces étudiées dans la zone d'étude	18
2.3.2 Identification des variables environnementales	18
2.3.3 Modèles explicatifs des variations intra spécifiques de traits	19
3. Résultats	20
3.1 Identification des facteurs environnementaux agissant sur les valeurs des traits	20
3.1.1 Relation entre l'indice pluviométrique du Sahel et la surface moyenne des feuilles	22
3.1.2 Relation entre la latitude et la surface moyenne des feuilles	24
3.1.3 Effet de la teneur atmosphérique en CO ₂ sur la surface moyenne	26
3.2 Modèles explicatifs des variations intra spécifique de traits	28
4. Discussion	29

4.1 Adaptation au stress hydrique.....	29
4.2 Influence du CO ₂ atmosphérique sur les plantes	31
4.3 Modèles explicatifs des variations intra spécifiques de traits	33
4.4 Limites de l'étude	33
Conclusion et perspectives	35
Références bibliographiques	36
Annexe	i

Table des illustrations

Tableaux

Tableau 1 : Paramètres de position par espèce de l'indice pluviométrique du sahel (IPSA) et de la latitude ...	17
Tableau 2 : Valeurs du coefficient de détermination R ² des modèles d'analyse de variance testés	21
Tableau 3 : Variables incluses dans les meilleurs modèles issues de la régression pas à pas	28

Figures

Figure 1:Processus de choix des espèces étudiées.....	12
Figure 2:Cartes de distribution des échantillons de <i>Alysicarpus ovalifolius</i> et <i>Zornia glochidiata</i>	13
Figure 3: Cartes de distribution des échantillons de <i>Balanites aegyptiaca</i> et <i>Boscia senegalensis</i>	14
Figure 4 : Carte de distribution des échantillons de <i>Combretum glutinosum</i>	15
Figure 5: Une planche d'herbier montrant les mesures des traits effectuées : longueur (a), largeur (b), Surface (c)	16
Figure 6 : Variation de la surface moyenne normalisée de toutes les espèces (a), variation de la surface moyenne en cm ² de <i>Alysicarpus ovalifolius</i> (b), <i>Balanites aegyptiaca</i> (c), <i>Boscia senegalensis</i> (d), <i>Combretum glutinosum</i> (e), <i>Zornia glochidiata</i> (f) en fonction de l'indice pluviométrique du Sahel	23
Figure 7 : Variation de la surface moyenne normalisée de toutes les espèces (a), variation de la surface moyenne en cm ² de <i>Alysicarpus ovalifolius</i> (b), <i>Balanites aegyptiaca</i> (c), <i>Boscia senegalensis</i> (d), <i>Combretum glutinosum</i> (e), <i>Zornia glochidiata</i> (f) en fonction de la latitude	25
Figure 8 : Variation de la surface moyenne normalisée de toutes les espèces (a), variation de la surface moyenne en cm ² de <i>Alysicarpus ovalifolius</i> (b), <i>Balanites aegyptiaca</i> (c), <i>Boscia senegalensis</i> (d), <i>Combretum glutinosum</i> (e), <i>Zornia glochidiata</i> (f) en fonction de la teneur atmosphérique en CO ₂	27

Liste des sigles et abréviations

AIC :	Akaike Information Criterion
ALF :	Herbier du CIRAD
ATP :	Adénosine Triphosphate
CIRAD :	Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
FAO :	Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture
Flotrop :	Base de données botaniques sur les pâturages d'Afrique tropicale septentrionale
FST :	Faculté des Sciences et Techniques
IFAN :	Institut Fondamental d'Afrique Noire
IFPRI :	Institut International de Recherche sur les Politiques Alimentaires
IPSA :	Indice Pluviométrique du Sahel
ISRA :	Institut Sénégalais des Recherches Agricoles
JISAO :	Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean
LNERV :	Laboratoire National d'Élevage et des Recherches Vétérinaires
NADPH :	Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate
NOAA :	National Oceanic and Atmospheric Administration
PPZS :	Pôle Pastoralisme et Zones sèches
SLA :	Surface Foliaire Spécifique/ Specific Leaf Area
TRY :	Plant Trait Database
UCAD :	Université Cheick Anta Diop

Résumé

Les herbiers constituent une source importante d'informations utilisées dans divers domaines scientifiques. Dans ce sens, ils peuvent servir à déceler les variations morphologiques des espèces végétales face aux modifications des facteurs environnementaux induits par les changements globaux de plus en plus observés. La présente étude a été menée en vue de comprendre les modifications des traits morphologiques des feuilles induites par les changements globaux sur quelques espèces sahéliennes. Cinq espèces sahéliennes à savoir 3 ligneux (*Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Combretum glutinosum*) et 2 herbacées (*Zornia glochidiata*, *Alysicarpus ovalifolius*) ont été choisies pour l'étude.

La méthodologie d'étude a consisté à faire des mesures de traits morphologiques (longueur, largeur et surface) sur des images scannées d'herbiers. Les valeurs des traits ainsi obtenues ont été mises en relation avec celles des variables que sont : les coordonnées géographiques (latitude et longitude) des localités de prélèvement, l'indice pluviométrique annuel du sahel, le type de sol (selon la classification des sols de la FAO), la température moyenne annuelle, la pluviosité mensuelle et annuelle, le régime des pluies, la teneur en CO₂ dans l'atmosphère, le mois de la récolte, le caractère du mois (mois humide ou mois sec).

Les résultats montrent qu'il existe une corrélation positive entre les surfaces foliaires de *B. senegalensis* et *Z. glochidiata* et l'indice pluviométrique du sahel. Une corrélation négative est obtenue pour la latitude et la teneur atmosphérique en CO₂ avec *A. ovalifolius*, *B. senegalensis* et *Z. glochidiata*. On note donc l'existence d'une stratégie d'adaptation au déficit hydrique pour les espèces étudiées qui varie selon les conditions du milieu. Les modèles explicatifs des variations intra spécifiques montrent qu'aucune des variables explicatives n'a pu prédire les variations de *B. aegyptiaca*.

Nos résultats bien qu'étant préliminaires confirment la possibilité d'utiliser les herbiers dans le domaine de l'écologie pour comprendre les réponses adaptatives des plantes aux changements globaux.

Mots-clés : Espèces végétales sahéliennes, traits morphologiques, changements globaux, déficit hydrique, adaptation

Abstract

Herbaria are an important source of information used in various scientific fields, including ecology. In this sense, they can be used to detect the morphological variations of plant species in the context of environmental factors changes. The present study was achieved to understand changes in leaf morphological traits induced by global changes in Sahelian plant species. Five Sahelian plants species, 3 woody (*Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Combretum glutinosum*) and 2 herbaceous species (*Zornia glochidiata*, *Alysicarpus ovalifolius*) were selected for this study.

The used methodology consisted of making linear measurements on scanned images of herbaria. The values obtained have been related to those of the environmental factors which are: the coordinates (latitude and longitude) of the sampling sites, the annual rainfall index of the Sahel, the type of soil (according to the soil classification of FAO), annual average of temperature, monthly and annual rainfall, rainfall regime, CO₂ content in the atmosphere, month of harvest, type of month (wet months or dry months).

The results show that there is a positive correlation between both *B. senegalensis* and *Z. glochidiata* and the rainfall index of the Sahel. A negative correlation is obtained for latitude and atmospheric CO₂ content with three of the species *A. ovalifolius*, *B. senegalensis* and *Z. glochidiata*. We therefore note the existence of a strategy of adaptation to water stress for the various species that varies according to the environmental conditions. The explanatory models of the intraspecific variations show that none of the explanatory variables could predict the variations of *B. aegyptiaca*. Our results, although preliminary, attest to the possibility of using herbarium in the field of ecology to understand the adaptive responses of plants to global changes.

Key words: Sahelian plant species, morphological traits, global changes, water stress, adaptation

Introduction

L'Afrique de l'Ouest, particulièrement la zone du sahel a été historiquement marquée par plusieurs périodes de sécheresses aux conséquences diverses (Ozer *et al.*, 2010). Les plus récentes ont été celles des années 1970 et 1980. Elles ont été caractérisées par une baisse drastique de la pluviosité moyenne annuelle (Ozer *et al.*, 2010) avec des conséquences sur les écosystèmes naturels (Povov, 1996) et leurs capacités de production (Tucker *et al.*, 1991), mais aussi sur les moyens d'existences des populations (Lebel et Ali, 2009). Malgré un retour pluviométrique relativement normal observé depuis quelques années (Descroix *et al.*, 2009; Mahé et Paturel, 2009; Ozer *et al.*, 2010), on prévoit toujours des scénarios de changements climatiques induisant des modifications dans les écosystèmes sahéliens (IPCC, 2015).

La savane est le type de formation végétale dominant dans ces écosystèmes sahéliens. Ces savanes sahéliennes sont constituées d'herbacées majoritairement annuelles et d'une strate arbustive ou arborée très ouverte (Hiernaux et Le Houérou, 2006). En effet, la savane est un type de végétation tropical au sein duquel les processus écologiques tels que la production primaire, l'hydrologie et le cycle des nutriments sont fortement influencés à la fois par les ligneux et les herbacées (Scholes et Walker, 2004).

Dans le contexte de changement climatique, les espèces ligneuses et herbacées se retrouvent en situation de déficit hydrique, induisant soit une adaptation ou une disparition (Jump et Penuelas, 2005). Les espèces qui s'adaptent à ces nouvelles conditions climatiques développent sans doute des mécanismes physiologiques appropriés pour survivre. Il apparaît donc important, dans ce contexte de changement climatique de mieux cerner les changements intervenus en termes de fonctionnement des espèces dans les écosystèmes sahéliens, pour une utilisation durable de l'espace à travers les activités humaines (Taugourdeau *et al.*, 2017) et pour avoir des bases scientifiques pouvant être exploitées afin de prédire des changements à venir sur les espèces végétales dans ce milieu.

Les traits fonctionnels pourraient être utilisés pour évaluer ces changements de stratégies. Les traits fonctionnels sont en effet des caractéristiques mesurables au niveau de la plante et peuvent être morphologiques, physiologiques ou phénologiques (Violle *et al.*, 2007). Ces traits constituent la réponse de la plante aux conditions de son environnement impliquant les conditions du climat, du

sol, etc. Au sein d'une même espèce, les variations des conditions climatiques peuvent induire des modifications des traits fonctionnels (Albert *et al.*, 2010). De ce fait les mêmes variations climatiques s'opérant dans le temps doivent certainement induire des variations des valeurs de traits fonctionnels.

Il existe très peu de mesures historiques de traits dans la zone du sahel. Sur 2213 espèces, de la base de données Flotrop composée d'espèces sahéliennes, seules 394 espèces disposent de mesure de Surface Foliaire Spécifique (SLA) dans la base de données TRY (Kattge *et al.*, 2011). Il est donc difficile d'évaluer l'impact des sécheresses passées sur les traits des espèces végétales du sahel. L'un des moyens les plus accessibles est l'utilisation des collections d'herbiers pour la mesure des traits fonctionnels. Il existe de nombreux échantillons historiques couvrant une large variabilité spatio-temporelle qui sont conservés dans les herbiers. En effet, les herbiers constituent un immense réservoir d'informations pouvant être utilisées pour détecter les réponses physiologiques des plantes aux variations intervenues dans un environnement donné face à un stress biotique ou abiotique (Durand et Loup, 2007; Poilecot, 2010; Janssens *et al.*, 2016).

La présente étude vise à comprendre les modifications des traits morphologiques des feuilles (longueur, largeur et surface des feuilles) induites par les changements globaux sur les espèces sahéliennes à partir de mesures sur les herbiers. Il s'agit plus spécifiquement d'identifier les variables environnementales qui influencent les variations des valeurs des traits fonctionnels chez chaque espèce étudiée, évaluer pour l'ensemble des espèces la sensibilité globale aux variations environnementales et modéliser la combinaison des variables environnementales agissant le plus sur les variations des valeurs des traits.

Dans la suite du document, nous présenterons dans un premier temps la synthèse bibliographique sur le sujet étudié, le matériel et les méthodes utilisés, les résultats obtenus assortis d'une discussion. Nous finirons par les conclusions et perspectives découlant de l'étude.

1. Synthèse bibliographique

1.1 Caractéristiques du sahel

Le Sahel s'étend au sud du désert du Sahara, de l'Atlantique à la mer Rouge, sur environ 6000 km de long, pour 400 à 600 km de large. Le Sahel traverse 10 pays parmi les plus pauvres du monde et abrite 50 millions de personnes dont la majorité pratique une agriculture de subsistance. L'ensemble de la zone est soumis à un climat aride à semi-aride. Encadré par le domaine désertique saharien au nord et les savanes soudaniennes au sud, le Sahel est couramment défini par les isohyètes 100 et 600 mm de pluie/an (Le Houérou, 1989). Ces limites nord et sud ont fluctué largement en latitude au cours des temps historiques en relation avec les changements climatiques à grande échelle (phases glaciaires et interglaciaires). Le Sahel est touché pendant les mois d'été (juillet à septembre) par un système de mousson en provenance du golfe de Guinée. Les précipitations sont centrées sur le mois d'août et durent de 2 mois dans le nord, jusqu'à 5 mois au sud. La saisonnalité de la mousson est très régulière, mais la distribution spatiale et temporelle des précipitations est irrégulière et imprévisible (Sultan et Janicot, 2004; Roehrig, 2010). La longue saison sèche (7 à 10 mois) est caractérisée par une faible humidité atmosphérique accompagnée de températures élevées. La végétation naturelle sahélienne est principalement composée d'un couvert d'herbacées annuelles et d'arbres et d'arbustes clairsemés. Contrairement aux autres régions arides, les herbacées pérennes sont rares dans le sahel à l'exception des zones plus au Nord et au Sud du gradient bioclimatique. Si la saisonnalité phénologique des plantes annuelles est essentiellement régulée par la distribution des pluies (Levine *et al.*, 2008) et par leur sensibilité photopériodique, celle des ligneux et des herbacées pérennes varie beaucoup plus suivant les espèces et affiche donc une large gamme de comportements. Les communautés d'herbacées annuelles varient dans de très larges proportions d'une année à l'autre en densité, masse et composition floristique. Ceci, essentiellement en réponse à la distribution des pluies et au régime d'humidité du sol qui en résulte modulé par les capacités de ruissellement et d'infiltration des surfaces. Les changements de peuplement des espèces pérennes se produisent sur des pas de temps beaucoup plus long, ce qui n'exclut pas des changements brutaux de densité, et de composition floristique suite à des événements extrêmes d'origine climatique (sécheresses, inondations) ou anthropique (coupes, défrichements, feux).

Souvent défini comme une seule entité, le Sahel présente des situations très contrastées entre sa partie septentrionale (précipitations < 300 mm par an) essentiellement pastorale et sa partie sud (précipitations >300 mm par an) où la pression démographique entraîne d'importants changements dans le mode d'occupation et de gestion des terres (mise en cultures, diminution des jachères) (Dantec *et al.*, 2005). De manière schématique, nous sommes donc en présence d'un système soumis à un forçage climatique prépondérant au nord accompagné d'un impact anthropique faible, et au sud d'un milieu subissant à la fois un forçage climatique et anthropique en forte interaction; les deux zones étant en forte interaction.

1.2 Description des espèces sahéliennes étudiées

1.2.1 Présentation de *Alysicarpus ovalifolius* (Schumach.) J. Léonard

A. ovalifolius, est une plante herbacée érigée ou étalée de la famille des *Fabaceae*, parfois ligneuse à la base, de 20–60 cm de haut. *A. ovalifolius* possède des nodules racinaires qui fixent l'azote efficacement (Tobita *et al.*, 2011). Elle est très répandue en Afrique tropicale, en Afrique de l'Ouest et de l'Est. Elle est plus commune en Afrique de l'Ouest qu'en Afrique de l'Est, et particulièrement commune dans les zones de savane arbustive sahéliennes et soudaniennes. Cette espèce peut se retrouver jusqu'à une altitude de 900 m. Elle tolère moyennement la sécheresse et peut pousser dans des zones où la pluviométrie annuelle est de 200–600 mm et sur des sols sableux. C'est également une adventice des champs cultivés. En outre, il s'agit d'un fourrage riche en protéines et un aliment appétant pour le bétail paissant dans les parcours. *A. ovalifolius* est facilement multiplié par graines, cependant, le tégument de la graine est très dur. Il fleurit pendant la saison des pluies et fructifie environ un mois plus tard. Il reste vert pendant la première partie de la saison sèche. Il n'est pas utilisé dans des pâturages semés et n'est pas cultivé, mais il est consommé par les herbivores dans son environnement naturel ou comme mauvaise herbe récoltée (Tobita *et al.*, 2011).

1.2.2 Présentation de *Zornia glochidiata* Reichenbach ex de Candolle

De la famille des *Fabaceae* *Z. glochidiata* est une plante annuelle dressée ou en touffe lâche, étalée sur le sol. Les feuilles sont alternes et ne comportent qu'une seule paire de folioles asymétriques à l'extrémité d'un long pétiole. Cette espèce est présente dans toute l'Afrique tropicale. Elle croit principalement en région sahélo-soudanienne dont la pluviométrie annuelle est comprise entre 600 et 800 mm, mais peut se rencontrer jusqu'en région soudano-sahélienne où la pluviométrie annuelle

peut atteindre 1 200 mm. En Afrique orientale et australe, elle se retrouve jusqu'à une altitude de 1800 m (Grubben, 2004). *Z. glochidiata* est une espèce caractéristique des sols à horizon superficiel sableux comme les sols ferrugineux dégradés sur grès, les sols ferrugineux de cordon dunaire. Elle se multiplie uniquement par graine et se développe surtout dans les cultures traditionnelles ne recevant pas d'engrais ni d'herbicide et plus particulièrement en culture d'arachide, car, celle-ci est surtout pratiquée sur sol sableux. Elle est plus fréquente et plus abondante dans les jachères récentes et les pâturages des régions sahélo-soudaniennes. *Z. glochidiata* est une espèce de début et de milieu de cycle cultural. La germination a lieu dès les premières pluies en mai et juin. La floraison et la fructification interviennent rapidement (dès le mois de juillet). Après les sarclages ou le buttage de juillet ou d'août, on n'observe plus de nouvelles germinations, ce qui explique la rareté de cette espèce dans les parcelles cultivées en fin de cycle. En revanche, dans les jachères, *Z. glochidiata* poursuit son développement et sa production de graines jusqu'en début de saison sèche (novembre). Elle peut servir de fourrage pour le bétail en fin de saison pluvieuse et en début de saison sèche (Skerman, 1982).

1.2.3 Présentation de *Balanites aegyptiaca* (L.) Del.

Encore appelé le dattier du désert, *B. aegyptiaca* (*Zygophyllaceae*) est un arbre pouvant atteindre 10 m de hauteur. C'est une espèce à large distribution géographique. Elle est originaire d'Afrique et d'Asie (Orwa *et al.*, 2009). En Afrique son aire de répartition s'étend de l'est à l'ouest, couvrant la bande sahéenne de l'Océan Atlantique (Sénégal, Mauritanie) jusqu'à l'Érythrée (Sagna *et al.*, 2014; Tesfaye, 2015). Elle se retrouve jusqu'à une altitude de 2000 m et tolère une température allant de 20 à 30 °C (Orwa *et al.*, 2009). Elle tolère une pluviométrie pouvant aller de 150 à 1300 mm (Sagna *et al.*, 2014). Au Sénégal l'espèce est commune dans la zone climatique Sahélo-Soudanienne (Maydell, 1983). Elle est abondante en zones sahéennes particulièrement sur les terres arides de Cayor, du Ferlo et le long du fleuve Sénégal (Tayeau *et al.*, 1955) et son abondance diminue relativement au sud dans la zone soudanienne (Cornet et Poupon, 1977). Le type de sol constitue un facteur important déterminant la présence de *B. aegyptiaca* ; elle se retrouve sur plusieurs types de sols, argileux, régulièrement inondés et sur les dunes (Shank, 1993). Après l'étape de plantule, elle devient héliophile et préfère les habitats ouverts et peu boisés (Orwa *et al.*, 2009; Chothani et Vaghasiya, 2011). Elle peut résister à des conditions climatiques extrêmes (forte température, ensoleillement élevé et forte sécheresse) (Orwa *et al.*, 2009). Plusieurs parties de la plante sont utilisées dans l'alimentation, pour les usages médicinaux, comme bois de service et

comme fourrage pour le bétail (Ndoye *et al.*, 2004). Sa capacité à maintenir ses feuilles même en saison sèche fait d'elle une espèce fourragère importante (Sagna *et al.*, 2014) notamment dans les zones arides. Il existe trois variétés de *B. aegyptiaca*, *B. aegyptiaca* var. *aegyptiaca*, *B. aegyptiaca* var. *tomentosa* (Mildbr. et Schltr.) Sands et *B. aegyptiaca* var. *quarrei* (De Wild.) G.C.C (Sands, 2003).

1.2.4 Présentation de *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. ex Poir.

B. senegalensis est un arbuste ou arbrisseau de 1-5m de haut, toujours vert, à cime arrondie et dense. C'est une espèce des zones sahéliennes à Soudanienne résistante à la sécheresse (Rivera-Vega *et al.*, 2015). Elle se retrouve au Soudan et en Mauritanie au-dessous du 20° parallèle et sa limite sud s'étend de Dakar en Somalie (Baumer, 1983; Orwa *et al.*, 2009). En ce qui concerne les conditions biophysique du milieu *B. senegalensis* peut se retrouver entre une altitude de 60-1450 m, et une température annuelle moyenne variant entre 22 et 30 °C associés à une pluviométrie moyenne entre 100 et 500 mm (Orwa *et al.*, 2009). Il peut tolérer également des températures pouvant aller jusqu'à 45 °C (Ali, 2010), se développant sur sols rocheux, latéritiques, sableux (dunes) et sur des sols compacts argilosableux et affectionnant les zones arides. Il est très souvent retrouvé sur les termitières et dans les zones de dépression où le sol a été enrichi par les dépôts de nutriments. En termes d'utilisation il sert de base à plusieurs produits utilisés pour le bien-être des humains et des animaux (Daffalla *et al.*, 2011). Les feuilles servent occasionnellement de fourrage pour le bétail en fin de saison sèche, et ceci avant les nouvelles pluies, au moment où les espèces fortement appréciées ne sont plus disponibles (Baumer, 1983). Très acides, les fruits sont consommés dans l'alimentation humaine de même que pour des usages médicaux (Baumer, 1983).

1.2.5 Présentation de *Combretum glutinosum* Perr. ex DC.

C. glutinosum de la famille des *Combretaceae* est un arbuste atteignant 12 m de haut avec un fût pouvant atteindre 60 cm de diamètre souvent tortueux ou branchu dès la base. Il se rencontre dans les savanes boisées où la pluviométrie moyenne annuelle est comprise entre 200 et 900 mm. Il affectionne plusieurs types de sols allant des sols sableux à ceux dégradés (Thiombiano *et al.*, 2006; Vautier *et al.*, 2007). Il présente une forte capacité de résistance à la sécheresse (Vautier *et al.*, 2007) et reprends assez vite après le passage d'un feu de végétation. *C. glutinosum* n'est pas cultivé, mais souvent épargné lors des défrichements. Les parties de la plante que sont les feuilles, les tiges et l'écorce sont très utilisées dans le domaine des textiles comme teinture. Les utilisations de la

plante vont de la consommation des jeunes feuilles dans l'alimentation humaine à l'alimentation en fourrage pour le bétail. Il est aussi utilisé comme bois de service et bois énergie (Vautier *et al.*, 2007; Faye *et al.*, 2008; Amani *et al.*, 2015). De même on lui attribue divers usages médicinaux (Vautier *et al.*, 2007; Amani *et al.*, 2015).

1.3 Mécanismes physiologiques d'adaptation des plantes au stress abiotique

Les plantes sont affectées par les facteurs abiotiques dont l'importance et l'intensité déterminent leur présence et persistance dans les écosystèmes. Les facteurs abiotiques sont d'ordres climatiques et non climatiques. Ils tendent à être les sources majeures de variations des processus environnementaux dans les écosystèmes (Loreau, 1998). On distingue principalement cinq (5) formes de stress abiotiques que sont : les stress hydrique, salin, thermique, lumineux et chimique (Van Velthuis, 2007). Toutes ces formes de stress quelle que soit leur provenance concourent à la réduction de la disponibilité en eau dans les cellules de la plante (Verslues *et al.*, 2006). Les variations de ces facteurs abiotiques notamment la baisse de la pluviosité induit un déficit hydrique chez les plantes. Le stress hydrique induit à son tour chez la plante des changements biochimiques, morphologiques et physiologiques (El Abidine, 2003). Ceci les amène à développer des mécanismes d'évitement et de tolérance (Verslues *et al.*, 2006; Lawlor, 2012). Le mécanisme d'évitement visent à équilibrer l'absorption et la perte d'eau par la plante et celui relatif à la tolérance est mis en place par la plante pour protéger ses cellules lorsque le stress s'intensifie (Claeys et Inzé, 2013). Le mécanisme d'évitement de par les modifications qu'il engendre au niveau de la plante peut conduire à la réduction de la croissance et de la photosynthèse et une augmentation de la respiration (Fraire-Velázquez et Balderas-Hernández, 2013). Le mécanisme de tolérance s'exprime chez la plante par un ralentissement de sa croissance dans le but de préserver et de redistribuer les ressources disponibles qui selon l'intensité et la persistance du stress pourraient se raréfier (Skirycz et Inzé, 2010). Ce ralentissement de la croissance est réalisé grâce à une inhibition rapide et aiguë des cellules afin de préparer la plante à une augmentation du stress et une adaptation au dit stress (Skirycz et Inzé, 2010). En effet la croissance chez la plante est l'un des processus les plus sensibles à la disponibilité en eau à cause de la réduction de la turgescence qu'elle occasionne (Li et Wang, 2003; Shao *et al.*, 2008). Quelle que soit l'étape de développement, le stress hydrique peut affecter la croissance et agir à la fois sur les parties aériennes et souterraines

des plantes (Li, 2000). Ce déficit en eau affecte les paramètres morphologiques pour beaucoup d'espèces de plantes et réduit le nombre de feuilles par plantes et la taille des feuilles (Shao *et al.*, 2008).

La mise en place par la plante de l'un des deux mécanismes d'adaptation que sont l'évitement et la tolérance influence directement le processus de photosynthèse par la réduction de l'absorption du CO₂ par les chloroplastes (Pinheiro et Chaves, 2010). Cette réduction associée à la diminution de la surface foliaire causée par le déficit hydrique induit une baisse de la productivité de biomasse (Anyia et Herzog, 2004).

1.4 Les herbiers en Afrique de l'Ouest et dans le monde

Les herbiers constituent une source majeure d'information dans le domaine de la botanique (Corney *et al.*, 2012). À l'origine les herbiers avaient pour objectif de recueillir, conserver et mettre à la disposition des chercheurs et du public des échantillons et documents relatifs à l'identification et la description des végétaux (Durand et Loup, 2007; Janssens *et al.*, 2016). Ainsi pendant des siècles les botanistes ont collecté divers spécimens de plantes conservés dans les institutions de recherche. À ce titre plusieurs universités et instituts de recherche disposent de leur propre collection. On peut citer entre autres :

- l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar qui dispose de deux herbiers, celui du département de Biologie végétale de la Faculté des Sciences et Techniques (13 000 échantillons) et celui de l'Institut Fondamentale d'Afrique Noire (IFAN) avec 60 000 échantillons de toute l'Afrique continentale et insulaire et même du Proche-Orient ;
- l'Université d'Abomey-Calavi qui abrite l'Herbier National du Bénin avec 45 000 spécimens appartenant à 30 700 échantillons de plantes ;
- l'Université de Ouagadougou dont l'herbier abrite la plus grande collection de plantes au Burkina Faso ;
- l'herbier du Laboratoire National d'Élevage et des Recherches Vétérinaires de l'ISRA avec 3 000 planches ;
- l'herbier Universitaire de Montpellier avec 4 millions d'échantillons provenant de presque tous les pays du monde. Il continue de s'enrichir au rythme de 10 000 échantillons en moyenne par an ;

- les herbiers ALF du CIRAD qui sont constitués de 65 000 échantillons de plantes d'Afrique tropicale sèche ;
- l'herbier du Muséum d'histoire naturelle de Paris.

Il est apparu aujourd'hui que les herbiers regorgent d'informations pouvant être utilisées dans divers domaines scientifiques telles que l'écologie (Carré *et al.*, 2016). Les herbiers constituent donc une banque de données qui renferme la diversité végétale d'un pays, d'une région, et nécessitent beaucoup d'effort en termes de conservation des spécimens. Les difficultés relatives à la conservation associée à l'avènement du numérique ont conduit à la volonté de numériser les planches d'herbiers existant (Corney *et al.*, 2012). Ainsi plusieurs institutions ont procédé à la numérisation des planches d'herbiers dont ils disposent (Durand et Loup, 2007; Yesson *et al.*, 2007; Lughadha et Miller, 2009; Vollmar *et al.*, 2010). Ceci a donc permis la création de bases de données numériques de relevés botaniques telles que e-ReColNat dont l'objectif est de pouvoir diffuser les images de planches à la fois pour les professionnels, mais aussi au grand public.

1.5 Utilisation des herbiers pour les mesures morphologiques des feuilles

L'avènement du numérique a permis la numérisation des herbiers et facilité dans le domaine de la recherche scientifique de nouvelle possibilité d'étude (Harris et Marsico, 2017).

Pendant des siècles les botanistes ont fait des observations des caractères des plantes sur la base des mesures linéaires des organes de plantes (feuilles, fleurs, fruits, etc.) (Ellis *et al.*, 2009). Les variations morphologiques des organes des plantes constituent l'expression des changements du milieu subit par celles-ci. Parmi les organes des plantes, les feuilles constituent les plus accessibles et disponibles pour les mesures. En effet, la feuille constitue la partie de la plante la plus sensible aux changements de l'environnement (Wu *et al.*, 2010). Dans ce sens plusieurs études ont utilisé des images pour étudier leurs variations des formes des feuilles (Corney *et al.*, 2012). Torrez *et al.* (2013) ont utilisé avec succès des scans d'image pour la mesure de traits fonctionnels en vue de la mise en place d'un modèle prédictif de la surface foliaire spécifique à partir des feuilles sèches de 102 espèces en Bolivie. Les images de spécimens d'herbier ont aussi été utilisées pour l'identification des changements morphologiques de *Dodonaea viscosa subsp. angustissima* (DC.) J. G. en lien avec les changements climatiques (Guerin *et al.*, 2012). Cette étude a permis de mettre en relation les variations des traits fonctionnels (largeur et surface) en fonction des paramètres environnementaux (latitude et longitude). Dans le même sens Danquah *et al.* (2011) ont étudié la

variation éco géographique de la morphologie des feuilles de deux espèces de *Khaya* (*Khaya anthotheca* et *Khaya ivorensis*) sur la base des images de feuilles scannées. Les herbiers sont aussi utilisés pour les études phénologiques et elles peuvent compléter les observations de terrain pour des espèces dont les échantillons herborisés existent (Borchert, 1996). Miller-Rushing *et al.* (2006) sur une étude des changements phénologiques des espèces à partir de deux jeux de données : l'un constitué de données d'herbiers et l'autre de données de terrain sont arrivés à la conclusion de l'inexistence de différence entre les résultats dans les deux cas.

2. Matériel et méthodes

2.1 Matériel biologique

Le matériel biologique est constitué des planches d'herbiers des cinq espèces sélectionnées (3 ligneux et 2 herbacées). Pour le choix des espèces, nous nous sommes intéressés dans un premier temps aux espèces ayant un nombre d'échantillons disponible élevé. Pour cela, la base de données des relevés botaniques Flotrop a été utilisée (Gaston et Daget, 2001). Dans cette base nous avons sélectionné les espèces ayant au moins 1000 présences dans les relevés disponibles. Suite à cette première sélection, nous avons relevé pour chacune des espèces de la liste précédemment obtenue le nombre d'échantillons disponible sur le site www.recolnat.org. À ce niveau ce sont les espèces ayant au moins 500 échantillons disponibles sur le site qui ont été pris en compte. Ceci a conduit à l'obtention d'une liste de 18 espèces. Cette liste d'espèce a été affinée avec l'aide d'un spécialiste des espèces sahéliennes (Pierre Hiernaux). Les critères de sélection considérés ici sont le fait que l'espèce soit typiquement sahélienne, la facilité d'effectuer aisément des mesures sur les feuilles (feuilles simples et étalées sur les planches), la sensibilité de l'espèce aux variations climatiques. À cette étape nous avons obtenu 10 espèces, dont 5 ligneux et 5 herbacées. Après le test du protocole de mesure des traits et l'estimation du temps nécessaire pour les mesures, nous avons au regard du temps limité dont nous disposons pour notre stage sélectionné 5 espèces (3 ligneux et 2 herbacées) en priorisant celles pour lesquelles nous avons un nombre important d'échantillons scannés disponibles. La figure 1 présente le processus de choix des espèces.

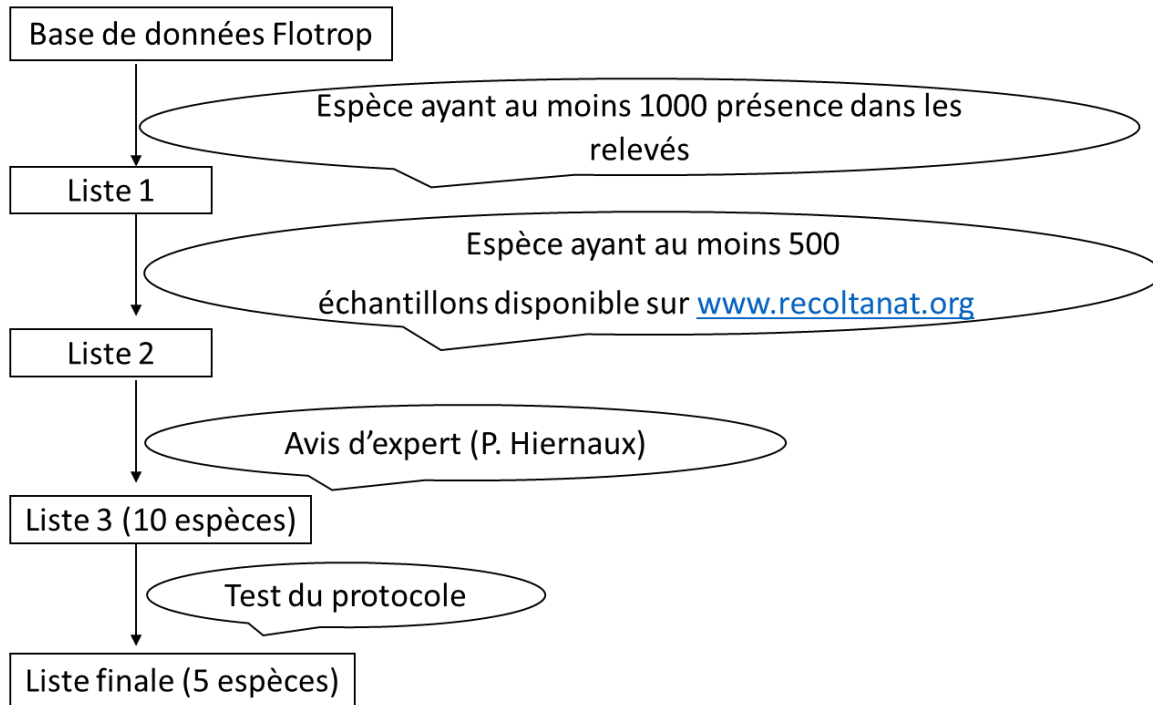


Figure 1: processus de choix des espèces étudiées

Une fois les espèces sélectionnées nous sommes passés à la phase d'acquisition des échantillons scannés. Les échantillons considérés sont essentiellement ceux récoltés dans la zone sahéenne de l'Afrique de l'Ouest dans les pays que sont : le Sénégal, le Mali, la Mauritanie, le Tchad, le Burkina Faso et le Niger. Les autres critères de choix des échantillons sont la présence sur la planche de la localité et de la date de collecte. Tous les échantillons proviennent de l'herbier du Laboratoire National d'Élevage et de Recherches Vétérinaires de l'ISRA, des herbiers réalisés par le PPZS en 2017 et du site <https://www.recolnat.org>. Pour les cinq espèces confondues, les échantillons obtenus couvrent la période allant de 1903 à 2017. Le choix d'un échantillon est conditionné par la présence sur la planche du nom de l'espèce, la date et la localité de collecte ainsi que la possibilité de prendre les mesures linéaires. La possibilité de réalisation des mesures linéaires est fonction de l'étalement des feuilles sur la planche d'herbier. Les figures 2, 3 et 4 présentent la répartition des échantillons utilisés dans la zone d'étude.

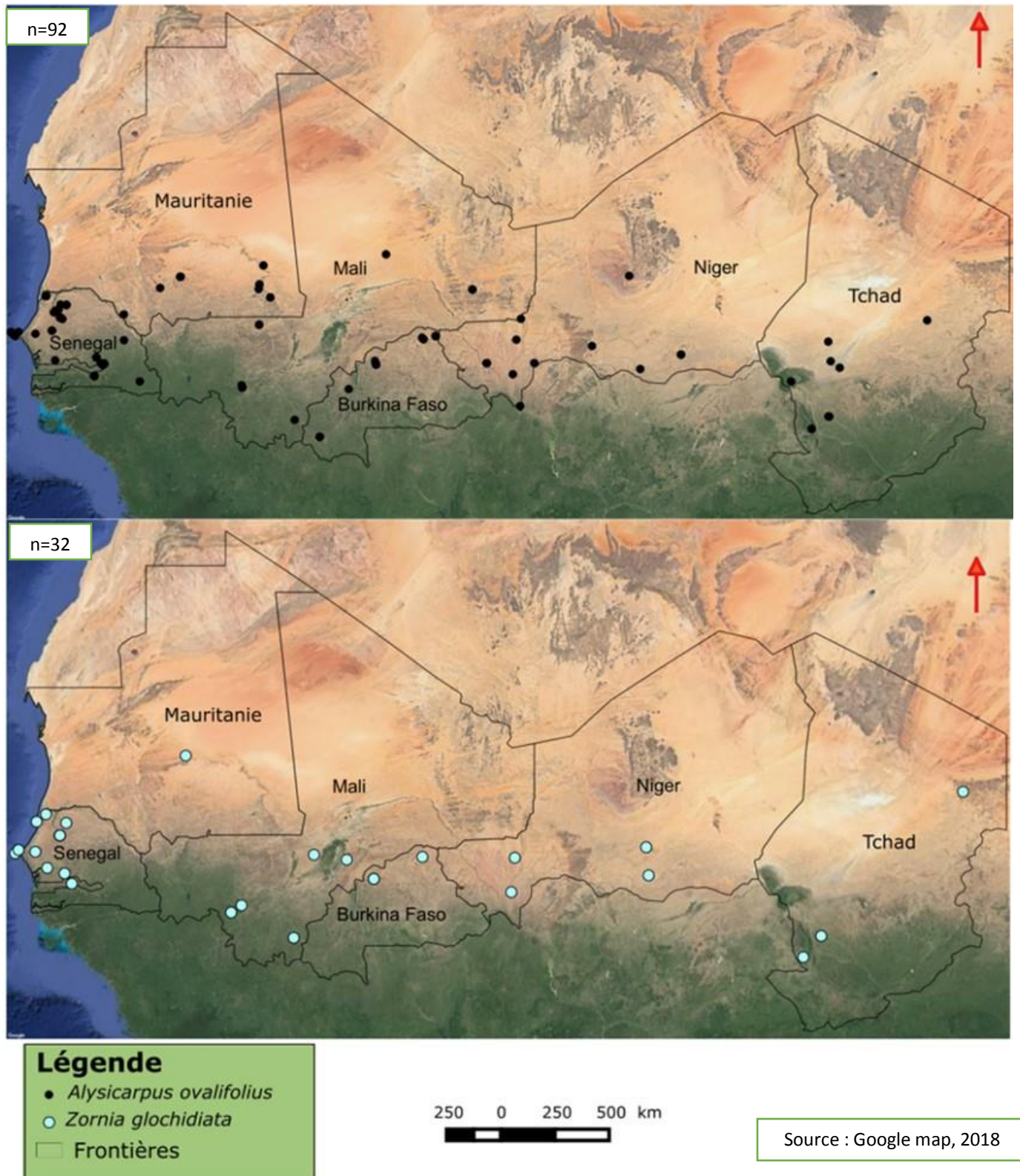


Figure 2: cartes de distribution des échantillons de *Alysicarpus ovalifolius* et *Zornia glochidiata*

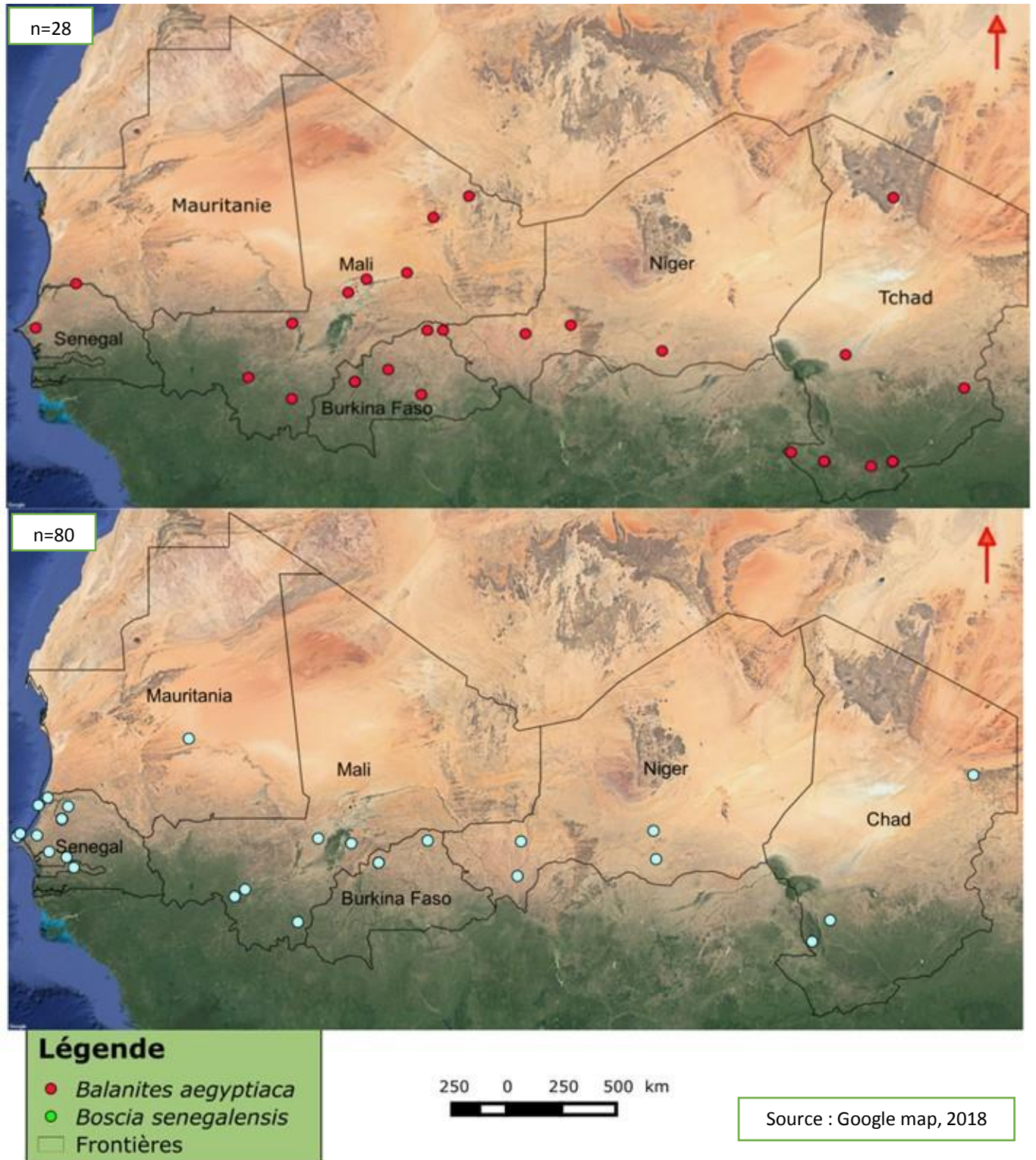


Figure 3: cartes de distribution des échantillons de *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*

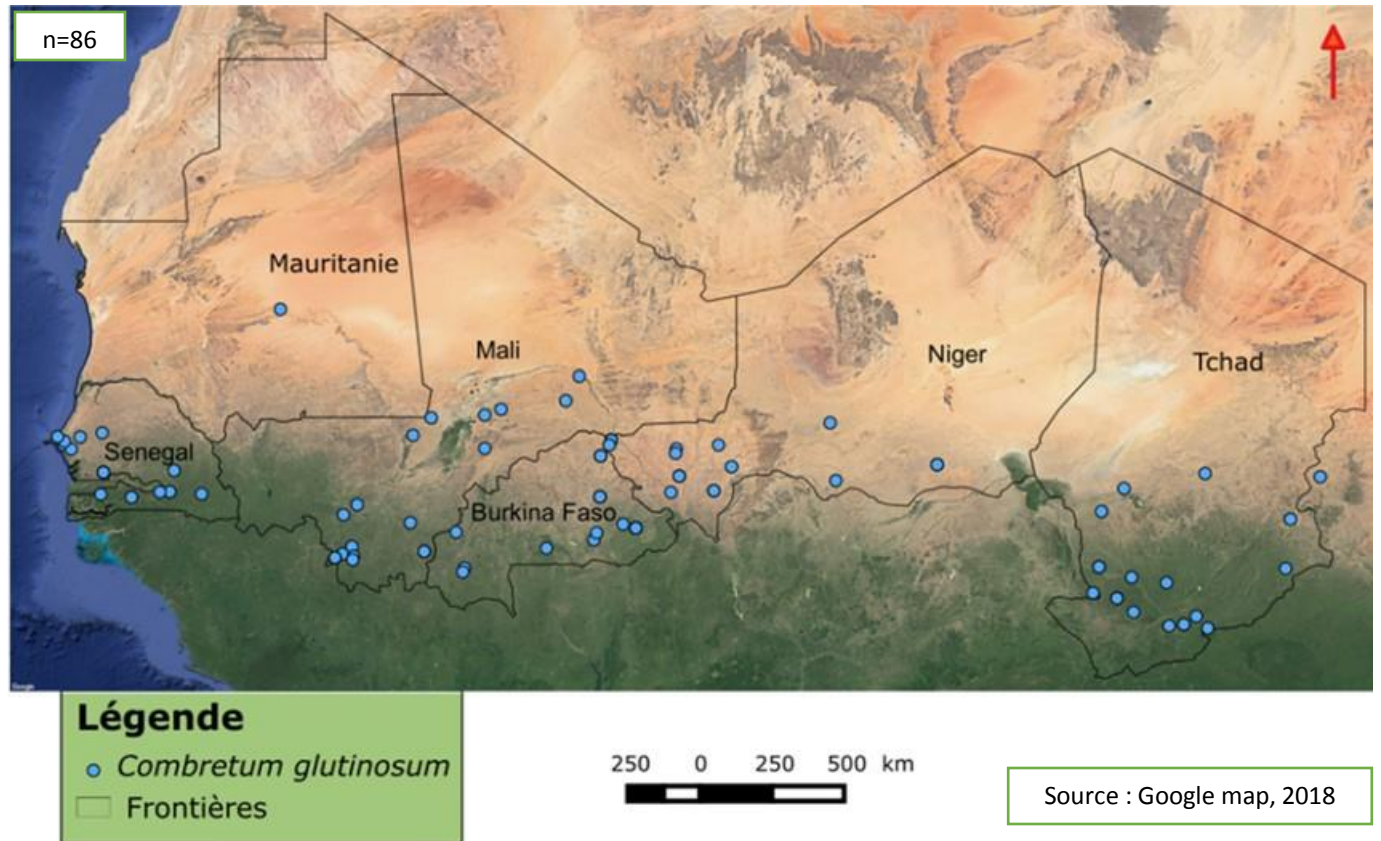


Figure 4 : carte de distribution des échantillons de *Combretum glutinosum*

2.2 Méthodes

2.2.1 Mesure de traits fonctionnels

Les mesures de traits fonctionnels suivantes ont été prises sur des scans de spécimens d'herbiers : la longueur, la largeur et la surface des feuilles (Figure 5). Ces mesures ont été effectuées à l'aide du logiciel ImageJ 1.51n en définissant pour chaque spécimen une échelle graphique avant toute mesure (Rasband, 2011; Torrez *et al.*, 2013). La longueur de la feuille est la distance exprimée en cm entre sa base et sa pointe. La largeur de la feuille quant à elle est le diamètre maximal (cm) d'un cercle imaginaire circonscrit à la feuille (Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013). La surface de la feuille (cm²) est l'aire de la face supérieure de la feuille. Pour chaque spécimen d'herbier, dix (10) feuilles ont été mesurées.



Figure 5: Une planche d'herbier montrant les mesures des traits effectuées : longueur (a), largeur (b), Surface (c)

2.2.2 Variables explicatives

Les variables explicatives sont celles qui sont supposés influencer les variations des valeurs des traits mesurés. Ces variables sont essentielles pour donner une interprétation écologique aux variations des valeurs des traits (McGill *et al.*, 2006). Ainsi, les mesures de longueur, largeur et surface des feuilles ont été complétées par : les coordonnées géographiques (latitude et longitude) des localités de prélèvement. Puis à partir des coordonnées et de la date, les données de certaines variables ont été récupérées : l'indice pluviométrique annuel du sahel, le type de sol (selon la classification des sols de la FAO) (FAO, 2006), la température moyenne annuelle par pays, la pluviosité mensuelle et annuelle par pays, la teneur en CO₂ dans l'atmosphère, le mois de la récolte,

le type de mois (mois humide ou mois sec). Parmi ces variables, celles relatives au climat sont d'une grande importance, car étant plus susceptibles d'agir sur les espèces végétales (Thiombiano *et al.*, 2006). La géolocalisation des sites de prélèvement des échantillons a été obtenue via le site internet www.geonames.org. L'indice pluviométrique du sahel a été obtenu sur le site du JISAO (Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean) (Becker *et al.*, 2013). La température moyenne mensuelle et la pluviométrie mensuelle et annuelle ont été obtenus à partir des données de l'IFPRI (HarvestChoice, 2015). Les données de teneurs en CO₂ atmosphérique ont été obtenues sur le site internet de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) www.noaa.gov. Les teneurs en CO₂ antérieures à 1959 sont des prédictions (données paléoglaciaires) (Etheridge *et al.*, 1996) alors que celles couvrant la période de 1959 à nos jours sont des données mesurées (NOAA, 2018). Le tableau 1 présente pour chaque espèce, les paramètres de position (minimum, maximum) caractérisant les variations de l'indice pluviométrique du sahel et de la latitude.

Tableau 1 : Paramètres de position par espèce de l'indice pluviométrique du sahel (IPSA) et de la latitude

Espèce	IPSA		Latitude	
	Min	Max	Min	Max
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	-3,21	2,14	10,63	18,00
<i>Balanites aegyptiaca</i>	-2,45	2,12	9,025	20,21
<i>Boscia senegalensis</i>	-2,85	2,82	8,567	19,86
<i>Combretum glutinosum</i>	-2,85	2,15	8,953	18,66
<i>Zornia glochidiata</i>	-1,49	2,82	10,53	18,67

Toutes ces données ont permis de constituer une matrice de données qui a fait l'objet d'analyse.

2.3 Traitement des données

À partir des valeurs des traits fonctionnels mesurés sur les herbiers, nous avons déterminé pour chaque planche les valeurs moyennes de chaque trait mesuré. Par la suite, seule la surface foliaire a été utilisée pour l'identification des variables explicatives significatives ($P \leq 0,05$) par rapport à la variation des valeurs des traits et pour la sélection des modèles explicatifs de la variation intraspécifique des traits. La surface foliaire est en effet le trait fonctionnel liant le mieux la forme de la plante, son fonctionnement et son environnement (Blonder *et al.*, 2012). Nous avons également calculé par espèce pour chaque trait la valeur moyenne normalisée à partir la formule suivante.

$$x_n = \frac{x_i - x_{min}}{x_{max}}$$

Dans cette formule :

- X_n représente pour une planche, la valeur moyenne normalisée d'un trait ;
- X_i représente pour une planche, la valeur moyenne d'un trait ;
- X_{min} représente pour toutes les planches d'une espèce la valeur moyenne minimale d'un trait ;
- X_{max} représente pour toutes les planches d'une espèce la valeur moyenne maximale d'un trait.

2.3.1 Distribution des espèces étudiées dans la zone d'étude

Pour chaque espèce étudiée, une carte de distribution des planches a été faite. Les coordonnées géographiques des localités de récolte des échantillons d'herbiers ont été projetées afin de voir la distribution de nos échantillons dans le milieu d'étude. Toutes les cartes ont été réalisées avec le logiciel QGIS 2.8.1.

2.3.2 Identification des variables environnementales

Afin d'identifier les variables de l'environnement ayant une influence significative sur les valeurs des traits des espèces nous avons testé plusieurs modèles d'analyse de variance. Pour chaque modèle d'analyse de variance les conditions initiales relatives à la normalité des résidus, l'homogénéité de la variance des résidus et l'indépendance des résidus ont été vérifiées respectivement à l'aide du test de normalité de Shapiro-Wilk, le test de Breusch-Pagan et celui de Durbin-Watson, avec le package `lmtest` du logiciel R (Hothorn *et al.*, 2018). Pour les variables ne suivant pas la loi normale, les transformations racine carrée et logarithmique ont été effectuées. Ceci nous a permis de discriminer les variables explicatives ayant un effet significatif sur la variable expliquée.

En vue d'évaluer de l'influence des variables explicatives significatives sur les espèces, nous avons réalisé plusieurs modèles d'analyse de variance comparant les variables deux à deux. Ces modèles ont été construits avec comme variable expliquée les valeurs des traits. Les variables explicatives considérées ici sont : l'indice pluviométrique du sahel, la latitude et la teneur en CO₂ de l'atmosphère. Un nuage de point a été réalisé de même que la droite d'ajustement linéaire de chaque

espèce. Pour les espèces ayant un modèle significatif ($P \leq 0,05$), la droite d'ajustement a été représentée.

Un modèle global a aussi été réalisé en vue de voir l'effet des variables explicatives (indice pluviométrique du sahel, la latitude et la teneur en CO₂ de l'atmosphère) sur toutes les espèces à la fois et comparer lesdites variations entre les cinq espèces étudiées. Les variables expliquées considérées dans ce modèle sont les valeurs normalisées des traits.

2.3.3 Modèles explicatifs des variations intra spécifiques de traits

Pour chaque espèce un modèle de régression linéaire a été réalisé afin de voir l'influence combinée des variables explicatives sur les surfaces foliaires. Seules les variables significatives par rapport à une espèce sont introduites dans le modèle de régression pas à pas. La régression pas à pas a permis d'identifier pour chaque espèce les variables qui expliquent mieux les variations des valeurs des traits fonctionnels. Le meilleur modèle pour chaque espèce a été choisi en fonction de la valeur de l'AIC (Akaike Information Criterion) ; le meilleur modèle étant celui avec la plus faible valeur de l'AIC (Johnson et Omland, 2004; Bolker *et al.*, 2008).

Toutes les analyses statistiques ont été faites avec la version 3.4.4 du logiciel R avec un seuil de significativité de 05%.

3. Résultats

3.1 Identification des facteurs environnementaux agissant sur les valeurs des traits

Les variables environnementales susceptibles d'influencer les variations des traits fonctionnels ont été testées pour faire ressortir celles significatives. Le tableau 2 présente les valeurs du coefficient de détermination R^2 des modèles significatifs d'analyse de la variance associant les valeurs de traits et les facteurs environnementaux.

Tableau 2 : Valeurs du coefficient de détermination R² des modèles d'analyse de variance testés

Espèce	Traits des feuilles	IPSA	Latitude	Pluvio annuel	dmsoi	Année	Mois	CO ₂
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	Longueur	ns	ns	ns	0,115 *	ns	ns	0,085**
	Largeur	ns	0,04*	ns	ns	0,266 *	ns	ns
	Surface	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,06**
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Longueur	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Largeur	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Surface	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Boscia senegalensis</i>	Longueur	0,11**	0,13***	0,10**	0,28***	0,40***	ns	0,23***
	Largeur	0,06*	ns	0,04*	0,22**	ns	ns	ns
	Surface	0,09**	0,08**	0,08**	0,27***	0,40***	ns	0,18***
<i>Combretum glutinosum</i>	Longueur	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Largeur	ns	0,05*	ns	0,14*	ns	0,17*	ns
	Surface	ns	ns	ns	ns	ns	0,15*	ns
<i>Zornia glochidiata</i>	Longueur	0,33***	0,20**	ns	ns	ns	ns	0,15*
	Largeur	0,24**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Surface	0,3***2	0,11*	ns	ns	ns	0,21*	0,11*

Légende : P ≤ 0,001 (*) ; 0,001 < P ≤ 0,01 (**) ; 0,01 < P ≤ 0,05 (*), ns=modèle non significatif**

IPSA : indice pluviométrique du sahel, latitude : latitude de la localité de collecte de l'échantillon, pluvio annuel : pluviométrie annuelle dans la localité de collecte de l'échantillon, dmsoi : type de sol de la zone de collecte de l'échantillon (classification FAO), Année : Année de récolte, mois : mois de récolte, CO₂ : teneur atmosphérique en CO₂

De l'analyse de ce tableau, il ressort que *B. aegyptica* est la seule espèce étudiée dont les valeurs de traits ne présentent pas des variations selon les variables explicatives. Pour les quatre autres espèces (*A. ovalifolius*, *Z. glochidiata*, *B. senegalensis*, *C. glutinosum*), on observe des effets significatifs des variables explicatives sur des traits étudiés selon l'espèce.

À partir des variables identifiées précédemment (indice pluviométrique du Sahel, latitude, teneur atmosphérique en CO₂), des modèles linéaires ont été testés de même qu'un ajustement linéaire pour réaliser une représentation graphique de la variation observée. Les figures 5, 6 et 7 présentent respectivement les variations de la surface moyenne en fonction de l'indice pluviométrique du sahel, de la latitude et de la teneur atmosphérique en CO₂.

3.1.1 Relation entre l'indice pluviométrique du Sahel et la surface moyenne des feuilles

De l'analyse de la figure 6, il ressort que les échantillons de *B. senegalensis* et *Z. glochidiata* ayant une surface foliaire moyenne élevée sont associés à un indice pluviométrique élevé. De même les faibles valeurs de surface foliaire sont caractérisées par de faibles indices pluviométriques. Il existe donc une corrélation positive entre les surfaces foliaires et l'indice pluviométrique du sahel de *B. senegalensis* ($R^2=0,065$; $P=1,4 \cdot 10^{-2}$) et *Z. glochidiata* ($R^2=0,32$; $P \leq 0,001$). De plus, le modèle global qui intègre toutes les espèces avec leurs surfaces moyennes normalisées montre également une corrélation positive entre les surfaces foliaires et l'indice pluviométrique ($R^2=0,016$; $P=1,4 \cdot 10^{-2}$). Aucun effet significatif n'a été obtenu pour *A. ovalifolius*, *B. aegyptiaca* et *C. glutinosum*.

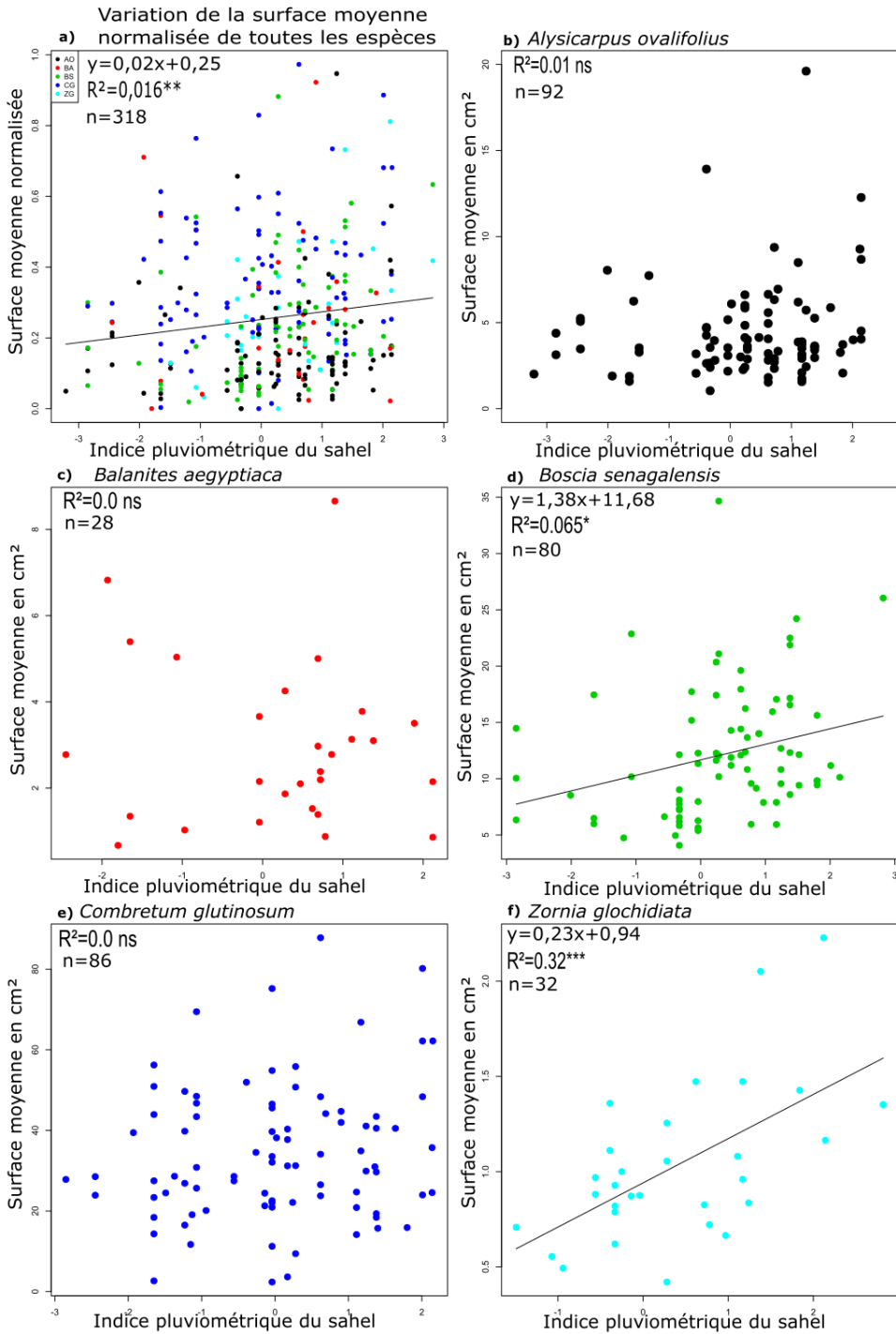


Figure 6 : Variation de la surface moyenne normalisée de toutes les espèces (a), variation de la surface moyenne en cm² de *Alysicarpus ovalifolius* (b), *Balanites aegyptiaca* (c), *Boscia senegalensis* (d), *Combretum glutinosum* (e), *Zornia glochidiata* (f) en fonction de l'indice pluviométrique du Sahel

3.1.2 Relation entre la latitude et la surface moyenne des feuilles

La figure 7 montre les variations de la surface foliaire moyenne en fonction de la latitude des localités de collecte des échantillons. On observe une réduction de la surface foliaire moyenne avec la latitude pour *B. senegalensis* et *Z. glochidiata*. Les échantillons collectés dans des localités ayant une latitude élevée ont donc des surfaces moyennes foliaires faibles alors que celles collectées à de basses latitudes ont des surfaces moyennes foliaires élevées. Il existe donc une corrélation négative entre la surface moyenne foliaire de *B. senegalensis* ($R^2=0,065$; $P=0,01$) et *Z. glochidiata* ($R^2=0,09$; $P=0,05$) et la latitude. Le modèle impliquant la surface moyenne normalisée de toutes les espèces présentes aussi la même tendance, c'est-à-dire une réduction de la surface foliaire au fur et à mesure que la latitude augmente ($R^2=0,034$; $P \leq 0,001$). Les surfaces foliaires de *A. ovalifolius*, *B. aegyptiaca* et *C. glutinosum* ne présentent aucun effet significatif par rapport à la latitude.

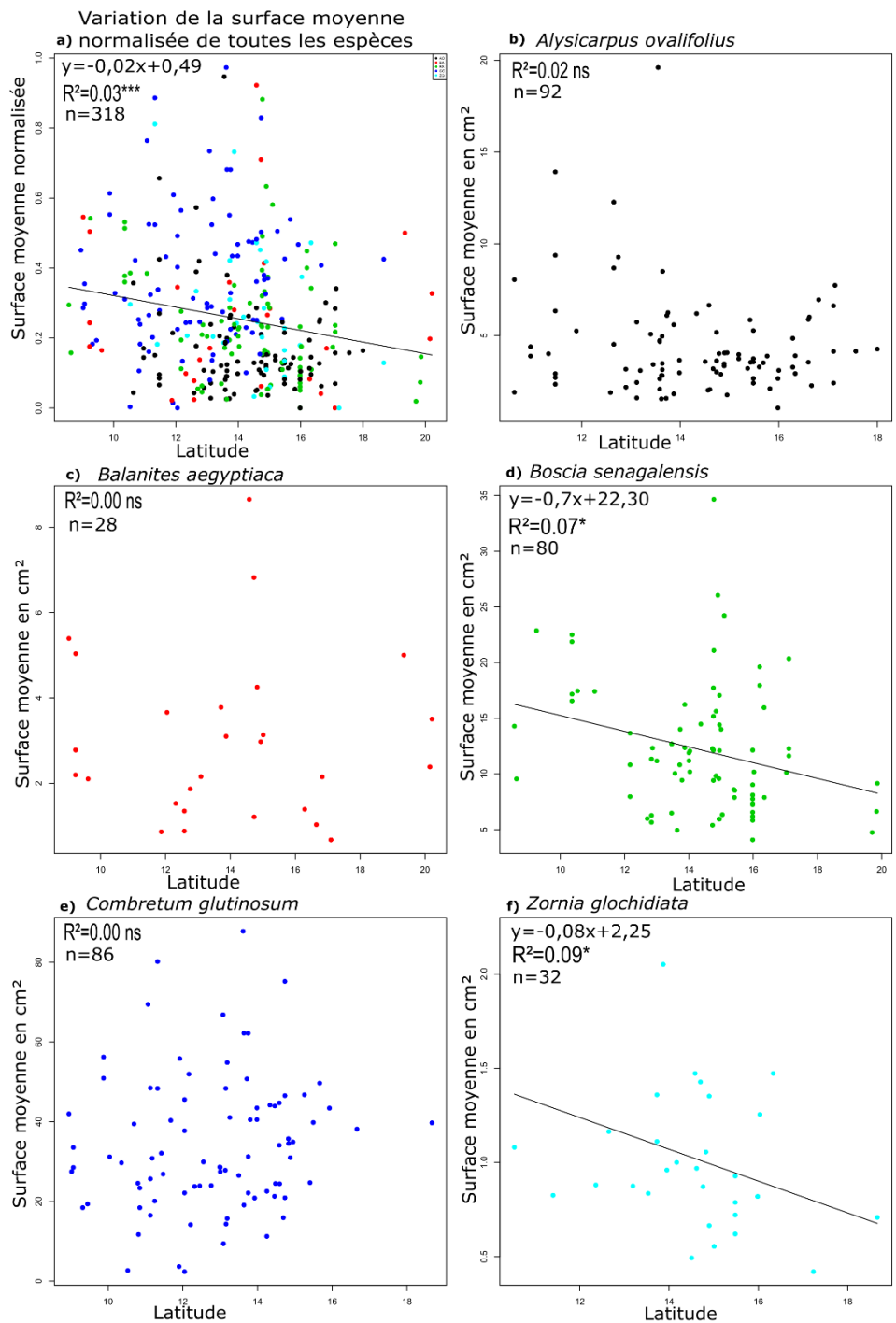


Figure 7 : Variation de la surface moyenne normalisée de toutes les espèces (a), variation de la surface moyenne en cm² de *Alysicarpus ovalifolius* (b), *Balanites aegyptiaca* (c), *Boscia senegalensis* (d), *Combretum glutinosum* (e), *Zornia glochidiata* (f) en fonction de la latitude

3.1.3 Effet de la teneur atmosphérique en CO₂ sur la surface moyenne

La figure 8 présente les variations de la surface moyenne en fonction de la teneur atmosphérique en CO₂. On observe une réduction de la surface foliaire lorsque la teneur atmosphérique en CO₂ augmente pour *A. ovalifolius*, *B. senegalensis* et *Z. glochidiata*. Il existe alors une corrélation négative entre la surface moyenne et la teneur atmosphérique en CO₂ pour *A. ovalifolius* ($R^2=0,03$; $P=0,05$), *B. senegalensis* ($R^2=0,13$; $P\leq 0,001$) et *Z. glochidiata* ($R^2=0,10$; $P=0,05$). Le modèle global avec les surfaces moyennes normalisées présente la même tendance de réduction de la surface moyenne pour des teneurs atmosphériques en CO₂ élevés ($R^2=0,04$; $P\leq 0,001$). Aucun effet significatif n'est obtenu pour *B. aegyptiaca* et *C. glutinosum*.

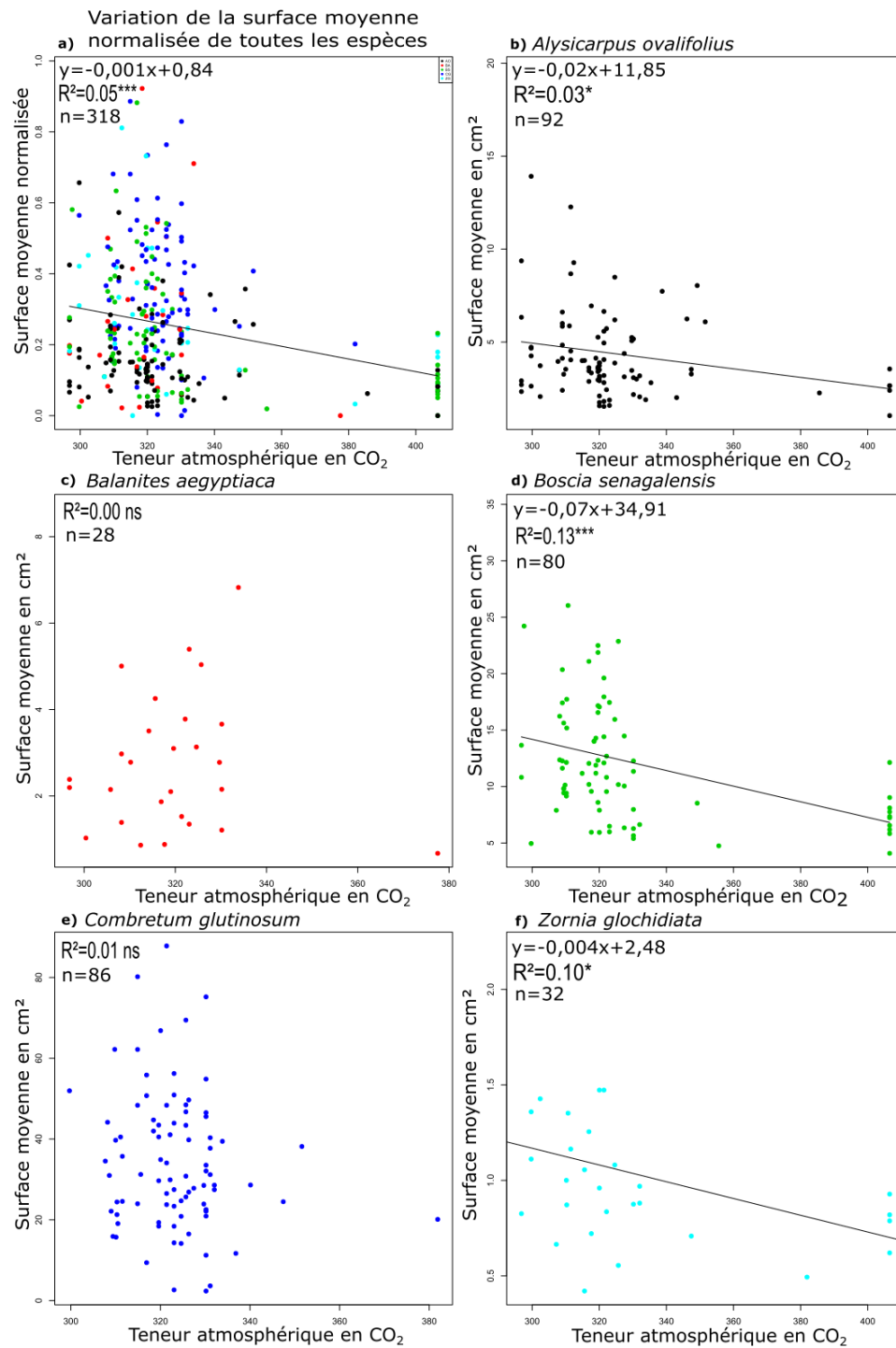


Figure 8 : Variation de la surface moyenne normalisée de toutes les espèces (a), variation de la surface moyenne en cm² de *Alysicarpus ovalifolius* (b), *Balanites aegyptiaca* (c), *Boscia senegalensis* (d), *Combretum glutinosum* (e), *Zornia glochidiata* (f) en fonction de la teneur atmosphérique en CO₂

3.2 Modèles explicatifs des variations intra spécifique de traits

Les facteurs environnementaux agissants sur les variations morphologiques étant identifiés isolément, l'effet combiné de ces facteurs a ensuite été testé. Le tableau 3 présente pour chaque espèce l'ensemble des modèles testés et celui qui explique le mieux les variations morphologiques.

Tableau 3 : Variables incluses dans les meilleurs modèles issues de la régression pas à pas

Espèce	Modèles testés	P value	r ²
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	Ipsa , latitude	0,07	0,03
<i>Boscia senegalensis</i>	Latitude, pluviométrie annuel, CO₂	1,8.10 ⁻⁴	0,20
<i>Combretum glutinosum</i>	Ipsa, pluviométrie annuel, <u>mois</u>, <u>mois hum</u>	0,02	0,05
<i>Zornia glochidiata</i>	Ipsa, <u>mois</u>	9,25.10 ⁻⁴	0,46
<i>Balanites aegyptiaca</i>	ns		

L'analyse du tableau montre que pour *A. ovalifolius* le meilleur modèle discrimine l'indice pluviométrique et la latitude comme étant les deux variables expliquant le mieux les variations morphologiques de cette espèce. Le meilleur modèle relatif à *B. senegalensis* intègre comme facteurs environnementaux la latitude, la pluviosité moyenne annuelle et la teneur atmosphérique ($R^2=0,20$; $P=1,8 \cdot 10^{-4}$). L'indice pluviométrique, la pluviosité moyenne annuelle et le mois de récolte de l'échantillon constituent les variables qui expliquent le mieux les variations des valeurs des traits de *C. glutinosum*. Les variations des valeurs des surfaces foliaires de *Z. glochidiata* sont mieux expliquées par l'indice pluviométrique et le mois de récolte de l'échantillon ($R^2=0,47$; $P=9,2 \cdot 10^{-4}$).

La régression pas-à-pas réalisée sur *B. aegyptiaca* n'a sélectionnée aucun facteur agissant sur les variations des valeurs des traits de l'espèce.

4. Discussion

4.1 Adaptation au stress hydrique

En considérant l'indice pluviométrique du sahel (IPSA), deux espèces (*B. senegalensis* et *Z. glochidiata*) ont présenté une variation. En effet l'IPSA est un indice qui caractérise les précipitations à l'échelle de la zone climatique sahélienne permettant de distinguer les années sèches et celles humides sur l'ensemble de la sous-région. Ainsi l'effet significatif obtenu pour ces deux espèces (*B. senegalensis* et *Z. glochidiata*) s'expliquerait par une variation morphologique notamment de la surface foliaire des plantes selon que les années soient sèches ou humides. Lors des années sèches, les plantes subissent un déficit hydrique. En réponse au déficit hydrique, la plante pour limiter les pertes en eau via le processus de transpiration réalise un ajustement morphologique et investit moins ou pas de ressources dans la croissance avec un cycle plus court et une reproduction précoce. Cet ajustement morphologique se manifeste souvent par une réduction de la surface des feuilles et de la productivité en biomasse (Shao *et al.*, 2008). Il existerait donc au niveau de ces espèces une capacité de réajustement des organes (taille des feuilles) pour l'adaptation au déficit hydrique.

L'absence d'effet significatif pour *C. glutinosum* et *A. ovalifolius* n'implique pas forcément l'inexistence de mécanisme d'adaptation au déficit hydrique. Ceci pourrait s'expliquer par une variation morphologique très faible ou une certaine résistance au déficit hydrique. Ou bien encore ils seraient sensibles à d'autres paramètres non considérés dans cette étude.

La latitude d'un point représente la distance du point à l'équateur. Elle constitue un gradient environnemental le long duquel la température, l'ensoleillement et les conditions édaphiques sont sujets à des variations (Li *et al.*, 1998). Il existe également une relation entre la latitude et la pluviosité en zone Sahélienne (proximité au Sahara). Cette relation se manifeste sous la forme d'un gradient nord-sud. Ainsi, au fur et à mesure qu'on monte en latitude, la pluviosité diminue (Nicholson *et al.*, 2000; Weber et Montes, 2010). Dans la zone sahélienne à travers le phénomène de la mousson, les régions les plus proches de l'équateur reçoivent plus de précipitations que celles qui en sont éloignées. Cette variation de la pluviosité en fonction de la latitude réduit à coup sûr la disponibilité en eau pour les plantes. Il s'avère également que dans la zone sahélienne plus de 75 % des précipitations annuelles s'évaporent directement avant de rejoindre les marres et les eaux profondes, quel que soit le type de végétation (Derive, 2003). Cette même zone sahélienne est

caractérisée par un pouvoir évaporant de l'air très élevé avec des précipitations représentant le quart de l'évapotranspiration potentielle moyenne (Derive, 2003). La couverture végétale y est également faible avec une forte proportion de sols nus ce qui augmente l'évapotranspiration. Aussi l'augmentation des températures durant la fin du XX^{ème} siècle en Afrique de l'Ouest a aussi induit de façon globale une augmentation de l'évapotranspiration potentielle (Mahé et Paturel, 2009). En associant l'effet de l'évapotranspiration à celui de la faible pluviosité, on aboutit à une faible disponibilité en eau dans le sol, qui est aussi liée à la texture du sol. Ceci induit chez les plantes un déficit hydrique dont l'importance de l'effet varie en fonction de leurs localisations géographiques. Ce déficit hydrique peut aboutir à un stress hydrique. Dès lors qu'il y a un déficit hydrique, plusieurs mécanismes d'adaptation sont mis en place par la plante qui voit les conditions de son milieu changer. Ces mécanismes varient d'une espèce à l'autre selon leur capacité intrinsèque d'adaptation. Ainsi selon l'importance de l'expression du mécanisme d'adaptation, ce dernier peut être détecté ou non sur la morphologie de la plante. L'une des manifestations morphologiques de ces mécanismes chez les végétaux en situation de déficit hydrique est le rétrécissement des feuilles pour limiter les pertes en eau (Zgallai *et al.*, 2007). De plus il existe pour certaines espèces végétales comme *Arabidopsis thaliana* qui est une espèce des zones tempérées une corrélation entre la surface foliaire d'une plante et la latitude (Li *et al.*, 1998). Parmi les cinq espèces dont nous avons étudié les valeurs des traits, seuls *B. senegalensis* et *Z. glochidiata* ont présenté une relation significative entre les valeurs de la surface foliaire moyenne et la latitude. Les variations de valeurs de traits obtenues pour ces deux espèces s'expliqueraient par leur sensibilité au gradient climatique nord-sud et leur capacité à développer des mécanismes d'adaptation. *B. senegalensis* est une espèce pérenne résistante à la sécheresse (Dendoncker *et al.*, 2015). Elle tolère des extrêmes de températures associés à une pluviosité relativement faible. Les variations des valeurs de traits en relation avec le gradient de la latitude observé seraient donc l'expression des mécanismes d'adaptation de la plante au sein des divers milieux qu'elle colonise. On pourrait donc dire que *B. senegalensis* adapte la morphologie de ses feuilles selon son environnement, ce qui lui permet d'ailleurs de coloniser des milieux avec des caractéristiques climatiques différentes.

Z. glochidiata quant à elle est une espèce annuelle des régions sahélo-soudanienne. Elle est dotée d'une capacité d'adaptation au stress hydrique, car pouvant se développer dans les régions caractérisées par une pluviosité annuelle de 600 mm. De la même façon, elle peut se retrouver en région soudano-sahélienne avec une pluviométrie autour de 1200 mm. On la retrouve donc dans

deux types de milieux présentant des conditions climatiques différentes. Cette différence au niveau des deux types de milieux se traduit par un gradient nord-sud et une variation de latitude. La capacité de *Z. glochidiata* à coloniser ces milieux aux conditions climatiques différentes implique à coup sûr un mécanisme d'adaptation morphologique. Nos résultats font ressortir cette adaptation en termes de variation des surfaces foliaires en réponse à l'augmentation de la latitude.

Des trois traits (longueur, largeur, surface) mesurés, aucun n'a montré un effet significatif pour *B. aegyptiaca*, quel que soit la variable environnementale. Il existerait donc une très faible variation morphologique de cette espèce face aux stress climatiques puisqu'elle affectionne les zones arides qui sont caractérisées par des conditions climatiques extrêmes. Il s'agit en effet d'une espèce tolérante à la sécheresse (Weber et Montes, 2010). Une étude réalisée sur les variations de certains paramètres (croissance, diamètre, hauteur) de *B. aegyptiaca* en fonction d'un gradient pluviométrique n'a décelé aucune tendance nette en fonction de la latitude, malgré une corrélation entre ces variables (Weber et Montes, 2010). Ceci démontrerait donc l'absence de variations significatives des valeurs des traits de *B. aegyptiaca* en fonction de la latitude. De plus le système racinaire profond développé par la plante comme stratégie d'adaptation au déficit hydrique (Gebrekirstos *et al.*, 2006) lui permettrait de combler ce déficit sans avoir à réduire la taille des feuilles. *B. aegyptiaca* utiliserait donc le mécanisme de tolérance comme stratégie d'adaptation. Ce mécanisme consiste pour la plante à maintenir en son sein une faible pression osmotique ou à accumuler des solutés en réponse au stress (Morgan, 1984). L'ajustement osmotique bien que visant à réguler les pertes en eau de la plante n'implique pas forcément une variation de la surface foliaire en réponse au stress (Munns, 1988). De plus l'impact de ce mécanisme sur la plante et sur son rendement (pour les plantes cultivées) dépend de la phase de développement à laquelle elle intervient (Munns, 1988). L'ajustement osmotique n'impliquant pas forcément la réduction de la surface foliaire, on pourrait expliquer la tendance observée à travers nos résultats sur *B. aegyptiaca*.

4.2 Influence du CO₂ atmosphérique sur les plantes

Le CO₂ joue un rôle capital dans le mécanisme de la photosynthèse. En effet, les végétaux photosynthétiques captent et transforment l'énergie sous forme d'ATP (adénosine triphosphate) et NADPH (nicotinamide adénine dinucléotide phosphate). Ces molécules sont utilisées pour la synthèse de composés organiques divers (glucose) nécessaires à la plante à partir du CO₂ et de l'eau (H₂O), d'où l'importance du CO₂ dans ce mécanisme. L'assimilation du CO₂ par la plante est

fonction de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère (Franks *et al.*, 2013). L'augmentation de la teneur atmosphérique en CO₂ induit une activité photosynthétique plus importante des plantes (Fang *et al.*, 2010), et devrait augmenter la disponibilité de matières organiques pour une meilleure croissance de la plante. Dans la littérature, des résultats controversés existent quant à l'effet de l'augmentation de la teneur atmosphérique en CO₂ sur la surface des feuilles (Hirose *et al.*, 1997). À partir de nos résultats, nous observons pour trois espèces *A. ovalifolius*, *B. senegalensis* et *Z. glochidiata* une diminution de la surface foliaire avec l'augmentation de la teneur atmosphérique en CO₂. Or l'augmentation de la teneur en CO₂ devrait se traduire par une augmentation de l'absorption de carbone par la feuille donc une meilleure activité photosynthétique, une meilleure croissance et productivité de la plante avec des surfaces foliaires plus grandes. Ceci nous amène à dire qu'il existerait d'autres facteurs de l'environnement (en dehors de la pluviosité discutée plus haut) agissant sur la variation de la surface foliaire et dont l'effet pourrait être plus important. À ce niveau, plusieurs facteurs pourraient être considérés à la fois au niveau des conditions climatiques, mais aussi relatifs au sol. La disponibilité limitée en nutriments dans le sol fait partie des raisons pouvant expliquer une faible activité photosynthétique malgré des teneurs atmosphériques en CO₂ élevés (Reich *et al.*, 2006). La quantité d'azote et d'eau disponible dans le sol font aussi partie de ces facteurs. Lorsque la quantité d'azote disponible dans le sol est limitée, l'augmentation de la teneur atmosphérique en CO₂ n'induit pas une augmentation de la biomasse de la plante et donc pas une augmentation de surface foliaire (Hirose *et al.*, 1997; Finzi *et al.*, 2006; Reich *et al.*, 2006; Crous *et al.*, 2008; Reich *et al.*, 2014). De la même façon, lorsque la réserve en eau du sol est faible aucune réponse positive de la plante en termes de production de biomasse n'est obtenue pour des teneurs atmosphériques de CO₂ élevé (Reich *et al.*, 2014). En effet, même pour une teneur atmosphérique en CO₂ élevée, lorsque la pluviosité est faible, la plante pour limiter les pertes d'eau par transpiration réduit les surfaces foliaires. Or, pour une faible surface foliaire, l'absorption de CO₂ sera aussi faible malgré la forte disponibilité dans le milieu. La plante n'arrivera donc pas à se servir de cette quantité élevée de CO₂ pour accroître sa productivité en biomasse et sa croissance. On pourrait donc expliquer nos résultats par l'incidence d'autres facteurs environnementaux, dont la disponibilité en azote et en eau dans le milieu pour les trois espèces concernées.

4.3 Modèles explicatifs des variations intra spécifiques de traits

Les modèles explicatifs de la combinaison des variables explicatives agissant le plus sur les variations de traits ont identifié selon l'espèce, diverses variables. Le modèle explicatif des variations de *B. senegalensis* ($P \leq 0,001$; $R^2=0,20$) implique la latitude, la teneur atmosphérique en CO_2 et la pluviosité moyenne annuelle. La pluviosité moyenne annuelle expliquerait donc en partie les variations de surfaces foliaires de *B. senegalensis*. Comme c'est le cas pour toutes les plantes, la pluie favorise la disponibilité en eau. *B. senegalensis* aurait donc une réponse rapide à la variation de la pluviosité. En ce qui concerne *Z. glochidiata* ($P \leq 0,001$; $R^2=0,46$), le modèle prend en compte l'indice pluviométrique du sahel et le mois de récolte. La présence du facteur mois de récolte ($R^2=0,21$) se justifie puisqu'il s'agit d'une espèce annuelle qui ne se développe que pendant une partie de l'année. Sa récolte est donc associée à cette période qui représente la saison pluvieuse et le début de la saison sèche. On note en effet, une forte sensibilité des espèces annuelles aux précipitations en termes de germination des graines et de croissance de la plante (Pitt et Heady, 1978; Gutterman, 2000; Levine *et al.*, 2008). Puisque les précipitations sont réparties dans l'année sur quelque mois il apparaît évident que le facteur mois de récolte explique en partie les variations de traits de *Z. glochidiata*.

4.4 Limites de l'étude

Bien qu'étant de plus en plus utilisée, l'utilisation des herbiers pour des mesures de traits reste un peu controversée. Ceci est dû au manque d'informations précises sur les herbiers sur la phase phénologique de la plante au moment de la collecte, la description détaillée des caractéristiques du lieu de collecte. En outre, la mesure de surface foliaire sur des échantillons d'herbiers peut être biaisée en raison du rétrécissement des feuilles (Blonder *et al.*, 2012). Généralement, les études botaniques relatives aux surfaces foliaires admettent l'hypothèse selon laquelle l'assèchement des feuilles n'influencerait pas la surface foliaire (Ackerly, 2004; Buswell *et al.*, 2011). Mais le rétrécissement des feuilles varie en fonction des espèces et se situerait entre 10 et 30 % de la surface initiale, mais pouvant atteindre 80 % de cette surface initiale (Blonder *et al.*, 2012). Néanmoins, en considérant qu'au sein d'une même espèce la proportion de rétrécissement est très peu variable, on pourrait conclure à une réduction du biais puisque les données utilisées proviennent exclusivement de feuilles sèches. Ce biais, quelle que soit sa grandeur n'est pas insurmontable, car pouvant être corrigé si le taux de rétrécissement foliaire de l'espèce lors de l'assèchement est connu.

En ce qui concerne les données climatiques utilisées, on pourrait mettre en cause la précision de celles-ci. En effet, les données relatives à l'indice pluviométrique du sahel et à la pluviométrie moyenne annuelle ne sont pas spécifiques à la localité de collecte de l'échantillon. Elles couvrent un espace bien grand au sein duquel il existe des disparités de la fréquence et de l'intensité des précipitations (Ali, 2010; Paturel *et al.*, 2010). Ces variations au niveau des précipitations sont dues à des phénomènes locaux ne pouvant être pris isolément pour l'estimation des valeurs pluviométriques.

On note aussi au niveau des échantillons une répartition hétérogène dans le temps et dans l'espace. En effet, il existe des années pour lesquelles aucun échantillon n'a été collecté. Cette situation réduit la validité d'une généralisation des tendances obtenues à la période en raison du manque de données. Ceci serait en partie dû aux expéditions botaniques dont la fréquence a varié dans le temps. La distribution hétérogène des échantillons disponibles de certaines espèces à l'échelle du milieu d'étude, ne permet donc pas de faire ressortir entièrement la possible variabilité des divers faciès du milieu sur les espèces étudiées.

Conclusion et perspectives

Au terme de cette étude, il ressort que les espèces végétales sahéliennes étudiées réagissent différemment aux variations du climat et aux facteurs environnementaux. Les variations des traits morphologiques sont l'expression des changements environnementaux subit par les plantes. Ces traits morphologiques peuvent donc être valablement utilisés pour comprendre le comportement adaptatif des plantes dans leurs environnements.

L'étude a montré une variation des surfaces foliaires en fonction de l'indice pluviométrique, de la latitude et de la teneur atmosphérique en CO₂. *B. senegalensis* et *Z. glochidiata* réduisent leur surface foliaire lorsque la pluviométrie diminue. La même tendance de réduction de la surface foliaire est observée lorsque la latitude augmente. Les surfaces foliaires de *B. senegalensis*, *A. ovalifolius* et *Z. glochidiata* diminuent avec l'augmentation de la teneur atmosphérique en CO₂ prouvant l'existence d'autres facteurs qui agissent sur les valeurs des traits morphologiques. Les modèles d'analyse des variations intra spécifiques des espèces prouvent aussi l'existence d'une combinaison de facteurs influençant les variations observées. Ces variations sont beaucoup plus liées au stress hydrique, mais aussi à la disponibilité de nutriments dans le sol, l'activité photosynthétique de la plante et l'évapotranspiration.

En termes de perspectives, il serait utile de compléter les données obtenues sur les espèces étudiées ici en recherchant davantage d'échantillons auprès d'autres institutions afin d'améliorer la distribution spatiale et temporelle de nos données. Ceci permettra de consolider les résultats actuels. De nouvelles espèces devraient également être étudiées afin de voir aussi quelles sont les stratégies d'adaptation face aux changements globaux. Aussi, il serait possible d'intégrer d'autres variables dans le protocole de mesure des traits comme la phénologie des espèces et la teneur chimique des feuilles en divers éléments. L'aspect génétique de l'adaptation des espèces reste également une piste d'étude à réaliser. On pourrait également réaliser les mêmes mesures sur des échantillons vivants, accumuler les données sur plusieurs années afin de voir si les mêmes tendances observées sur les herbiers se confirment. Enfin il serait capital de poursuivre la collection et la numérisation des herbiers pour que de telles études soient réalisable à nouveau plus tard.

Tout ceci permettra de mieux comprendre comment les écosystèmes sahéliens ont réagi aux changements globaux et quelles seront les tendances à venir face aux mêmes changements.

Références bibliographiques

- Ackerly, D. D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *The American Naturalist* **163**:654-671.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, R. Douzet, S. Aubert, and S. Lavorel. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* **24**:1192-1201.
- Ali, A. A. G. M. 2010. Effect of *Boscia Senegalensis* leaves Water Extract on blood. Khartoum University.
- Amani, A., M. M. Inoussa, I. D. Guimbo, A. Mahamane, M. Saadou, and A. M. Lykke. 2015. Germination et croissance de quatre espèces de Combretaceae en pépinière. *Tropicultura* **33**:135-145.
- Anyia, A., and H. Herzog. 2004. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal of Agronomy* **20**:327-339.
- Baumer, M. 1983. Notes on trees and shrubs in arid and semi-arid regions. Food & Agriculture Org.
- Becker, A., P. Finger, A. Meyer-Christoffer, B. Rudolf, K. Schamm, U. Schneider, and M. Ziese. 2013. A description of the global land-surface precipitation data products of the Global Precipitation Climatology Centre with sample applications including centennial (trend) analysis from 1901–present. *Earth System Science Data* **5**:71-99.
- Blonder, B., V. Buzzard, I. Simova, L. Sloat, B. Boyle, R. Lipson, B. Aguilar-Beaucage, A. Andrade, B. Barber, and C. Barnes. 2012. The leaf-area shrinkage effect can bias paleoclimate and ecology research. *American Journal of Botany* **99**:1756-1763.
- Bolker, B. M., J. Fiske, and E. M. Bruna. 2008. Effects of sample size on estimates of population growth rates calculated with matrix models. *PLoS one* **3**:1-6.
- Borchert, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology* **12**:65-80.
- Buswell, J. M., A. T. Moles, and S. Hartley. 2011. Is rapid evolution common in introduced plant species? *Journal of Ecology* **99**:214-224.
- Carré, B., Margareta Tengberg, and T. Deroin. 2016. The classification and scientific potential of the tropical wood collections at the Natural History Museum in Paris. Page 119 Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and conservation, Montpellier, France.

- Chothani, D. L., and H. Vaghasiya. 2011. A review on *Balanites aegyptiaca* Del (desert date): phytochemical constituents, traditional uses, and pharmacological activity. *Pharmacognosy reviews* **5**:55.
- Claeys, H., and D. Inzé. 2013. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. *Plant Physiology* **162**:1768-1779.
- Cornet, A., and H. Poupon. 1977. Description des facteurs du milieu et de la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. *Bull. IFAN* **39**:241-302.
- Corney, D., J. Y. Clark, H. L. Tang, and P. Wilkin. 2012. Automatic extraction of leaf characters from herbarium specimens. *Taxon* **61**:231-244.
- Crous, K. Y., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 2008. Elevated CO₂ concentration affects leaf photosynthesis–nitrogen relationships in *Pinus taeda* over nine years in FACE. *Tree Physiology* **28**:607-614.
- Daffalla, H. H., E. Abdellatef, E. A. Elhadi, and M. M. Khalafalla. 2011. Effect of growth regulators on in vitro morphogenic response of *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. Poir. using mature zygotic embryos explants. *Biotechnology research international* **2011**:8.
- Danquah, J. A., M. Appia, and P. Ari. 2011. Eco-geographic variation in leaf morphology of African Mahogany (*Khaya anthotheca* and *Khaya ivorensis*) provenances in Ghana. *Eur. J. Sci. Res.* **51**:18-28.
- Dantec, P. H., S. Mangiarotti, B. Mougenot, E. Mougou, O. Samain, and F. Timouk. 2005. Prospective du Projet 3:«Sahel» Approche Multi-Echelle du Fonctionnement et de la Dynamique des Surfaces sahéliennes.
- Dendoncker, M., D. Ngom, and C. Vincke. 2015. Trees dynamics (1955-2012) and their uses in the Senegal's Ferlo region: insights from a historical vegetation database, local knowledge and field inventories. *BOIS ET FORÊTS DES TROPIQUES* **326**:17.
- Derive, G. 2003. Estimation de l'évapotranspiration en région sahélienne: synthèse des connaissances et évaluation de modélisations (SISVAT, Ritchie); application à la zone d'HAPEX-Sahel (Niger). Grenoble INPG.
- Descroix, L., G. Mahé, T. Lebel, G. Favreau, S. Galle, E. Gautier, J. Olivry, J. Albergel, O. Amogu, and B. Cappelaere. 2009. Spatio-temporal variability of hydrological regimes around the

- boundaries between Sahelian and Sudanian areas of West Africa: A synthesis. *Journal of Hydrology* **375**:90-102.
- Durand, M., and C. Loup. 2007. *L'avenir des Herbiers de Montpellier*. Tela Botanica.
- El Abidine, A. Z. 2003. Le dépérissement des forêts au Maroc: analyse des causes et stratégie de lutte. *Science et changements planétaires/Sécheresse* **14**:209-218.
- Ellis, B., D. C. Daly, L. J. Hickey, K. R. Johnson, J. D. Mitchell, P. Wilf, and S. L. Wing. 2009. *Manual of leaf architecture*. Cornell University Press Ithaca, NY.
- Etheridge, D. M., L.P. Steele, R.L. Langenfelds, R.J. Francey, J.-M. Barnola, and V. I. Morgan. 1996. Natural and anthropogenic changes in atmospheric CO₂ over the last 1000 years from air in Antarctic ice and firn. *Journal of Geophysical Research* **101**:4115-4128.
- Fang, S., B. Shen, K. Tan, and X. Gao. 2010. Effect of elevated CO₂ concentration and increased temperature on physiology and production of crops. *Zhongguo Shengtai Nongye Xuebao/Chinese Journal of Eco-Agriculture* **18**:1116-1124.
- FAO. 2006. *Guidelines for soil description*. FAO Rome.
- Faye, E., M. Diatta, A. Samba, and J. Lejoly. 2008. Usages et dynamique de la flore ligneuse dans le terroir villageois de Latmingué (Sénégal). *Journal des sciences et Technologies* **7**:43-58.
- Finzi, A. C., D. J. Moore, E. H. DeLucia, J. Lichter, K. S. Hofmockel, R. B. Jackson, H.-S. Kim, R. Matamala, H. R. McCarthy, and R. Oren. 2006. Progressive nitrogen limitation of ecosystem processes under elevated CO₂ in a warm-temperate forest. *Ecology* **87**:15-25.
- Fraire-Velázquez, S., and V. E. Balderas-Hernández. 2013. Abiotic stress in plants and metabolic responses. *Abiotic Stress-Plant Responses and Applications in Agriculture*. InTech.
- Franks, P. J., M. A. Adams, J. S. Amthor, M. M. Barbour, J. A. Berry, D. S. Ellsworth, G. D. Farquhar, O. Ghannoum, J. Lloyd, and N. McDowell. 2013. Sensitivity of plants to changing atmospheric CO₂ concentration: from the geological past to the next century. *New Phytologist* **197**:1077-1094.
- Gaston, A., and P. Daget. 2001. La base FLOTROP et L'inventaire de la flore des pâturages d'Afrique sahéenne. *Systematics and Geography of Plants*:337-344.
- Gebrekirostos, A., D. Teketay, M. Fetene, and R. Mitlöhner. 2006. Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest ecology and management* **229**:259-267.
- Grubben, G. J. H. 2004. *Légumes*. Fondation PROTA.

- Guerin, G. R., H. Wen, and A. J. Lowe. 2012. Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology letters* **8**:882-886.
- Gutterman, Y. 2000. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. *Plant Species Biology* **15**:113-125.
- Harris, K. M., and T. D. Marsico. 2017. Digitizing specimens in a small herbarium: A viable workflow for collections working with limited resources. *Applications in plant sciences* **5**.
- HarvestChoice. 2015. "Long-term Annual Rainfall (mm, 1960-2014)". International Food Policy Research Institute,, Washington, DC., and University of Minnesota.
- Hiernaux, P., and H. N. Le Houérou. 2006. Les parcours du Sahel. *Science et changements planétaires/Sécheresse* **17**:51-71.
- Hirose, T., D. Ackerly, M. Traw, D. Ramseier, and F. Bazzaz. 1997. CO₂ elevation, canopy photosynthesis, and optimal leaf area index. *Ecology* **78**:2339-2350.
- Hothorn, T., A. Zeileis, R. W. Farebrother, C. Cummins, G. Millo, D. Mitchell, and M. A. Zeileis. 2018. Package 'lmtest'.
- IPCC. 2015. *Climate change 2014: Mitigation of climate change*. Cambridge University Press.
- Janssens, S., Brecht Verstrate, Peter Hietz, Dakis Yaoba Ouédraogo, Adeline Fayolle, Claire Delvaux, Hans Beeckman, Maaïke De Ridder, Ann Borgaerts, Sophie De Smedt, and P. Stoffelen. 2016. Two decades of historical phenology observations of African tropical tree species: exploring the past to predict the future. Page 120 Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. ATBC, Montpellier, France.
- Johnson, J. B., and K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**:101-108.
- Jump, A. S., and J. Penuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**:1010-1020.
- Kattge, J., S. Diaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönsch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, and I. J. Wright. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**:2905-2935.
- Lawlor, D. W. 2012. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *Journal of experimental botany* **64**:83-108.

- Le Houérou, H. 1989. La variabilité de la pluviosité annuelle dans quelques régions arides du monde; ses conséquences écologiques. *Les Hommes face aux Secheresses: Nordeste Brésilien et Sahel Africain, Travaux et Mémoires*:127-137.
- Lebel, T., and A. Ali. 2009. Recent trends in the Central and Western Sahel rainfall regime (1990–2007). *Journal of Hydrology* **375**:52-64.
- Levine, J. M., A. K. McEachern, and C. Cowan. 2008. Rainfall effects on rare annual plants. *Journal of Ecology* **96**:795-806.
- Li, B., J.-I. Suzuki, and T. Hara. 1998. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia* **115**:293-301.
- Li, C. 2000. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes. *Physiologia Plantarum* **108**:134-139.
- Li, C., and K. Wang. 2003. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. *Forest ecology and management* **179**:377-385.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **95**:5632-5636.
- Lughadha, E. N., and C. Miller. 2009. Accelerating global access to plant diversity information. *Trends in plant science* **14**:622-628.
- Mahé, G., and J.-E. Paturel. 2009. 1896-2006 Sahelian annual rainfall variability and runoff increase of Sahelian Rivers. *Comptes Rendus Geoscience* **341**:538-546.
- Maydell, H. v. 1983. Arbres et arbustes du Sahel: leurs caractéristiques et leurs utilisations. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ)/GmbH, Eschborn.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* **21**:178-185.
- Miller-Rushing, A. J., R. B. Primack, D. Primack, and S. Mukunda. 2006. Photographs and herbarium specimens as tools to document phenological changes in response to global warming. *American Journal of Botany* **93**:1667-1674.
- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual review of plant physiology* **35**:299-319.
- Munns, R. 1988. Why measure osmotic adjustment? *Functional Plant Biology* **15**:717-726.
- Ndoye, M., I. Diallo, and Y. K. Gassama. 2004. Reproductive biology in *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., a semi-arid forest tree. *African Journal of Biotechnology* **3**:40-46.

- Nicholson, S. E., B. Some, and B. Kone. 2000. An analysis of recent rainfall conditions in West Africa, including the rainy seasons of the 1997 El Niño and the 1998 La Niña years. *Journal of climate* **13**:2628-2640.
- NOAA. 2018. Annual mean CO2 emission trends.
- Orwa, C., A. Mutua, R. Kindt, R. Jamnadass, and A. Simons. 2009. Agroforestry database: a tree species reference and selection guide version 4.0. World Agroforestry Centre ICRAF, Nairobi, KE.
- Ozer, P., Y. Hountondji, A. J. Niang, S. Karimoune, O. Laminou Manzo, and M. Salmon. 2010. Désertification au Sahel: historique et perspectives. *Bulletin de la Société Géographique de Liège* **54**:69-84.
- Paturel, J.-E., I. Boubacar, A. L'Aour, and G. Mahé. 2010. Analyses de grilles pluviométriques et principaux traits des changements survenus au 20ème siècle en Afrique de l'Ouest et Centrale. *Hydrological Sciences Journal—Journal des Sciences Hydrologiques* **55**:1281-1288.
- Perez-Harguindeguy, N., S. Diaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, and D. E. Gurvich. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* **61**:167-234.
- Pinheiro, C., and M. Chaves. 2010. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of experimental botany* **62**:869-882.
- Pitt, M., and H. Heady. 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in northern California. *Ecology* **59**:336-350.
- Poilecot, P. 2010. L'herbier: un outil scientifique qui contribue à la connaissance et à la conservation de la biodiversité.
- Povov, G. B. 1996. Quelques effets de la sécheresse sahélienne sur la dynamique des populations acridiennes. *Sécheresse* **7**:91-97.
- Rasband, W. S. 2011. Imagej, us national institutes of health, bethesda, maryland, usa. <http://imagej.nih.gov/ij/>.
- Reich, P. B., S. E. Hobbie, T. Lee, D. S. Ellsworth, J. B. West, D. Tilman, J. M. Knops, S. Naeem, and J. Trost. 2006. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature* **440**:922.

- Reich, P. B., S. E. Hobbie, and T. D. Lee. 2014. Plant growth enhancement by elevated CO₂ eliminated by joint water and nitrogen limitation. *Nature Geoscience* **7**:920.
- Rivera-Vega, L. J., S. Krosse, R. M. de Graaf, J. Garvi, R. D. Garvi-Bode, and N. M. van Dam. 2015. Allelopathic effects of glucosinolate breakdown products in Hanza [*Boschia senegalensis* (Pers.) Lam.] processing waste water. *Frontiers in plant science* **6**:532.
- Roehrig, R. 2010. Variabilité intrasaisonnière de la mousson africaine: caractérisation et modélisation. Paris Est.
- Sagna, M. B., K. S. Niang, A. Guisse, and D. Goffner. 2014. *Balanites aegyptiaca* (L.) Delile: geographical distribution and ethnobotanical knowledge by local populations in the Ferlo (north Senegal)/*Balanites aegyptiaca* (L.) Delile: distribution géographique et connaissances ethnobotaniques des populations locales du Ferlo (nord Sénégal). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* **18**:503.
- Sands, M. J. 2003. *Flora of Tropical East Africa: Balanitaceae*. Lisse: AA Balkema 14p.-illus.. ISBN **468159546**.
- Scholes, R. J., and B. H. Walker. 2004. *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press.
- Shank, E. 1993. *Le Balanites aegyptica (L.) Del.* Manuel pour les agents de vulgarisation. Faculté des Sciences agricoles et forestières, Bangor, UK Université du Pays de Galles.
- Shao, H.-B., L.-Y. Chu, C. A. Jaleel, and C.-X. Zhao. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes rendus biologies* **331**:215-225.
- Skerman, P. J. 1982. *Les légumineuses fourragères tropicales*. FAO.
- Skirycz, A., and D. Inzé. 2010. More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology* **21**:197-203.
- Sultan, B., and S. Janicot. 2004. La variabilité climatique en Afrique de l'Ouest aux échelles saisonnière et intra-saisonnière. I: mise en place de la mousson et variabilité intra-saisonnière de la convection. *Science et changements planétaires/Sécheresse* **15**:321-330.
- Taugourdeau, S., S. Diatta, O. Ndiaye, D. Mathieu, and A. Ickowicz. 2017. Les herbiers, un outil pour étudier les variations des traits fonctionnels des espèces sahéliennes. Pages 1-2.
- Tayeau, F., F. Faure, and J. Séchet-Sirat. 1955. Étude sur le Soumpe (*Balanites aegyptiaca*). Valeur alimentaire de ses protéines. *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée* **2**:40-49.

- Tesfaye, A. 2015. *Balanites* (*Balanite aegyptiaca*) Del., Multipurpose Tree a Prospective Review. *International Journal of Modern Chemistry and Applied Science* **2**:189-194.
- Thiombiano, A., M. Schmidt, H. Kreft, and S. Guinko. 2006. Influence du gradient climatique sur la distribution des espèces de Combretaceae au Burkina Faso (Afrique de l'Ouest). *Candollea* **61**:189-213.
- Tobita, S., H. Shinjo, K. Hayashi, R. Matsunaga, R. Miura, U. Tanaka, T. Abdoulaye, and O. Ito. 2011. Identification of plant genetic resources with high potential contribution to soil fertility enhancement in the Sahel, with special interest in fallow vegetation. Pages 701-706 *Innovations as Key to the Green Revolution in Africa*. Springer.
- Torrez, V., P. M. Jørgensen, and A. E. Zanne. 2013. Specific leaf area: a predictive model using dried samples. *Australian Journal of botany* **61**:350-357.
- Tucker, C. J., H. E. Dregne, and W. W. Newcomb. 1991. Expansion and contraction of the Sahara Desert from 1980 to 1990. *Science* **253**:299-301.
- Van Velthuisen, H. 2007. Mapping biophysical factors that influence agricultural production and rural vulnerability. Food & Agriculture Org.
- Vautier, H., M. Sanon, and M. Sacandé. 2007. *Combretum glutinosum* Perrot. ex DC. Seed leaflet.
- Verslues, P. E., M. Agarwal, S. Katiyar-Agarwal, J. Zhu, and J. K. Zhu. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* **45**:523-539.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Vollmar, A., J. A. Macklin, and L. Ford. 2010. Natural history specimen digitization: challenges and concerns. *Biodiversity informatics* **7**.
- Weber, J. C., and C. S. Montes. 2010. Correlations and clines in tree growth and wood density of *Balanites aegyptiaca* (L.) Delile provenances in Niger. *New forests* **39**:39.
- Wu, L.-l., H.-z. Kang, H.-l. Zhuang, and C.-j. Liu. 2010. Variations of *Quercus variabilis* leaf traits in relation to climatic factors at regional scale. *Chin. J. Ecol.* **29**:2309-2316.
- Yesson, C., P. W. Brewer, T. Sutton, N. Caithness, J. S. Pahwa, M. Burgess, W. A. Gray, R. J. White, A. C. Jones, and F. A. Bisby. 2007. How global is the global biodiversity information facility? *PLoS one* **2**:e1124.

Zgallai, H., K. Steppe, and R. Lemeur. 2007. Étude des caractères morphologiques des plantes de tomate soumises à un déficit hydrique en milieu hydroponique. *Science et changements planétaires/Sécheresse* **18**:57-64.

Annexe :

Tableau d'identification des meilleurs modèles à partir de la régression pas à pas

Espèce	Modèles testés	AIC	P value	R ²
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	moysurf ~ ipsa + latitude + pluvio_annuel + CO ₂	187,28	0,07	0,03
	moysurf ~ ipsa + latitude + pluvio_annuel	186,64		
	moysurf ~ ipsa + latitude	186,61		
<i>Boscia senegalensis</i>	moysurf ~ ipsa + latitude + pluvio_annuel + CO ₂	258,93	1,8 .10 ⁻⁴	0,20
	moysurf ~ latitude + pluvio_annuel + CO₂	257,2		
<i>Combretum glutinosum</i>	moysurf ~ ipsa + latitude + pluvio_annuel + <u>mois</u> + <u>mois hum</u>	478,8	0,02	0,05
	moysurf ~ ipsa + pluvio_annuel + <u>mois</u> + <u>mois hum</u>	476,99		
<i>Zornia glochidiata</i>	moysurf ~ ipsa + latitude + pluvio_annuel + CO ₂ + <u>mois</u>	-61,96	9,25 .10 ⁻⁴	0,46
	moysurf ~ ipsa + latitude + CO ₂ + <u>mois</u>	-63,81		
	moysurf ~ ipsa + latitude + <u>mois</u>	-65,28		
	moysurf ~ ipsa + <u>mois</u>	-66,37		

ipsa=indice pluviométrique du sahel, Pluvio annuel=Pluviosité moyenne annuelle, CO₂=Teneur atmosphérique en CO₂

mois= mois de collecte, mois hum= mois humide, AIC= Akaike Information Criterion, R²= Coefficient de détermination