

TH. 082

ORSAY  
N° d'ordre: 3048

**UNIVERSITE DE PARIS-SUD**

CENTRE D'ORSAY

**INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE**

CENTRE DE RECHERCHE AGRONOMIQUE ANTILLES-GUYANE

**THESE**

Présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR EN SCIENCES DE L'UNIVERSITE PARIS XI ORSAY

Spécialité: ECOLOGIE VEGETALE

**MICROCLIMAT LUMINEUX ET TRANSPIRATION  
D'UNE ASSOCIATION ARBUSTE/HERBE, EN MILIEU  
TROPICAL: MESURES ET MODELISATION.**

par

**Régis TOURNEBIZE**

Soutenue le 20 janvier 1994 devant la commission d'examen composée de:

<b>MM. B. SAUGIER</b>	Président
<b>R. BONHOMME</b>	Rapporteur
<b>I. IMPENS</b>	Rapporteur
<b>P. BERBIGIER</b>	Examineur
<b>A. PERRIER</b>	Examineur
<b>H. SINOQUET</b>	Examineur

## REMERCIEMENTS

m'est agréable de remercier les professeurs B. SAUGIER et I. IMPENS, ainsi que Messieurs Raymond BONHOMME, Paul BERBIGIER, Alain PERRIER et Hervé SINOQUET d'avoir accepté de participer à cette commission. Je dois beaucoup à Hervé SINOQUET qui a assuré un suivi régulier de ce travail. Un merci pour son efficacité rayonnante et pour sa patience envers mon esprit parfois hermétique et rebelle.

Je tiens à remercier François BUSSIERE, Pablo CRUZ et Harry OZIER-LAFONTAINE, qui m'ont fait partager leur savoir-faire et leur entrain lors des différentes étapes de ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma reconnaissance et de mon amitié.

Le travail n'a été possible que grâce aux concours permanents d'Yves-Marie CABIDOUCHE, directeur de l'unité Agropédoclimatique, de Marie-Laure CLEDOR, de Monique MAGNACE, secrétaires, et de leurs aides, Cathia, Claudia, Léa, Marie-Line, et Pascale. Leurs nombreux services ont bien facilité mon activité durant ces 3 ans.

Je souhaite également associer à ce travail, Nicolas MUNIER-JOLAIN, Anne REGELIN, qui n'a pas ménagé sa peine lors des potentiels de base, et des comptages de stomates, et Claude SOULLIER, qui a "dépouillé" le logiciel SAS, pour modéliser le fonctionnement des stomates. Merci à Patrick LABBE, Nicole van OORT et à Xavier BOUQUET pour la réalisation de certaines figures.

À mes collègues de métropole qui m'ont beaucoup appris et qui ont toujours répondu rapidement à mes demandes, à savoir, Charles VALANCOGNE, pour les flux de sève, Denis MOUTON, pour la technique des chambres et les problèmes liés à la modélisation de la conductance stomatique, Claude VARLET-GRANCHER pour les propriétés optiques des stomates, Marina PAVLIDES pour tous les documents qu'elle m'a fait parvenir, merci.

Enfin je ne voudrais pas oublier tous les agents de l'unité Agropédoclimatique qui, chacun à leur façon, m'ont aidé à mettre en place, à trier, à entretenir, à cartographier la parcelle. Merci à Jacques ANDRE, Philippe ARTIS, Magdaléna CHRISTOPHER, Simon LEINSTER, Stéphane MULCIBA, Jean-Baptiste NANNETTE, Frantz PETIT-PHAR, Daniel ROUPE, Max VALMORIN, Pierre VINGLASSALON et en particulier Franck SOLVAR, Vincent et Saint-Ange SOPHIE qui l'entretiennent encore.

Et tous, MERCI !

"Ce n'est pas assez de faire des pas qui doivent un jour nous conduire au but,  
chaque pas doit être lui-même un but en même temps qu'il nous porte en avant"

J. W. von Goethe

# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION</b>	1
<b>I. LES CULTURES ASSOCIEES:</b>	
<b>POSITIONNEMENT DU PROBLEME</b>	2
I.1. Les cultures associées, éléments bibliographiques	2
I.1.1. Définition du concept	2
I.1.2. Intérêts et limites des associations	2
I.1.2.1. Cultures associées et facteurs édaphiques	3
Contrôle de l'érosion	3
Utilisation des ressources du sol	3
I.1.2.2. Cultures associées et facteurs aériens	4
Rayonnement et cultures associées	4
Le vent	5
L'eau	6
I.1.3. Caractérisation de l'efficacité des cultures associées	7
I.1.4. Conclusion	8
I.2. Problématique	8
I.3. L'association gliricidia/petit foin	10
I.3.1. Introduction	10
I.3.2. Description des espèces	10
I.3.2.1. Le <i>Dichanthium aristatum</i>	10
I.3.2.2. Le <i>Gliricidia sepium</i>	11
I.3.3. Contexte pédoclimatique	11
I.3.4. Mise en place de l'association et entretien	12
I.3.5. Calendrier des mesures	12
I.4. Conclusion	13
<b>II. INTERCEPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE</b>	
<b>AU SEIN DE L'ASSOCIATION</b>	14
II.1. Introduction, rappels bibliographiques	14
II.1.1. Interception du rayonnement	
concepts de base	14
Eléments permettant l'analyse de la structure du couvert	15
II.1.2. Interception du rayonnement	
concepts spécifiques aux modèles plurispécifiques	16

II.2. Le modèle de rayonnement	17
II.2.1. Principe	17
II.2.2. Cas des grandes longueurs d'ondes	18
II.2.3. Partition du rayonnement entre les surfaces à l'ombre et au soleil	19
II.2.4. Le modèle, variables d'entrée et de sortie	19
II.3. Paramètres nécessaires au modèle de rayonnement	20
II.3.1. Détermination de la structure du couvert	20
II.3.2. Propriétés optiques des feuilles	21
II.3.3. Mesures de rayonnement	21
II.4. Résultats, discussion	22
II.4.1 Paramètres d'entrée du modèle	22
II.4.1.1 Structure du couvert	22
II.4.1.2. Propriétés optiques	23
II.4.2. Analyse de la variabilité des mesures du PAR transmis sous l'arbuste	25
II.4.2.1. Variabilité entre deux rangs	25
II.4.2.2. Variabilité intraculture	25
II.4.3. Validation du modèle	27
II.4.3.1. Le PAR transmis	27
II.4.3.2. Le PAR réfléchi par l'association	27
II.4.3.3. Le PAR réfléchi par la graminée	27
II.4.3.4. Le PAR absorbé par l'arbuste	28
II.5. Conclusion	28

### **III. RESISTANCE STOMATIQUE** 29

III.1. Rappels bibliographiques	29
III.1.1. Densité et indice stomatiques	29
III.1.2. La mesure de la conductance stomatique	30
III.1.3. Influence des facteurs externes	30
III.1.4. La modélisation du comportement stomatique	32
III.2. Matériel et méthodes	33
III.2.1. Mesures de potentiel hydrique foliaire	33
III.2.2. Mesures de conductance	33
III.3. Résultats et discussion	34
III.3.1. Le potentiel hydrique foliaire	34
III.3.2. La conductance stomatique	35
III.3.2.1. Conductance des faces supérieures	35
III.3.2.2. Conductance des faces inférieures	35
III.3.3. Modélisation de la conductance	36
III.3.3.1. Cas des faces supérieures	36
III.3.3.2. Cas des faces inférieures	36
III.3.4. Comparaison mesures/modèle	37
III.4. Conclusion	38

<b>IV. TRANSPIRATION DES COMPOSANTES DE L'ASSOCIATION</b>	<b>39</b>
IV.1. Introduction, éléments bibliographiques	39
IV.2. Le modèle de transpiration	41
IV.2.1. Principes et description du modèle	41
IV.2.2. Quelques remarques à propos du choix du modèle	44
IV.2.3. Mesures ou estimations nécessaires au modèle de transpiration	44
IV.3. Estimation de la transpiration de la graminée	46
IV.3.1. Rappel méthodologique	46
IV.3.2. Dispositif de mesure	47
IV.4. Estimation de la transpiration de l'arbuste légumineux	47
IV.4.1. La mesure du flux de sève par la méthode du bilan de chaleur	47
IV.4.2. Validation de la technique sur <i>G. sepium</i>	48
IV.4.3. La mesure du flux de sève au champ	49
IV.5. Résultats et discussion	49
IV.5.1. Les mesures de la transpiration	49
IV.5.1.1. L'évapotranspiration petit foin	49
IV.5.1.2. La transpiration du <i>gliricidia</i>	50
IV.5.1.3. La transpiration de l'association	51
IV.5.2. Concernant la validation du modèle	52
IV.5.2.1. Validation par la transpiration	52
Transpiration de la graminée associée	52
Transpiration de l'arbuste	54
IV.5.2.2. Validation par les températures de surfaces	55
IV.5.2.3. Comparaison du rayonnement net mesuré et estimé	55
IV.6. Conclusion	55
<b>V. SENSIBILITE DU MODELE ET APPLICATIONS</b>	<b>57</b>
V.1. Sensibilité du modèle	57
V.I.1. L'indice foliaire	57
V.I.2. La conductance stomatique	58
V.I.3. Le rayonnement net	58
V.2. Simplifications du modèle	58
V.2.1. Transpiration et rayonnement net	59
V.2.2. Transpiration et déficit de saturation	59
V.2.3. Modèle simplifié	59

V.3. Applications du modèle	60
V.3.1. Interception du PAR	60
V.3.2. Transpiration	62
V.3.2.1. Transpiration des feuilles à l'ombre et au soleil	62
V.3.2.2. Transpiration de l'association et de ses composantes	63
V.4. Conclusions, et améliorations possibles du modèle	64

## **CONCLUSIONS, PERSPECTIVES** 65

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES** 67

## **ANNEXE 1. Indice stomatique du petit foin** I

## **ANNEXE 2. Validation de l'enceinte fermée pour les mesures de transpiration** III

## **ANNEXE 3. Présentation de la méthode des flux de sève** IV

## **ANNEXE 4. Liste des symboles** VI

## INTRODUCTION

Dès que l'homme a organisé sa survie en cultivant des espèces végétales, son souci majeur a été d'offrir des conditions optimales à la plante qu'il souhaitait récolter. Pour cela, deux modes de conduite se sont développés:

- d'une part une technique visant à simplifier le système en n'utilisant qu'une espèce, voire une seule variété et même un seul hybride à l'heure actuelle;
- d'autre part une technique plus complexe, reposant sur un "empirisme raisonné", visant à associer, sur une même parcelle, et dans un même temps, plusieurs espèces.

Ces associations d'espèces se rencontrent sur tous les continents (Papendick et al., 1976), et dans toutes les situations, même les plus contraignantes (saison sèche marquée, risque d'inondation, terrains en pente, peu d'intrants disponibles...). Leur maintien séculaire et leur développement actuel, même dans les régions tempérées, montre bien leurs intérêts.

Dans la littérature, nombreuses sont les références relatives à différents types d'associations, et à leurs avantages respectifs. Cependant, rares sont celles qui permettent l'analyse des mécanismes de compétition ou d'interaction entre les différentes espèces présentes (Cruz et al., 1989). Harper (1977), McMurtrie et Wolf, (1983), considèrent que les ressources pour lesquelles la compétition entre espèces est la plus importante, sont la lumière, l'eau, et les nitrates.

Concernant le partage du rayonnement, il existe des modèles (Sinoquet et Bonhomme, 1992, par exemple) permettant l'analyse a priori des combinaisons optimales pour obtenir suivant le cas recherché, l'interception la plus importante, ou la plus régulière pour l'ensemble de l'association ou pour une de ses composantes, ou encore pour obtenir l'interception la plus complémentaire pour les espèces de l'association.

Concernant le partage de la ressource minérale, et azotée notamment, les modèles d'analyse a priori, sont, à notre connaissance, difficiles à mettre en oeuvre. On possède par contre des outils, comme les courbes de dilution, que l'on peut appliquer aux espèces d'une association (Cruz et Lemaire, 1986). Ces dernières permettent, a posteriori, le diagnostic de l'état de la nutrition minérale, ainsi que l'analyse des modifications créées par l'association, par comparaison aux courbes obtenues pour les espèces cultivées en monocultures. Cependant, l'analyse du partage de la ressource minérale ne sera opérationnel que lorsque l'on maîtrisera également l'extraction de l'eau par les racines. Parallèlement, pour appréhender le plus complètement possible le cycle de l'eau dans une association, il est déjà nécessaire de mettre au point un outil permettant l'analyse de la transpiration spécifique. C'est l'objet de ce travail.

L'intérêt des cultures associées ainsi que leur principaux effets sur le microclimat sont brièvement rappelés dans une première partie, où nous présentons également l'association arbuste/herbe sur laquelle l'ensemble du travail a été effectué. Le deuxième et le troisième chapitres traitent du rayonnement, et particulièrement du rayonnement utile à la photosynthèse, et de la conductance stomatique que l'on peut qualifier respectivement de moteur et de régulateur de la transpiration. Ces éléments permettent d'aboutir à la quatrième partie, relative à la transpiration de l'association, sa mesure et sa modélisation. Enfin, dans la dernière partie, nous aborderons l'analyse du modèle sa sensibilité, ses applications, et les améliorations souhaitables.



# I. LES CULTURES ASSOCIEES: POSITIONNEMENT DU PROBLEME

Ce premier chapitre comprend deux parties. La première présente une revue bibliographique générale permettant de faire un point sur le concept de cultures associées, de lister leurs intérêts et leurs limites, et de discuter des méthodes d'étude de ces systèmes complexes. Elle se termine par la problématique de notre étude.

La seconde partie plus spécialisée présente l'association sur laquelle nous avons travaillé: ses constituants, le contexte pédoclimatique dans lequel elle se trouve.

## I.1. Les cultures associées, éléments bibliographiques

### I.1.1. Définition du concept

Les cultures associées peuvent être définies comme une combinaison, comprenant au moins deux espèces cultivées simultanément sur une même parcelle. L'association peut être constituée d'espèces pérennes (café/cacao, arbre/herbe), ou annuelles (maïs/haricot), ou mixtes (cocotier/riz).

On peut classer ces associations en fonction du type d'arrangement spatial (Andrews et Kassam, 1976), ainsi on trouve:

- les cultures mélangées, à l'intérieur desquelles on ne distingue pas d'arrangement en rangs, les espèces étant intimement mêlées;
- les cultures en rangs, dans ce cas, les espèces sont en rangs alternés;
- les cultures en bandes, ou en couloirs, où l'on trouve une succession de bandes constituées de plusieurs rangs d'une même espèce.

Ces dispositions peuvent être encore compliquées par imbrication des différents types d'associations. C'est, par exemple, le cas des systèmes agroforestiers complexes, et des systèmes jardinés, comme le jardin créole, où les espèces très nombreuses (parfois plus de 50, Okigbo et Greenland, 1976) ne sont disposées ni au hasard, ni en rang.

Par ailleurs, les associations regroupent des espèces au développement différent ou non. On peut trouver des associations où les espèces ont un port:

- identique (maïs/sorgho);
- analogue (bananiers/cacaoyer);
- différent (arbuste légumineux/herbe).

Ces éléments nous renseignent sur la grande diversité des combinaisons possibles, et donc sur la spécificité de chaque association, ceci dans un contexte donné. C'est pourquoi l'analyse des "effets", ou des intérêts, d'une association est délicat.

### I.1.2. Intérêts et limites des associations

Les deux paragraphes suivants dressent un rapide inventaire des intérêts, et parfois des inconvénients des cultures associées comparées aux cultures pures. Quelques mécanismes spécifiques, mis en place par les espèces, lorsqu'elles sont associées sont décrit. Nous ne donnerons que des exemples ou des illustrations, qui ne sont pas systématiquement généralisables à tous les types d'associations.

Nous utiliserons la terminologie de Newman (1982) qui réserve le terme d'interférence à "la modification de la croissance, de la reproduction ou de la survie d'une espèce A lorsqu'elle est à proximité de B". Cet auteur précise que l'effet peut être positif ou négatif pour l'espèce A et que l'on ne dit rien de l'action de A sur B. A partir de là, on peut définir la compétition comme une forme d'interférence où les espèces doivent se partager une même ressource limitée (l'eau, l'azote...), ou encore, lorsque le "gisement de ressource" est réduit par la présence de l'autre espèce (lumière). La conséquence de cette interférence est la réduction de la croissance ou de la survie d'une espèce. L'analyse des interférences est la même, que l'on parle d'une ou de plusieurs espèces, mais ce sont les conséquences qui sont différentes. Nous nous limiterons aux interactions entre des espèces différentes.

Nous reprenons l'analyse de Newman (1982), de Thornton et al. (1990) et d'Ong et al. (1991), entre autres, qui proposent de scinder l'étude des associations en distinguant les phénomènes souterrains d'une part, et les phénomènes aériens d'autre part.

### I.1.2.1. Cultures associées et facteurs édaphiques

#### Contrôle de l'érosion

Un des intérêts majeurs des associations, et en particulier des systèmes pérennes de type agroforestier, est de limiter l'érosion des sols, en favorisant:

- d'une part une couverture souvent plus longue et plus stable du sol, évitant ou limitant l'érosion éolienne, le ruissellement, et tamponnant l'intensité des pluies;
- d'autre part, une stabilisation du sol par le réseau de racines.

Young (1989) rapporte qu'à Ibadan au Nigéria, l'implantation de rangs de gliricidia, tous les 2 m, permet de limiter l'érosion de matériaux de 8,75 à seulement 1,50 t.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>.

#### Utilisation des ressources du sol

Les cultures associées sont souvent reconnues pour maintenir, et voire même améliorer, les propriétés biologiques et physico-chimique du sol.

Plusieurs éléments agissent, de façon simultanée ou non (Thornton et al., 1990):

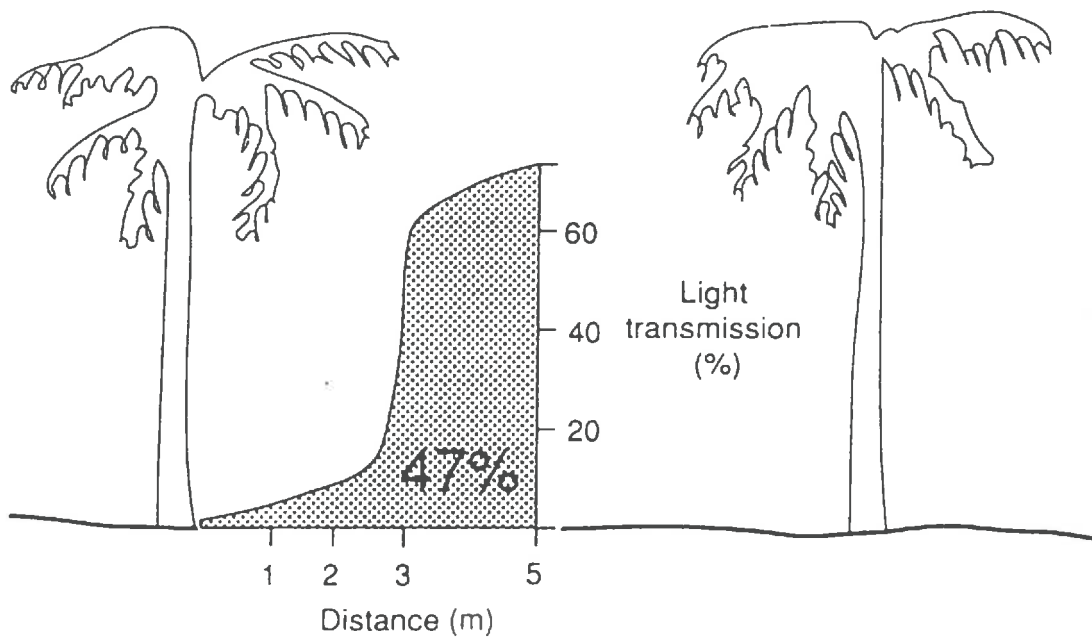
- les périodes critiques, et les besoins maximaux des espèces, vis à vis de l'eau et des minéraux, peuvent être décalés, ce qui permet une meilleure utilisation du milieu;
- les racines peuvent occuper des espaces différents. Ainsi, l'espèce pérenne, par exemple, en exploitant plus profondément le sol, permet l'utilisation de nappes d'eau profondes et la mobilisation des éléments profonds, éléments qui, autrement, n'auraient jamais été sollicités.

Pour la ressource hydrique, les conséquences peuvent être une limitation de l'effet de la saison sèche, mais également un épuisement plus rapide de la ressource. Cavagnaro et Passera (1991) illustrent ce dernier phénomène dans une prairie de la zone phytogéographique de Monte (Argentine, pluviométrie annuelle 344 mm). Dans ce cas là, la suppression d'un arbuste, inutile pour l'alimentation animale, améliore le statut hydrique de la graminée, ainsi que sa croissance, qui augmente de l'ordre de 40 %.

Pour les minéraux, après mobilisation des éléments profonds, restitution dans la litière et minéralisation, ils peuvent à nouveau être disponibles, notamment pour les autres espèces.

Cette hypothèse, d'utilisation différentielle du milieu, c'est à dire où chaque espèce de l'association exploite une zone privilégiée de sol, est cependant mise en défaut par Gillespie (1989). Il indique que la prospection racinaire des pérennes *Casia siamea*, *Eucalyptus camaldulensis*, *E. tereticornis*, *Leucaena leucocephala* et *Prosopis chilensis* n'est pas plus importante que celle du maïs qui leur est souvent associé.

Cette exploitation différentielle est aussi à prendre en compte pour l'eau: le réseau racinaire plus dense, et/ou présent plus longtemps, favorise les mouvements d'eau (infiltration et adsorption), l'absorption de l'eau et des minéraux (Willey, 1990), ainsi que l'aération et le développement de la faune du sol.



**Figure I.1.** Variation spatiale du rayonnement transmis dans une cocoteraie vers douze heures (d'après Chen et Bong, 1983).

Enfin, l'exploitation d'espèces légumineuses permettrait, d'abord, d'éviter la compétition vis-à-vis de l'azote, et ensuite, de contribuer à l'amélioration du stock de cet élément dans le sol.

Il reste également à prendre en compte les effets allélopathiques dus aux sécrétions qui peuvent accentuer ou non les phénomènes de synergies propres à chaque type d'association.

### I.1.2.2. Cultures associées et facteurs aériens

Si l'on s'intéresse aux facteurs climatiques, on constate que, comme les cultures pures, les cultures associées modifient le microclimat (Stigter, 1985), notamment la lumière, le vent et l'humidité. Mais, dans le cas des associations, cette modification est d'autant plus importante qu'elle se répercute au détriment, ou à l'avantage, d'autres espèces. L'association offre ainsi des conditions nouvelles, et souvent variables avec son évolution, principalement, pour l'espèce au développement le plus faible.

#### Rayonnement et cultures associées

La connaissance du microclimat lumineux est importante à plus d'un titre, car l'interception du rayonnement intervient à la fois sur la photosynthèse et la transpiration de l'espèce. C'est selon Caldwell (1987), le facteur qui varie le plus dans une association.

L'effet d'ombrage des espèces, les unes par rapport aux autres, réduit la quantité d'énergie susceptible d'être absorbée par l'espèce dominée, et donc diminue potentiellement sa production. Parallèlement, l'ombrage diminue également la température et la demande climatique, par conséquent l'état hydrique de l'espèce dominée peut être plus favorable. Nous avons donc au moins deux processus antagonistes en interaction.

L'interception du rayonnement utile à la photosynthèse (PAR, de 400 à 700 nm; McCree, 1972), dépend de l'architecture de l'association. Ainsi, en fonction de la disposition particulière des espèces, une hétérogénéité du rayonnement transmis s'instaure comme l'illustre la figure I.1.

D'une façon générale, et quelle que soit la complexité du couvert, l'absorption du rayonnement au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans un couvert homogène suit une loi logarithmique (Caldwell, 1987), ainsi la position des espèces les unes par rapport aux autres joue un rôle prépondérant pour l'équilibre de l'association.

Si l'on s'intéresse à la somme de PAR intercepté par l'association en la comparant à celle interceptée par les espèces constitutives en monocultures, on constate qu'elle est soit:

- du même ordre de grandeur que celle interceptée par l'espèce la plus importante (Sinoquet et al., 1990 pour les espèces trèfle blanc et fétuque);
- intermédiaire entre les deux cultures pures (Sinoquet et Cruz, 1993 pour l'association fourragère tropicale *arachis pintoï* et *digitaria decumbens*);
- supérieure à la somme du PAR intercepté par chacune des espèces seules (Harris, 1990, Willey, 1990).

De plus Willey (1990) rapporte, dans le cas d'une association mil/arachide, que l'efficacité de conversion de l'association est améliorée de 30 % par rapport à celle des espèces cultivées en monoculture. Dans une association arbuste/herbe de *Gliricidia sepium/Dichanthium aristatum* Cruz et al. (1993) trouvent, pour la graminée associée, une efficacité de conversion des parties aériennes, double de celle de la graminée en culture pure.

Enfin, toujours en terme d'interception, la complémentarité spatiale, par une meilleure occupation de l'espace, et temporelle, par décalage des cycles, des espèces permet à l'association d'intercepter plus de rayonnement que les cultures pures, sur l'ensemble du cycle (Willey, 1990).

Outre la quantité de lumière, la qualité de la lumière évolue également lorsque l'on pénètre à l'intérieur d'un couvert à cause des propriétés optiques des feuilles, en particulier leurs absorbance, et réflectance.

Ainsi, les zones à l'ombre reçoivent un rayonnement appauvri dans la gamme 400/700 nm, lié à l'utilisation de cette gamme de rayonnement par les espèces (Varlet-Grancher et Bonhomme, 1971, Varlet-Grancher et al., 1993).

La qualité du spectre est souvent estimée avec le ratio rouge clair/rouge sombre. Ce ratio diminue au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans le couvert, d'une part à cause de la diminution du rayonnement rouge, absorbé par les feuilles et, d'autre part, par l'augmentation du rouge sombre, réfléchi et transmis par les feuilles (Wilson et Ludlow, 1990). Ce ratio est également un bon indice de la compétition entre plantes voisines (Smith, 1982, Varlet-Grancher et al., 1993). Cet enrichissement peut avoir des conséquences d'ordre morphogénétique sur l'espèce dominée (Allen et al., 1976), comme l'allongement des entre-noeuds et la diminution de la ramification.

Le tableau I.1. illustre l'augmentation du rapport proche infra-rouge/rayonnement utile à la photosynthèse (PIR/PAR), surtout dans les taches d'ombre, lorsque l'on pénètre à l'intérieur d'un couvert. Le proche infra rouge n'a pas de conséquence directe pour la photosynthèse, peu de PIR étant absorbé, mais il contribue au bilan d'énergie reçu par la plante.

Tableau I.1. Evolution du rapport PIR / PAR en fonction de l'indice foliaire (IF) cumulé dans les taches de soleil et à l'ombre. (d'après Allen et al., 1976)

	Heure	%PIR/%PAR (soleil)	%PIR/%PAR (ombre)
IF=1,1	0812	1,24	3,28
	1012	1,20	4,13
	1212	1,20	4,12
	1412	1,20	4,15
	1612	1,31	2,28
IF=2,2	0812	1,19	5,12
	1012	1,19	6,99
	1212	1,19	7,06
	1412	1,19	7,02
	1612	1,30	3,93
IF=3,3	0812	1,15	8,39
	1012	1,13	9,75
	1212	1,14	10,0
	1412	1,13	10,0
	1612	1,23	5,99

La compétition pour la lumière peut, par exemple, être modulée en adaptant l'écartement entre les plantes d'une part, et en choisissant, d'autre part, des espèces capables de maintenir une productivité suffisante malgré l'ombrage.

De la même manière on peut également moduler les effets du vent au sein de l'association.

### Le vent

Les cultures associées sont souvent composées d'au moins deux espèces aux ports différents. Le choix de l'espèce au port le plus développé peut avoir comme objectif, entre autres, la protection contre le vent de la composante de développement plus modeste. Cet effet brise-vent est souvent utilisé (Radke et Hagstrom, 1976) et influe sur:

- le vent, bien sûr, en assurant une protection mécanique évitant le bris, ou la verse de l'espèce protégée;
- la température, en diminuant les extrêmes par effet tampon (Ovalle et Avendaño, 1988),
- l'humidité relative, souvent plus forte du fait de la transpiration de l'espèce brise vent, et de la diminution du brassage d'air.

Ces éléments diminuent la demande climatique, mais malgré tout l'état hydrique de l'espèce n'est pas systématiquement amélioré à cause des problèmes de concurrence vis-à-vis de la ressource en eau du sol.

### L'eau

Intéressons nous au système plantes/atmosphère, toujours dans le cas de cultures associées. L'évapotranspiration, réelle ou potentielle (ETR, ETP) des cultures associées est encore assez mal étudiée. De plus cette composante est sous la dépendance d'autres facteurs, en particulier:

- la disponibilité de l'eau du sol;
- la demande climatique.

Cette dernière est systématiquement plus faible à l'intérieur du couvert, à cause de la diminution de la quantité de rayonnement, de la vitesse du vent, et de l'augmentation de l'humidité relative.

Globalement l'évapotranspiration de l'association est souvent plus forte que la somme des ETR des cultures pures (Willey, 1990) du fait d'une meilleure utilisation de l'espace souterrain et d'une meilleure capture de l'énergie. Ce qui est intéressant c'est que la proportion de l'évaporation du sol est souvent réduite, à cause du couvert plus complet de l'association (Willey, 1990). Ceci permet à l'association d'avoir une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau, et également d'accroître l'efficacité de conversion de l'eau des parties récoltées.

Les calculs de densité des espèces les unes par rapport aux autres doivent être adaptés à l'objectif recherché. Eastham et al. (1988) confirment que, dans le cas des systèmes agroforestiers, la diminution de la densité d'arbres diminue l'ETR de l'association, principalement à cause de la transpiration plus forte des arbres, par rapport aux autres espèces du système.

De plus, à cause des phénomènes déjà cités, la présence de condensation est plus durable en matinée pour l'espèce "protégée".

Enfin, l'interception de la pluie par les différentes espèces d'une association peut avoir deux conséquences sur le fonctionnement des plantes:

- modifier l'ETR, en fonction de la quantité d'eau retenue;
- introduire une hétérogénéité spatiale et temporelle de la redistribution de l'eau au sol, qui peut avoir des conséquences importantes pour une espèce (compétition), notamment lorsque la contribution de l'écoulement le long des troncs, ou des tiges est importante.

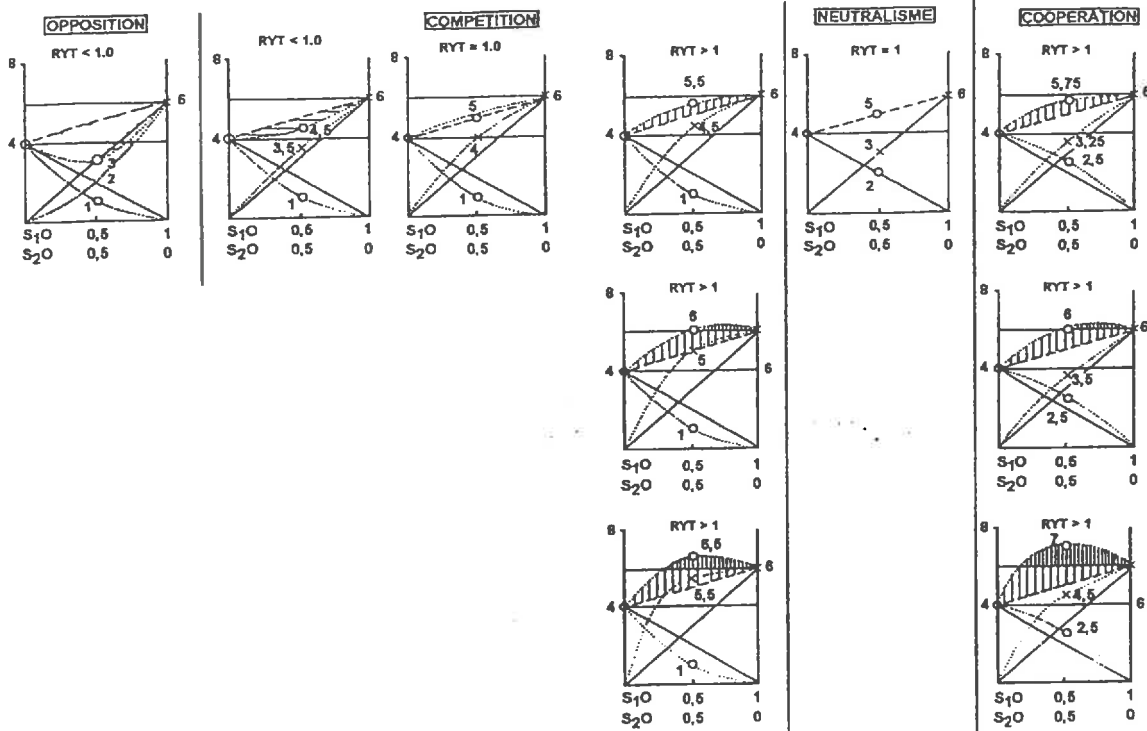
Ainsi l'état hydrique des premiers centimètres de sol peut être plus favorable dans une association arbre/herbe que dans la culture pure de la graminée (Ovalle et Avendaño, 1988).

La gestion de la ressource en eau par les cultures associées pose encore beaucoup de questions relatives:

- à la connaissance des doses optimales pour chaque espèce;
- aux modalités d'apports supplémentaires, pour éviter les gaspillages, et parvenir à fournir à chaque espèce ce dont elle a besoin.

D'un point de vue plus général enfin, les cultures associées sont intéressantes car elles ne connaissent pas de grandes infestations parasitaires, parce qu'elles offrent :

- un milieu diversifié, où la ressource alimentaire des ravageurs spécifiques est plus dispersée, et donc moins favorable aux grandes infestations, et à leur dissémination:



**Figure I.2.** Présentation de différentes situations induites par les effets de l'association, et leurs résultats sur le rendement relatif total.  
 Cas de deux espèces  $S_1$  et  $S_2$  de performances 6 et 4 en cultures pures, ou en mélange 50 / 50, avec  $x = S_1$  et  $0 = S_2$ . Les hachures horizontales illustrent un désavantage par rapport au rendement relatif moyen, celles verticales, représentent un avantage par rapport à  $x$ , et celles verticales serrées, un avantage par rapport au meilleur constituant (d'après Jacquard, 1977).

– un milieu diversifié, propice à la fois au ravageur, et à ses prédateurs potentiels.

### I.1.3. Caractérisation de l'efficacité des cultures associées

De Wit (1960) a proposé une méthode permettant l'analyse quantitative des interactions entre deux espèces associées. Elle est basée sur le "rendement relatif" (RY = Relative Yield) des espèces qui se calcule de la façon suivante (Jacquard, 1977; Newman, 1982):

$$RY = Oa / Ma \quad (I.1)$$

où Oa représente la production de l'espèce A dans l'association et Ma la production de la monoculture de A.

$$RYT = Oa / Ma + Ob / Mb \quad (I.2.)$$

où RYT est le rendement relatif total (Relative Yield Total). Jacquard (1977) a illustré les différentes situations entraînées par les effets possibles de l'association et leurs conséquences sur le rendement de l'association (figure I.2.).

Si le RYT est supérieur à 1, cela peut indiquer, une coopération, mais également un phénomène de compétition pour une des espèces. Au contraire, s'il est inférieur à 1, il y a interférence, et elle peut prendre deux formes. Si elle touche les deux espèces il y a un phénomène d'opposition, et si elle touche une seule espèce, il y a, encore, un phénomène de compétition.

Willey (1979 a et b) propose une analyse similaires des rendements de cultures associées mais en terme de surface relative équivalente (LER = Land Equivalent Ratio).

$$LER = SP(x) / SA(x) \quad (I.3)$$

où, LER représente la fraction de surface de sol occupée par la culture pure équivalente (SP), rapportée à la surface de l'association (SA) donnant la même production (x).

Ces notions permettent de caractériser les phénomènes, mais elle présentent certaines insuffisances. D'une part, bien que ces analyses illustrent certains comportements, elles ne fournissent pas d'éléments concernant les mécanismes mis en jeu, et nécessitent systématiquement une expérimentation. D'autre part, elles supposent que les mécanismes d'interaction sont linéaires, ce qui n'est pas toujours le cas, par exemple pour la croissance et la lumière.

Ainsi comparer la production d'un haricot pur et celle d'un haricot associé n'ayant reçu, par exemple, que 50 % du rayonnement utile à la photosynthèse ne peut être utile que parce que l'on connaît ce renseignement sur la quantité de rayonnement intercepté.

L'étude au champ des processus d'interaction entre espèces est très difficile, et elle se solde souvent par une analyse des résultats de la compétition plus que par une étude des mécanismes ou des processus (Caldwell, 1987).

Pour essayer de mieux cerner l'origine des mécanismes liés à l'association, Marshall et Willey, (1983), décomposent le LER en deux termes:

- l'un relatif à la capture des ressources, le RCR (Resource Capture Ratio);
- l'autre relatif à l'efficacité de conversion, le CER (Conversion Efficiency Ratio).

Ainsi ces deux termes permettent de mieux déterminer, pour les ressources lumineuse, hydrique et minérale, l'influence de l'association, sur les quantités captées et/ou, sur l'efficacité de conversion de ces éléments.

Il convient donc, lors de l'analyse des cultures associées, de rechercher l'origine des mécanismes susceptibles de provoquer tel ou tel comportement, et de quantifier son importance pour le type d'association étudié.



Cette recherche, en fonction des différentes modalités d'association (proportion des espèces les unes par rapport aux autres, densité de l'arbre dans les systèmes agroforestiers, nécessitent toujours des expérimentations, souvent sur de grandes parcelles, et à l'aide de dispositifs adéquats.

Deux dispositifs sont assez souvent utilisés, il s'agit des dispositifs Huxley (Huxley, 1983, Getahun et Jama, 1984) et Nelder (Nelder, 1962, Eastham et al., 1988). Le premier dispositif à la forme d'un parallépipède dans lequel on fait varier l'écartement entre les lignes dans le sens de la largeur, par exemple, et la densité sur la ligne dans l'autre sens. Le second, surtout utilisé dans les systèmes incluant des ligneux, est constitué par un réseau de cercles concentriques de plus en plus éloignés lorsque que l'on s'écarte du centre, et sur lesquels on implante le même nombre d'arbres. Bien sûr avec de tels dispositifs, il est difficile de couvrir la multiplicité des modalités envisageables; par contre on peut étudier les plus contrastés, et d'autres outils peuvent alors prendre le relais.

La modélisation offre cette possibilité. En effet, à partir de l'étude de quelques cas et celle des mécanismes en jeu, la modélisation permet d'évaluer l'influence de ces différents processus dans une gamme plus large de situations.

#### I.1.4. Conclusion

La diversité des associations rend les comparaisons de rendements entre cultures pures et cultures associées trop hypothétiques, et ce d'autant plus que l'on ne s'intéresse, dans la plupart des situations, qu'à la biomasse récoltable et non à l'ensemble de la phytomasse produite, souvent plus stable, entre les variétés, et les espèces notamment. Aussi les travaux comme ceux de Trenbath (1974) présentant les productions comparées de plus de cent espèces pures ou associées, n'apportent pas toujours d'informations utilisables pour la connaissances des mécanismes de partage des ressources, dans la mesure où:

- il est souvent difficile de recréer les mêmes conditions (sauf dans le cadre de conditions non limitantes), pour pérenniser ce type de comparaison;
- on ne sait souvent rien des conditions microclimatiques propres au type d'association (rayonnement intercepté, problèmes de concurrence minérale et hydrique...);
- on ne sait pas quels types d'interactions ont été mis en jeu, et dans quelles proportions.

Il faut également admettre que la mise en place des cultures associées est rarement une fin en soit, mais plutôt un moyen permettant de répondre, simultanément ou non, à plusieurs objectifs:

- un objectif social, d'utilité publique comme la conservation des sols;
- un objectif de sécurité alimentaire (diminution des risques) puisque les associations ont un rendement plus stable que les monocultures (Trenbath, 1974);
- un objectif de manipulation du microclimat permettant de limiter les contraintes climatiques majeures, ou de créer un milieu plus approprié à certaines espèces (tuteurs naturels, ombrage, brise vent...).

Les cultures associées peuvent donc remplir de nombreuses fonctions. L'analyse des mécanismes mis en place ou imposés aux plantes, est, dans ces milieux hétérogènes, encore mal connu, et tout particulièrement les mécanismes relatifs au partage de la ressource hydrique. Aussi, l'objectif de notre travail est d'élaborer un outil permettant de mieux connaître le partage de la ressource en eau au sein d'une association en se limitant toutefois à l'analyse du partage de la demande climatique.

## I.2. Problématique

La notion de cultures associées recouvre une large gamme de réalités biologiques. Quelles que soient les motivations (diminuer les intrants, sédentariser l'agriculture, par exemple)

permettant la mise en place ou le développement des associations, la connaissance des mécanismes régissant le partage des ressources est nécessaire.

Appréhender l'alimentation en eau d'espèces en association suppose une maîtrise des flux le long du continuum sol-plantes-atmosphère et passe par la connaissance;

- de facteurs relatifs au sol, conductivité hydraulique, courbe de rétention,...
- de facteurs relatifs à la plante, capacité d'absorption des racines, densité et répartitions des racines, développement aérien,...
- de facteurs relatifs au partage de la demande climatique entre les espèces, fonction des conditions climatiques bien sûr, mais aussi du développement des plantes et du type d'association.

### Position du problème

La maîtrise des besoins en eau passe par la connaissance des processus physique de transfert entre le sol et la plante. Ces processus sont encore complexifiés dans les vertisols de Guadeloupe.

De plus l'étude du développement racinaire des espèces est encore assez peu connu, et l'analyse dans le cadre de cultures associées n'est pas encore abordé.

Ainsi l'axe de recherche privilégiant l'étude du partage de la demande climatique semble le plus accessible pour parvenir à l'analyse de la consommation en eau spécifique d'une association.

En effet des outils d'analyse du partage du rayonnement absorbé par les espèces existent déjà (Sinoquet et Bonhomme, 1992, par exemple) et permettront avec les mêmes formalismes d'établir un bilan d'énergie de chaque espèce. Ainsi avec ce bilan d'énergie, la connaissance des différentes conditions microclimatiques, et celle des processus physiologiques de régulation il paraît envisageable d'estimer une transpiration spécifique.

Il va de soit que le nombre de conditions microclimatiques dans un couvert est très important, par souci de simplification il sera nécessaire d'établir les bilans d'énergie soit pour une condition moyenne, représentative, soit pour des gammes de situations microclimatiques.

La mise en place d'une telle étude repose sur le choix adéquat du dispositif, susceptible d'accueillir un appareillage important.

### Mise en place d'un dispositif expérimental

Lors de la mise en place du dispositif, en juillet 1989, plusieurs aspects ont été pris en considération:

- d'un point de vue pratique, d'une part:

\* choisir des espèces connues et un type d'association existant déjà dans la zone

Caraïbe.

- d'un point de vue agronomique, ensuite:

\* assurer une production maximum, régulière, et ne compromettant pas la fertilité du sol.

\* promouvoir l'introduction de légumineuses, facteur d'enrichissement des savanes.

- d'un point de vue méthodologique, d'autre part:

\* la nécessité d'avoir un couvert bistratifié pour mesurer de façon indépendante la transpiration de chaque composante, ainsi que le partage du PAR incident;

\* le choix d'espèces présentant des types d'organes compatibles avec nos appareils de mesures (flux de sève et porométrie);

\* la nécessité d'un couvert pérenne facilitant ainsi le choix de la période de mesure;

Pour mettre en oeuvre cette étude, différents outils vont être utilisés, adaptés, et mis au point.

- Concernant le partage du rayonnement entre espèces:

Le modèle d'interception du PAR de Sinoquet et Bonhomme (1992), sera testé pour ce type de couvert. On lui ajoutera un module permettant également l'étude du partage du rayonnement proche infra-rouge et de grande longueur d'onde.

– Concernant la régulation stomatique:

Nous utiliserons un modèle empirique (Jarvis, 1976). La régulation stomatique sera notre seul moyen de contrôle de la qualité des relations sol/plante.

– Concernant le modèle de transpiration à proprement parlé:

Il consistera à résoudre le bilan d'énergie des différentes composantes de l'association.

Ainsi le travail ne sera possible que grâce à la conjonction des étapes suivantes:

- l'existence d'un couvert associé permettant la réalisation des mesures,
- la validation du modèle d'interception du PAR dans ce type de couvert,
- l'étude et la prise en compte de la régulation stomatique des espèces,
- la modélisation de la transpiration du couvert, et sa validation par des séries de mesures.

Ces différentes étapes constituent de fait l'ossature de ce document, et aboutissent à une analyse de sensibilité du modèle, et à des exemples d'applications.

### I.3. L'association *gliricidia*/petit foin

Cette troisième partie décrit brièvement les espèces qui composent notre association, le contexte pédoclimatique dans lequel elle se trouve, ainsi que les modalités de son entretien, et le calendrier des mesures.

#### I.3.1. Introduction

Nous avons retenu une association arbuste/herbe, composée respectivement de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. et de *Dichanthium aristatum* (Poir.).

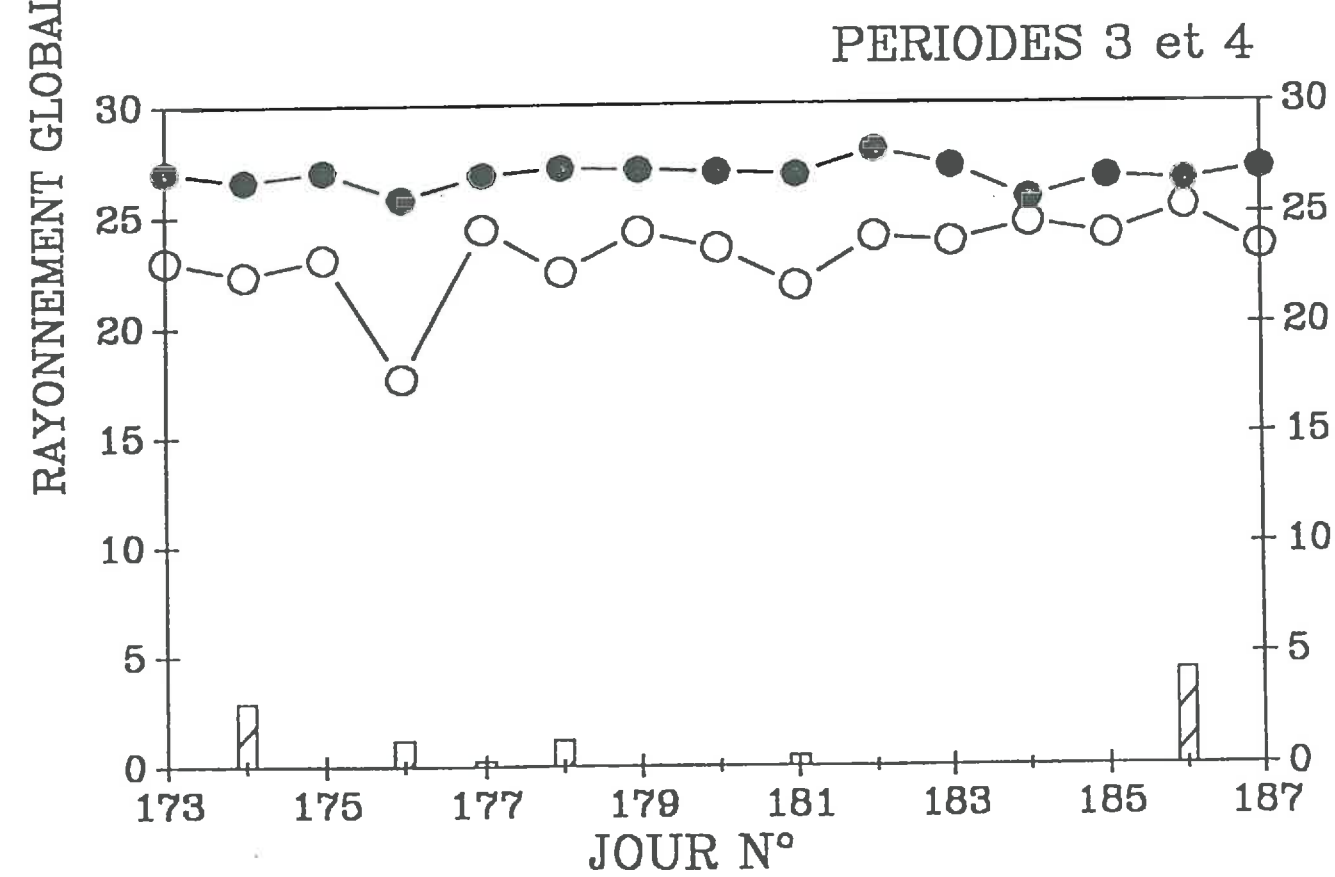
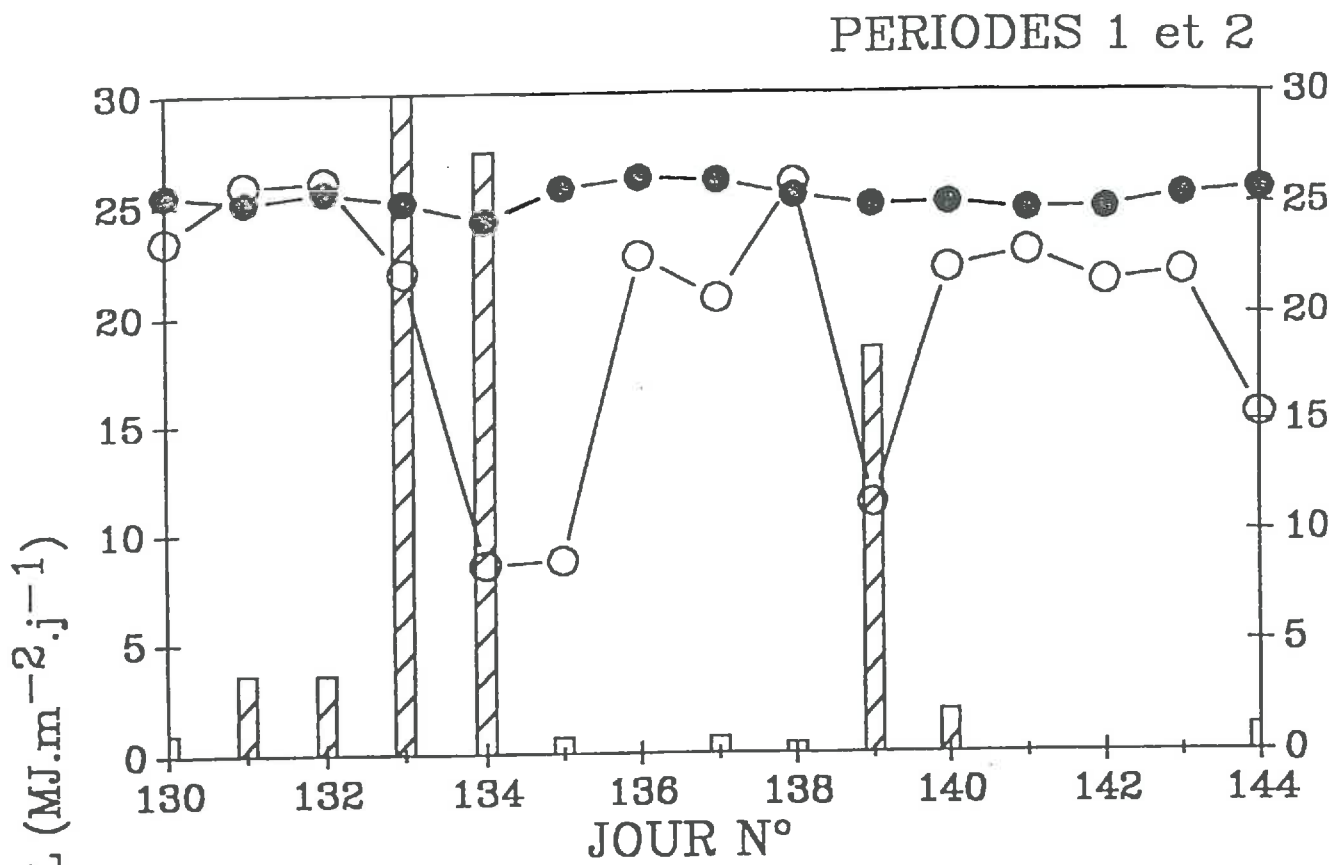
Ce type d'association se rencontre peu en Guadeloupe. Ici, le *gliricidia* est principalement utilisé en haies, pour les clôtures. Cependant on retrouve cette forme d'association dans toute la Caraïbe (Ford, 1987), et au Costa Rica (Sanchez et Payne, 1987). Usuellement les arbustes offrent l'ombrage au bétail, et ils sont coupés et donnés comme complément protéique aux animaux, caprins principalement, surtout lors des périodes de sécheresse. Ce complément revêt une grande importance dans l'équilibre de la ration alimentaire des animaux sous les tropiques. Il fournit un complément judicieux à la ration de base de l'animal, composée de matériaux celluloseux à faible teneur en azote, dû au type C4 des graminées qui la compose.

#### I.3.2. Description des espèces

##### I.3.2.1. Le *Dichanthium aristatum*

Originnaire de l'Inde tropicale, on retrouve des écotypes de cette espèce en Australie, en Afrique, en Amérique, et bien sûr aux Antilles. A la Guadeloupe le *Dichanthium aristatum*, ou petit foin, est une graminée pérenne à touffes, comportant des talles, ou pseudo-stolons, pouvant atteindre plusieurs mètres de longueur. Les limbes d'environ 50 à 70 mm de longueur et de 5 mm de largeur sont pourvus à leur base d'une ligule enveloppante et de quelques poils.

A la Guadeloupe, il colonise les paysages quel que soit le type de sol et la pluviométrie annuelle (Fournet et Monestiez, 1987). On le confond avec *D. annulatum*, l'autre espèce présente sur l'archipel, qui exige une pluviométrie plus forte (supérieure à 1300 mm) et qui ne comporte pas la forte pubescence présente sous les épis de *D. aristatum*. Ici, la production des deux espèces est d'ailleurs très voisine (Schemoul, 1988). Elle peut atteindre sur les 30 premiers jours d'une repousse, avec une alimentation non limitante en



○—○ Rayonnement global    ●—● Temperature  
 ▨ Pluviométrie

Figure I.3. Principales caractéristiques météorologiques enregistrées durant les quatre périodes d'étude.  
 Il est tombé 140 mm le jour N° 133.

eau et en azote, 200 kg de matière sèche par hectare et par jour (MS.ha<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>) (Gaudichau, 1992). Avec une efficacité de conversion du PAR absorbé en matière sèche pouvant atteindre 2,3 g MS MJ<sup>-1</sup>, le petit foin a une productivité tout à fait comparable à celles d'autres graminées tropicales réputées pour leur bonne productivité comme le pangola (*Digitaria decumbens*) (Schemoul, 1988, Gaudichau, 1992).

### I.3.2.2. Le *Gliricidia sepium*

Le *Gliricidia sepium* ou gliricidia est une légumineuse (Fabacées) originaire d'Amérique tropicale. Introduit comme arbre de lisière, d'ombrage ou comme fourrage on le trouve sur les 5 continents. Il peut atteindre 7 mètres, ses feuilles composées de 9 à 15 folioles de 40 à 70 mm de longueur et de 15 à 30 mm de largeur ont la propriété de se refermer dans leur plus grande longueur en cas de stress hydrique important, mais également la nuit. Il existe de nombreux cultivars, mais nous n'avons pas de renseignements à propos de l'origine du *G. sepium* de Guadeloupe.

La production pour une plantation de 40 000 pieds par hectare, régulièrement taillé à 1,5 m de hauteur, atteint 75 kg de MS.ha<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup> (Catchpoole et Blair, 1990a). La production de feuilles représente entre 54 et 66 % de cette production (Catchpoole et Blair, 1990a, Nurjaya et al., 1990, Kaligis et al. 1990). Enfin, le gliricidia semble une espèce très tolérante à l'ombrage, puisque même sous un ombrage ne transmettant que 20 % du PAR incident, la biomasse totale représente 92 % de celle produite en condition d'éclairage normal (Benjamin et al., 1990). En association, le gliricidia peut ainsi être employé aussi bien en espèce "protégée", c'est à dire à l'ombre, qu'en espèce "protectrice".

*G. sepium* étant une légumineuse, son rôle quant à l'apport d'éléments azotés est souvent mis en avant pour justifier l'utilisation de cette espèce. Des marquages à l'<sup>15</sup>N montrent, sur une période de 3 mois, qu'une faible proportion de l'azote marqué, moins de 7 %, est transférée au profit de la graminée (Catchpoole et Blair, 1990b). Il faut toutefois souligner que dans cette étude la litière morte des feuilles était exportée. Les auteurs ne tiennent donc pas compte des éléments susceptibles d'être libérés lors de la décomposition de la litière. Elle apporterait, lorsque les arbres sont taillés à 1,50 m deux fois dans l'année près de 5,8 t de matière sèche, soit 180 kg d'azote (Reynolds et Atta-Krah, 1990), mais également d'autres éléments, notamment 15 kg de potassium par mois pour une plantation de 10 000 arbres à l'hectare (Budelman, 1988).

Enfin c'est une espèce dotée d'un très bon potentiel de plante fourragère (Brewbaker, 1990), avec une digestibilité variant suivant la nature du régime alimentaire de 46 à 68 % de la matière sèche.

### I.3.3. Contexte pédoclimatique

L'association a été installée, à la Guadeloupe, sur une parcelle de savane à petit foin du Domaine Godet (Petit Canal, 61°30' de longitude ouest, 16°25' de latitude nord).

Le sol est un vertisol caillouteux. Il s'agit d'un sol peu profond, dit "court", dont l'épaisseur varie de 0,20 à 0,60 m de l'est à l'ouest de la parcelle (figure I.4.). Il contient plus de 80 % d'argile et est développé sur tufs volcaniques. En période sèche il se contracte laissant apparaître de grandes fentes de retrait. Son pH varie entre 6,5 et 7,5. Il ne présente pas de contrainte chimique majeure, et sa réserve utile semble moyenne (de l'ordre de 150 mm sur un mètre, Cabidoche, communication personnelle) pour les espèces capables de pénétrer les interstices calcaires (petit foin, canne à sucre par exemple).

Climatiquement, Petit Canal a une pluviométrie moyenne de 1450 mm, une température moyenne de 25,8 °C, et un vent dominant d'est (l'alizé). L'année de mesure, 1992, a été une année "normale". Nous présentons figure I.3., le relevé météorologique, détaillant pour les quatre périodes d'étude, la pluviométrie, le rayonnement global, ainsi que la température moyenne.

La série 1 avec une température moyenne de 25,1 °C à surtout été marquée:  
 – par un violent orage entre 4 h et 7 h du matin le jour N° 133 (12 mai 92), avec 130 mm d'eau, et une grosse averse (10 mm) vers 12 h. Ces deux événements ont beaucoup augmenté l'humidité relative de l'air (89 % en moyenne contre 75 habituellement);

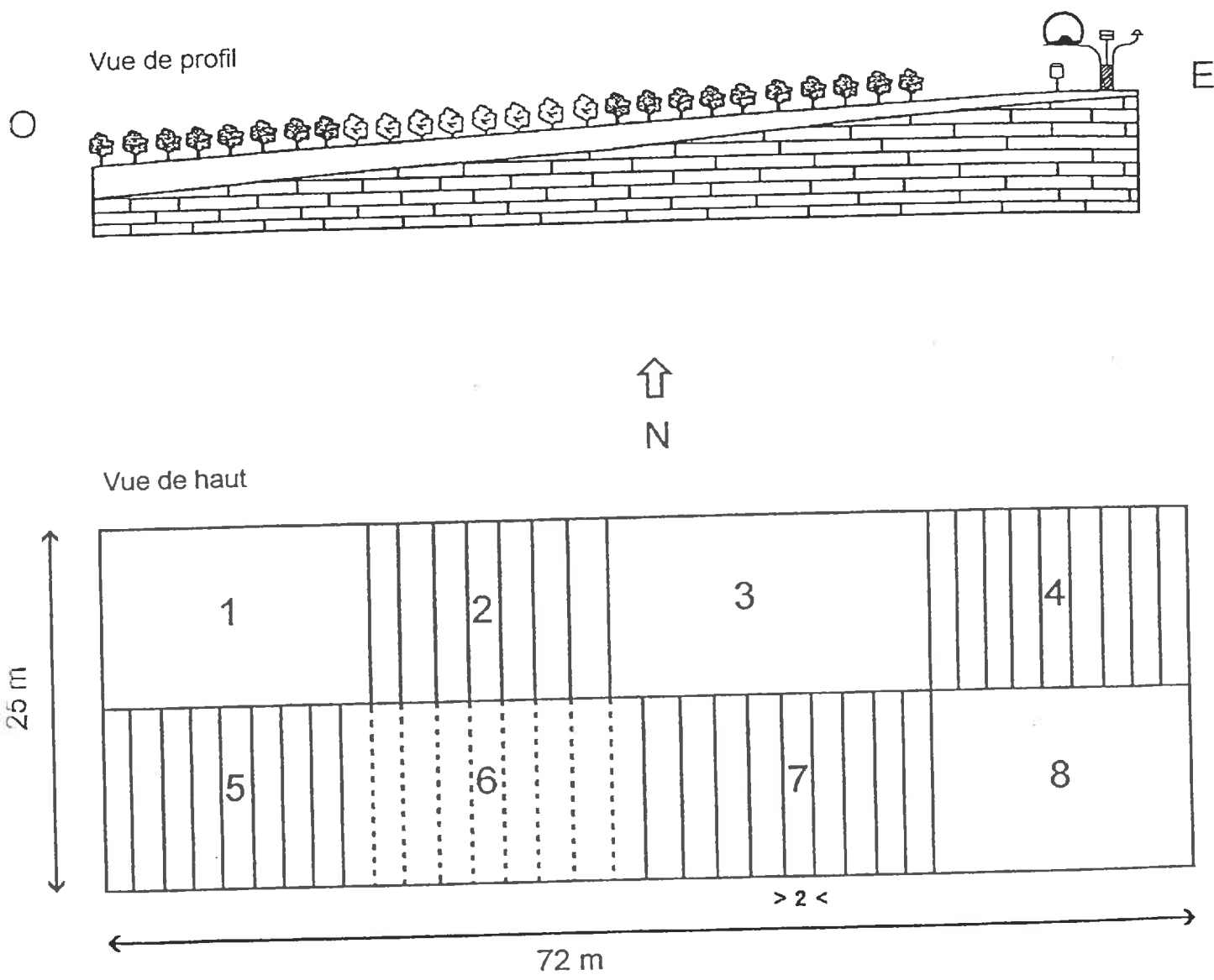


Figure I.4. Présentation générale du dispositif expérimental. (a) Vue de profil et (b) vue de haut. Les blocs 1, 3, et 8 sont constitués de petit foin pur, les autres sont associés avec du gliricidia implanté en 1989 sauf pour le bloc 6 où les boutures ont été mises en place en 1992.

- par de nombreux passages nuageux, avec quelques averses le jour N°134, ce qui a diminué le rayonnement incident de l'ordre de 2/3.

La série 2, moins arrosée, a simplement connu des passages nuageux nombreux le jour N° 144 (23 mai 92), et une humidité relative importante de l'ordre de 83 %. Sa température moyenne était également de 25,1 °C.

Pour ces deux séries la teneur moyenne en eau du sol, au milieu du bloc 5, déterminée par gravimétrie sur six profils de 0 à 0,6 m de profondeur, était de 45 % et 43 % respectivement.

Pour les séries 3 et 4 la teneur en eau du sol était plus réduite, 38 % et 35 % respectivement. L'horizon de surface, 0-0,1 m avec des teneurs voisine de 30 % atteignait le point de flétrissement pour ce type de sol. Nous avons donc d'un point de vue teneur en eau du sol, sur 0,6 m des conditions très contrastées d'alimentation. La température moyenne pour la série 3 était de 26,6 °C, et la journée N° 176 a été la plus nuageuse. La série 4 a été la plus chaude, avec une température moyenne de 26,8 °C.

### I.3.4. Mise en place de l'association et entretien

En Juillet 1989, des boutures de gliricidia ont été plantées sur 4 blocs d'une savane naturelle de petit foin. Les arbustes sont plantés tous les 0,3 m et les rangs, perpendiculaires au sens du vent moyen, c'est à dire Nord-Sud, sont espacés de 2 m. Nous avons ainsi constitué (voir figure I.4.) 4 blocs associés de 200 m<sup>2</sup> environ ou la densité de l'arbuste atteint 16600 pieds à l'hectare. Par la suite, en janvier 92, nous avons replanté dans la partie Sud-Est de la parcelle, bloc N° 6 sur la figure I.4. , des *G. sepium*, afin de constituer une bande plus longue, facilitant la prise des données micrométéorologiques dans des conditions plus homogènes.

Le choix de l'écartement des rangs tenait compte de la mécanisation envisagée pour l'entretien de la graminée. Il est cependant faible pour pouvoir bénéficier rapidement d'un ombrage important.

Concernant notre association, les modalités d'entretien sont les suivantes.

La graminée est coupée régulièrement, environ toutes les cinq semaines, et le gliricidia est taillé tous les deux mois. Il est important de souligner que l'ensemble de la biomasse prélevée lors des tailles de l'arbuste est exportée hors de la parcelle.

### I.3.5. Calendrier des mesures

Nos investigations sur le microclimat et la transpiration de l'association ont reposé sur quatre campagnes de mesures (2 fois 2 semaines consécutives). L'enregistrement des données météorologiques était effectué sur le bloc 8 (voir figure I.4.), tandis que l'acquisition des données biologiques et micrométéorologiques, ainsi que des données relatives à l'état hydrique (potentiel foliaire et conductance stomatique) était réalisée sur les blocs 5 et le 1 respectivement pour l'association et le petit foin pur. L'ensemble des jours où les données sont utilisables est présenté sur le tableau I.2.

Tableau I.2. Tableau récapitulatif des données utilisables, par série et par jour.

	Série N°1					Série N°2					Série N°3					Série N°4					
Jour N°	130	131	132	133	134	140	141	142	143	144	174	175	176	177	178	182	183	184	185	186	
Biométrie				■						■					■					■	
Météorologie	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Micrométéorologie	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Potentiel foliaire	■	■				■	■	■	■		■	■				■	■	■			
Poromètre		■	■			■	■	■				■	■			■	■	■			
Flux de séve	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Chambre transpiration	■	■				■	■				■	■				■	■				

Les méthodes d'acquisition ainsi que les matériels relatifs aux mesures de rayonnement, de conductance stomatique, et de transpiration seront respectivement présentés dans les chapitres II., III., et IV.

#### I.4. Conclusion

Les associations recouvrent sur les cinq continents des surfaces importantes (Papendick et al., 1976) et le développement d'outils d'analyse spécifiques, ou adaptés laissent envisager une meilleure utilisation et un développement de ce type de cultures.

L'étude de la consommation d'eau de ces systèmes, n'est encore qu'à ses débuts, la plus grande difficulté étant de raisonner à l'échelle de chaque espèce, si l'on souhaite que l'information soit pertinente.

Pour mettre au point un modèle spécifique d'estimation de la transpiration nous nous intéressons d'abord à l'étude du partage de la demande climatique (relation plante/atmosphère). Cette étude utilise comme base un modèle d'interception du rayonnement utile à la photosynthèse spécifique aux cultures associées, que nous avons adapté pour obtenir le partage d'énergie entre chaque composante, ainsi qu'un modèle empirique de régulation stomatique. Cette modélisation ne trouve son intérêt que par sa validation rendue possible grâce à l'utilisation d'un couvert bispécifique et bistratifié. Le *Gliricidia sepium*, arbuste légumineux, ainsi que le *Dichanthium aristatum*, graminée C4, ont été choisis à cause de la relative importance de ces deux espèces dans la Caraïbe, mais aussi à cause de la simplicité de mise en place, et surtout vu l'intérêt que représente une telle association notamment sous les tropiques pour la qualité des rations alimentaires des animaux qu'elle procure.

Pour étudier la transpiration nous aborderons d'abord deux éléments, le partage du rayonnement, et les possibilités de régulation stomatique des espèces.



## II. INTERCEPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE AU SEIN DE L'ASSOCIATION

Qu'il s'agisse d'étudier, la photosynthèse, la conductance stomatique, la transpiration, ou la production de matière sèche, la connaissance du rayonnement, net ou utile à la photosynthèse, absorbé par chaque espèce est indispensable. Après avoir présenté, dans une première partie, les éléments bibliographiques indispensables, nous décrirons le modèle de rayonnement que nous avons retenu. Une troisième partie permettra de faire le point sur les méthodes utilisées pour acquérir les paramètres d'entrées du modèle de rayonnement. La quatrième et dernière partie présentera les résultats en traitant d'abord des paramètres d'entrée du modèle, puis de la variabilité du PAR et enfin de la validation du modèle.

### II.1. Introduction, rappels bibliographiques

Dans l'environnement naturel, la plante utilise le rayonnement naturel de trois façons principales:

- effet thermique: le rayonnement est la principale source d'échange entre la plante et l'atmosphère, c'est également la première source d'énergie.
- photosynthèse: une partie du rayonnement solaire, le PAR, est utilisée pour la réduction de produits carbonés et la synthèse de produits riches en énergie.
- photomorphogénèse: la quantité, et la qualité de certaines ondes courtes jouent un rôle important dans la régulation de la croissance et du développement.

L'influence de la qualité de la lumière ne sera pas évoquée dans la suite de ce travail. Nous étudierons le rayonnement uniquement sous ses aspects relatifs à la quantité d'énergie, et au PAR.

Dans ce cadre, l'analyse et la modélisation du rayonnement nécessitent des connaissances générales et d'autres plus spécifiques relatives à la nature hétérogène de l'association.

#### II.1.1. Interception du rayonnement: concepts de base

La modélisation du rayonnement dans une culture, quelle que soit sa nature, nécessite au moins deux étapes relatives à:

- la description de la structure du couvert
- la nature des lois et des propriétés utilisées pour caractériser le cheminement des rayons lumineux dans la culture.

Les modèles de pénétration de la lumière se sont développés depuis les travaux de Monsi et Saeki (1953). L'analyse de l'interception du rayonnement par les plantes se raisonne plutôt par son contraire, et on analyse en fait la probabilité de non interception du rayonnement par le feuillage, ou la fréquence de trous (Warren Wilson, 1960). Intuitivement, on imagine bien que la proportion de rayonnement atteignant le sol est fonction de l'angle d'incidence du rayonnement et de la distribution du feuillage.

Il existe deux types d'approches permettant la prise en compte des rayonnements rediffusés. Une approche utilisant les transferts radiatifs en milieu diffusant (Kubelka et Munk, 1931), et une seconde basée sur des calculs de probabilités. Dans ce dernier cas, on calcule à partir du rayonnement rediffusé dans toutes les directions, la part de rayonnement à nouveau captée par les feuilles, puis celle qui est de nouveau réfléchi puis transmise, et

ainsi de suite jusqu'à ce que l'ensemble du rayonnement soit entièrement réfléchi, et/ou capté.

### Eléments permettant l'analyse de la structure du couvert

Les paramètres qui ont une influence sur la capture du rayonnement (taille, forme, orientation, distribution spatiale) définissent l'architecture du couvert (Ross, 1981) et doivent être pris en compte.

L'indice foliaire (IF), qui représente la surface des feuilles, comptée sur une seule face, et ramené à la surface du sol dont elle est issue, est un premier élément permettant de caractériser l'efficacité d'interception d'une espèce (Varlet-Grancher et al., 1982).

$$\epsilon_i = \epsilon_{\max} \cdot (1 - e^{-kIF}) \quad (\text{II.1.})$$

où  $\epsilon_{\max}$  est l'efficacité d'interception maximale, et  $k$  un coefficient d'extinction, fonction de l'inclinaison et des propriétés optiques des feuilles.

A partir d'un IF de 3 on considère que l'essentiel du rayonnement est intercepté ( $\epsilon_i > 0,9$ ), pour la plupart des espèces (Varlet-Grancher et al., 1982).

Cette notion n'est pas suffisamment précise pour décrire fidèlement l'interception du rayonnement d'une culture, notamment lorsque celle-ci est composée de plusieurs espèces, et de plusieurs strates. On préférera utiliser la notion de distribution de densité de surface foliaire (LAD, Leaf Area Density) qui représente la surface foliaire (toujours comptée sur une seule face) ramenée au volume qu'elle occupe ( $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-3}$ ).

La LAD permet une caractérisation dans les trois dimensions du développement et de l'agencement des espèces entre elles.

Pour calculer le rayonnement intercepté, outre la surface il faut également connaître l'orientation des organes qui interceptent. On distingue deux grandeurs:

- l'inclinaison ( $\alpha$ ), qui est l'angle entre la normale de la feuille et la verticale;
- l'azimut ( $\theta$ ), qui est l'angle entre la projection au sol de la normale et le Sud.

Ces deux notions sont très importantes puisqu'elles permettent de décrire, en fonction de la hauteur du soleil, la quantité d'énergie interceptée, et l'ombre portée de la feuille.

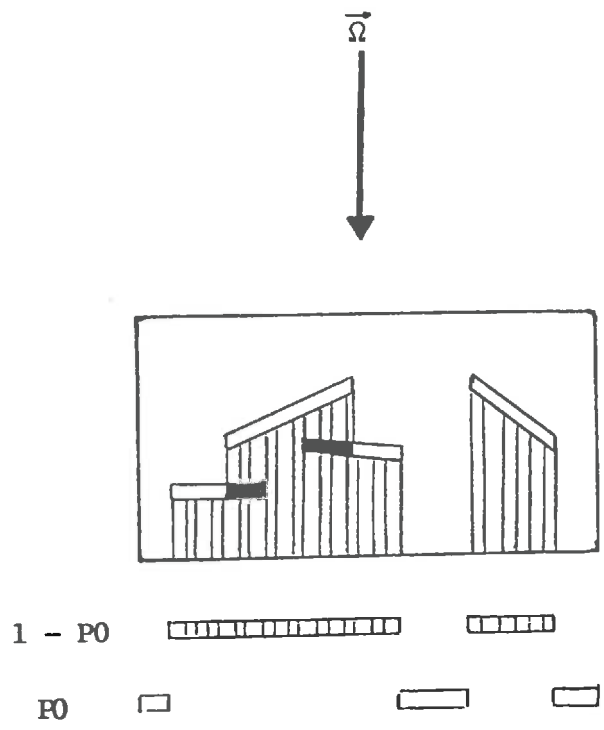
Cependant, elles sont difficiles à mesurer au champ. De Wit (1965) a proposé une classification des distributions d'inclinaison que nous reprenons tableau II.1.

Tableau II.1. Classification des distributions d'inclinaisons (d'après de Wit, 1965)

Distribution	Position des feuilles, plutôt:	Inclinaison moyenne
Planophile	Horizontale	27°
Erectophile	Verticale	63°
Plagiophile	Inclinée à 45°	45°
Extrémophile	Horizontale et verticale	45°

On utilise également la distribution sphérique où la surface des feuilles et leur inclinaison sont assimilées à celles d'une sphère. Cette distribution est intéressante parce que l'ombre projetée d'une sphère est toujours égale à sa demi surface, quelle que soit la direction du rayon. Avec cette disposition, l'inclinaison moyenne des feuilles est de 57°.

La mesure de l'inclinaison des feuilles est fastidieuse et le choix d'une distribution n'est pas facile, mais cependant, pour un couvert développé, les conséquences sont réduites. Globalement, Caldwell et al. (1986) trouvent, par exemple, seulement 3 % de différence d'interception de rayonnement selon qu'ils utilisent une distribution aléatoire des feuilles dans toutes les couches de leur modèle, ou selon qu'ils considèrent pour chaque couche, l'inclinaison moyenne mesurée. Ils ne disent rien concernant les erreurs par couche.



**Figure II.1.** Représentation schématique de la relation entre surface foliaire ensoleillé (IFe) et probabilité d'interception ( $1 - P_0$ );  

$$IFe = (1 - P_0) / K.$$

La dispersion des feuilles ou agencement, c'est à dire la façon dont elles occupent l'espace, joue également un rôle important, ce n'est pas, là encore, un paramètre facile à mesurer. L'agencement aléatoire correspond au cas où les positions des feuilles sont indépendantes les unes des autres. L'agencement régulier correspond au cas où les feuilles occupent au mieux l'espace afin d'éviter les effets d'ombrage. L'agencement agrégatif, au contraire, correspond aux espèces, à phyllotaxie simple, qui ont tendance à superposer leurs feuilles dans le même axe.

La fréquence de trous ( $P_0$ ) estime la quantité de rayonnement non intercepté par le couvert. C'est une notion indispensable pour le calcul du rayonnement incident au niveau de chaque strate, pour les modèles à plusieurs strates, et pour le calcul du rayonnement transmis au sol. Pour un agencement aléatoire,  $P_0$  se calcule de la façon suivante:

$$P_0 = \exp(-K \cdot IF) \quad (\text{II.2.})$$

où  $K$  est le coefficient de projection des surfaces foliaires sur le plan horizontal, et  $IF$  l'indice foliaire de la couche considérée.

Les modèles utilisent cette dispersion aléatoire des feuilles (Sinoquet et Andrieu, 1993), sinon elle peut être régulière, ou en agrégats (Bonhomme, 1974, pour la canne à sucre).

Enfin, les propriétés optiques des feuilles doivent être considérées. Certains modèles d'interception du rayonnement (Jackson et Palmer, 1972, McMurtrie et Wolf, 1983 par exemple) considèrent la feuille comme un corps noir. Dans ce cas là, les phénomènes de rediffusion, réflectance ou de transmittance ne sont pas pris en compte. D'autres modèles, en particulier ceux destinés à l'estimation de la photosynthèse, de la conductance stomatique ou de la réflectance, tiennent compte de ces propriétés (par exemple Duncan et al., 1967, Norman, 1978, Sinoquet, 1988, parmi de nombreux autres).

### II.1.2. Interception du rayonnement: concepts spécifiques aux modèles plurispécifiques

La compétition pour la lumière est un phénomène primordial régulant la structure et la composition de l'association (Ryel et al., 1990). Cependant, du fait de la complexité de l'analyse, les modèles pour les cultures associées sont plus rares. Ils concernent souvent les associations graminées-légumineuses (Ross et al., 1972, Rimmington 1984, Sinoquet et al., 1990) et celles herbes-arbres (McMurtrie et Wolf, 1983).

La complexité de l'analyse des cultures associées réside dans le fait qu'il est important de distinguer les feuilles des différentes espèces pour comprendre les conséquences du mélange des espèces sur la croissance, par exemple, de chacune d'entre elles. Pour y parvenir Sinoquet (1988) répartit simplement les rayonnements proportionnellement aux surfaces foliaire de chaque espèce, en fonction des caractéristiques (inclinaison, propriétés optiques) de leurs feuilles.

Le partage du rayonnement entre espèces est basé sur les probabilités ( $P$ ) d'interception du rayonnement incident par l'espèce  $i$ . Dans le cas d'agencement aléatoire  $P_i$  ( $i = 1, 2$ ) s'écrit:

$$P_i = (K_i \cdot IF_i) / [(K_1 \cdot IF_1 + K_2 \cdot IF_2) \cdot (1 - P_0)] \quad (\text{II.3.})$$

où  $P_i$  est la probabilité d'interception de l'espèce  $i$ ,  $K_i$ , la projection de surface foliaire de l'espèce  $i$ ,  $IF_i$ , l'indice foliaire de  $i$ , 1, 2, et  $1 - P_0$  la probabilité d'interception du rayonnement pour l'ensemble du couvert.

La surface ensoleillée est celle qui intercepte les rayons directs du PAR. On l'estime indirectement à partir du calcul de l'ombre projetée (voir figure II.1.). En effet l'ombre projetée ( $1 - P_0$ ) permet de recalculer la surface ensoleillée avec le coefficient  $K$ , dépendant de la hauteur du soleil et de la normale de la feuille.

$$IF_e/IF_i = (1 - P_0) / \sum_{j=1}^n K_j \cdot IF_j \quad (\text{II.4.})$$

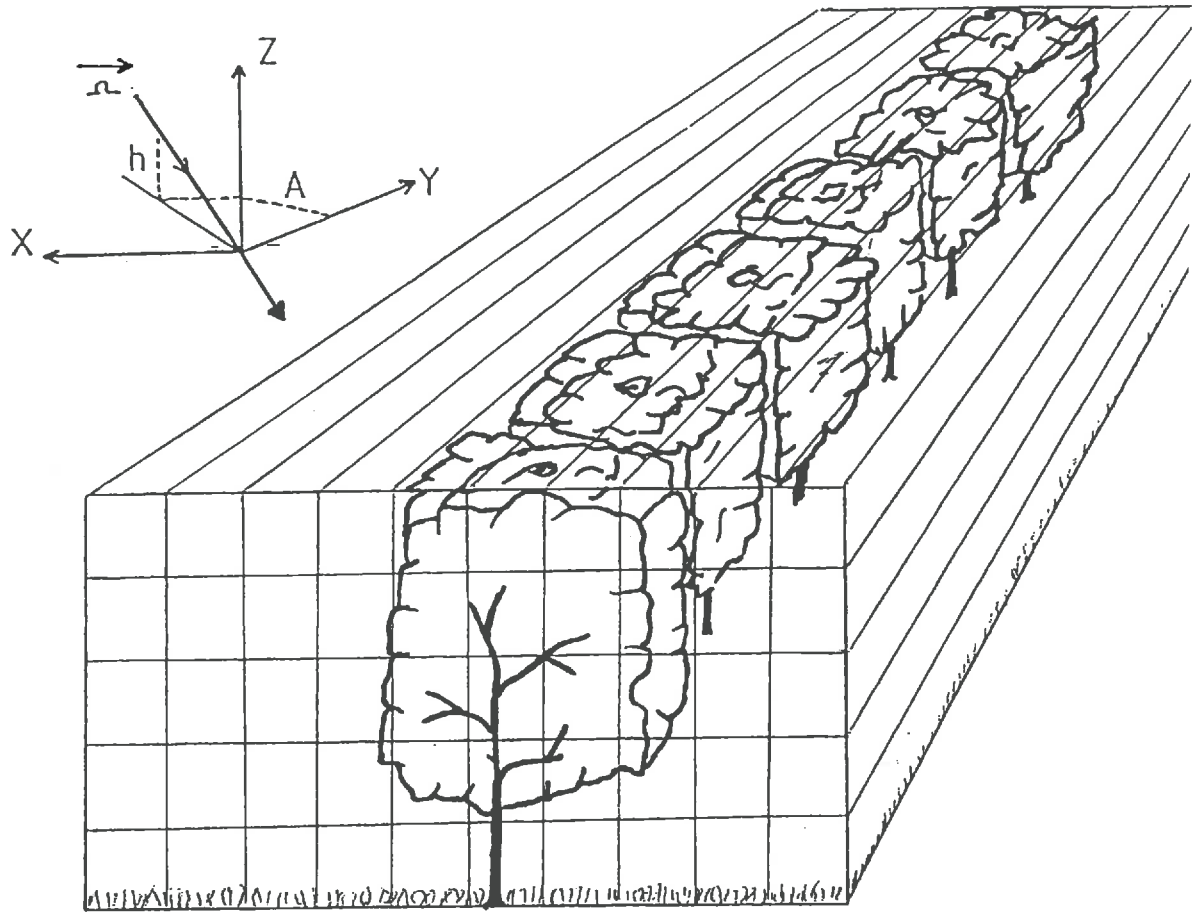


Figure II.2. Représentation schématique de la structure de l'association; coupe selon un plan vertical perpendiculaire à la direction des rangs (d'après Sinoquet, 1988).

où  $I_{Fie}$  est l'indice foliaire ensoleillé, et  $(1-P_0)$  la surface projetée ensoleillée. Avec cette formulation, et à cause de l'hypothèse d'agencement aléatoire, les proportions de feuilles à l'ombre et au soleil sont les mêmes quelle que soit l'espèce.

Analysons maintenant le modèle avec lequel nous allons travailler.

## II.2. Le modèle de rayonnement

Nous avons retenu le modèle proposé par Sinoquet et Bonhomme (1992). Ce modèle offre entre autres les avantages suivants:

- prise en compte d'une ou plusieurs espèces dans le même espace avec des densités de surfaces foliaires différentes;
- prise en compte des propriétés optiques moyennes des feuilles (réflectance = transmittance), et du rayonnement rediffusé;
- utilisable dans le domaine du PAR, mais également du PIR et peut être étendu aux grandes longueurs d'onde.

Ce modèle statistique permet, dans un couvert hétérogène, de calculer le rayonnement absorbé par les différentes espèces.

### II.2.1. Principe

La végétation est découpée en cellules (voir figure II.2.), et, pour chaque cellule, on va suivre le cheminement d'un rayon, jusqu'à ce qu'il soit absorbé par une des espèces présentes, ou par le sol, ou jusqu'à ce qu'il sorte de la cellule.

Le chemin du rayon est fonction de la direction ( $\Omega$ ) et de la hauteur du soleil ( $H_z$ ); il peut être défini par:

$$(x - x_0) / \cos \Phi_x = (z - z_h) / \cos \Phi_z \quad (\text{II.5.})$$

où  $x_0$  et  $z_h$  sont les coordonnées de la cellule par où le rayon pénètre et  $\cos \Phi_x$  et  $\cos \Phi_z$  les cosinus directeurs de l'angle du rayon.

L'interception de ce rayon est fonction de la fréquence de trous des cellules du dessus ou mitoyennes, ainsi que de l'interception du rayon par l'espèce  $j$ . En supposant une disposition aléatoire des feuilles on peut alors écrire la probabilité d'interception du rayonnement de l'espèce  $j$  dans la cellule  $k$  ainsi:

$$P_{jk} = \prod_{l=1}^{k-1} \exp \left( - \sum_{i=1}^M G_{il} \cdot a_{il} \cdot \delta s_l \right) \left( 1 - \exp \left[ - \sum_{i=1}^M G_{ik} \cdot a_{ik} \cdot \delta s_k \right] \right) \cdot \left( G_{jk} \cdot a_{jk} / \left[ \sum_{i=1}^M G_{ik} \cdot a_{ik} \right] \right) \quad (\text{II.6.})$$

où  $G_{il}$  est le coefficient de projection pour la direction  $\Omega$ ,  $a_{il}$  la densité de surface foliaire de l'espèce  $i$  dans la cellule  $l$ . Le premier terme de l'équation II.6. représente la fréquence de trous au-dessus de la cellule  $k$ , le second terme, la somme du rayonnement intercepté par l'ensemble des espèces de la cellule  $k$  et le dernier terme pondère cette quantité en fonction du pourcentage de surface foliaire de l'espèce considérée.

Le rayonnement direct intercepté par l'espèce  $j$  dans la cellule  $k$  s'écrit:

$$R_{bjk} = R_{bo} \cdot \overline{P_{jk(\Omega_s)}} \quad (\text{II.7.})$$

où  $R_{bo}$  est la proportion du rayonnement direct incident au dessus du couvert et  $\overline{P_{jk(\Omega_s)}}$  est la probabilité moyenne pour un rayon de direction  $\Omega_s$  d'être intercepté.

Concernant le rayonnement diffus, on procède comme pour le direct mais en considérant l'ensemble des secteurs d'angle solides de la voûte céleste comme émetteur. Le rayonnement diffus intercepté total est la somme, pour chaque secteur d'angle solide, du rayonnement intercepté originaire de ces différentes sources ponctuelles:

$$R_{dj k} = \sum_{\Omega=1}^{n\Omega} R_{do(\Omega)} \cdot \overline{P_{jk(\Omega)}} \quad (\text{II.8.})$$

où  $R_{do(\Omega)}$  est le rayonnement diffus provenant de la direction  $\Omega$  calculé à partir d'une répartition uniforme de la luminance de la voûte céleste (U.O.C., Uniform Over Cast Sky; Walsh, 1961).

Le rayonnement rediffusé est calculé à partir d'un système d'équations linéaires, (méthode des radiosités, Ozisik, 1981), et le flux total intercepté par les éléments du feuillage de l'espèce  $j$  de la cellule  $k$  se formule de la manière suivante:

$$R_{jk} = R_{bjk} + R_{dj k} + \sum_{l=1}^N \sum_{i=1}^M C_{il,jk} \cdot \sigma_i \cdot R_{il} + \sum_{m=1}^{N_x} C_{m,jk} \cdot \sigma_g \cdot R_{gm} \quad (\text{II.9.})$$

où  $\sigma_i$  est le coefficient de rediffusion des feuilles de l'espèce  $i$ ,  $\sigma_g$  est la réflectance du sol, et  $R_{gm}$  est le rayonnement total transmis au sol de la couche  $m$ . Les coefficients  $C_{A,B}$  représentent les coefficients d'échanges entre la source  $A$  et les receveurs  $B$ . Le troisième terme représente la contribution du rayonnement rediffusé par les feuilles des différentes espèces, et le quatrième celle du rayonnement rediffusé par le sol.

## II.2.2. Cas des grandes longueurs d'ondes

Le modèle de Sinoquet et Bonhomme (1992), établi pour le rayonnement solaire, a été adapté pour tenir compte des rayonnements de grande longueur d'onde.

Le formalisme est le même, mais il ne prend pas en compte de rediffusion pour cette gamme de longueur d'onde (feuilles "opaques"), mais un terme d'émission en  $\sigma T^4$ .

Les facteurs de forme calculés pour le rayonnement solaire sont également utilisés pour calculer les interactions, pour les grandes longueurs d'ondes, entre les différents éléments (feuillage dans les conditions d'ombrage et d'ensoleillement des espèces  $i$  et  $j$ , ciel, et sol).

Ainsi le flux intercepté pour le domaine des grandes longueurs d'onde se calcule, pour l'espèce  $j$ , dans la condition  $c$  et dans la cellule  $k$ , de la façon suivante:

$$\begin{aligned} I_{jk}(c) = & R_{atm} \cdot C_{ciel,jk} \cdot (\% L_{jk}(c)) \\ & + \sum_{m=1}^{N_x} \sigma T_s^4 \cdot C_{m,jk} \cdot (\% L_{jk}(c)) \\ & + \sum_{i=1}^M \sum_{l=1}^N (\sigma T_{ie}^4 \cdot [2 L_{il}(e)] \cdot C_{il,jk} \cdot [\% L_{jk}(c)]) \\ & + \sum_{i=1}^M \sum_{l=1}^N (\sigma T_{io}^4 \cdot [2 L_{il}(o)] \cdot C_{il,jk} \cdot [\% L_{jk}(c)]) \end{aligned} \quad (\text{II.10.})$$

Le premier terme représente la contribution de l'atmosphère vers l'espèce  $i$  et dans la condition  $c$ , le second la contribution du sol. Le troisième et le quatrième répartissent les contributions des autres espèces qu'elles soient ensoleillées  $L(e)$  ou ombragées  $L(o)$ . Ensuite nous effectuons la somme des flux interceptés par toutes les cellules, pour raisonner à l'échelle du couvert:

$$\begin{aligned}
 I_j(c) &= \sum_{k=1}^N (I_{jk}(c)) \\
 I_j(c) &= \text{Ratm} \cdot \sum_{k=1}^N C_{\text{ciel},jk} \cdot (\% L_{jk}(c)) \\
 &+ \sigma T_s^4 \sum_{k=1}^N \sum_{m=1}^{N_x} C_{m,jk} \cdot (\% L_{jk}(c)) \\
 &+ \sum_{k=1}^N \sigma T_{ie}^4 \sum_{i=1}^M \sum_{l=1}^N [2 L_{il}(e)] \cdot C_{il,jk} \cdot [\% L_{jk}(c)] \\
 &+ \sum_{k=1}^N \sigma T_{io}^4 \sum_{i=1}^M \sum_{l=1}^N [2 L_{il}(o)] \cdot C_{il,jk} \cdot [\% L_{jk}(c)] \tag{II.11.}
 \end{aligned}$$

Ainsi on en déduit les facteurs de forme (FIRT) en posant:

$$\begin{aligned}
 I_j(c) &= \text{Ratm} \cdot \text{FIRT}_{\text{ciel},jc} + \sigma T_s^4 \text{FIRT}_{\text{sol},jc} \\
 &+ \sum_{i=1}^M \sigma T_{ie}^4 \text{FIRT}_{ie,jc} \\
 &+ \sum_{i=1}^M \sigma T_{io}^4 \text{FIRT}_{io,jc} \tag{II.12.}
 \end{aligned}$$

Enfin si l'on s'intéresse au flux net, il faudra retirer le terme d'émission, et on aura alors:

$$I_{nj}(c) = I_j(c) - 2 L_{jc} \sigma T_{jc}^4 \tag{II.13}$$

### II.2.3. Partition du rayonnement entre les surfaces à l'ombre et au soleil

La répartition du rayonnement ( $I$ ) est établie en considérant que les parties ensoleillées ( $L_e$ ) reçoivent l'intégralité du rayonnement direct intercepté ( $I_b$ ) et une part du rayonnement diffus, proportionnelle ( $I_d$ ) à leur surface, l'autre part étant réservée aux parties ombragées ( $L_o$ ).

$$I_{L_e} = I_b + (L_e / L) \cdot I_d \tag{II.14.}$$

$$I_{L_o} = (L_o / L) \cdot I_d \tag{II.15.}$$

### II.2.4. Le modèle, variables d'entrée et de sortie

Le modèle est consigné dans un programme de 600 lignes, écrit en Fortran. Il nécessite des fichiers d'entrée précisant les données relatives à la simulation; ces fichiers comportent:

- les renseignements concernant la discrétisation des paramètres, en particulier le nombre de cellules et leur hauteur, le nombre d'espèces.
- les coordonnées de chaque cellule occupée, et les renseignements relatifs au nombre d'espèces présentes, à la surface foliaire ainsi qu'à sa répartition dans les différentes classes d'inclinaisons.
- les données relatives aux réflectances et transmittances du sol et de chaque espèce, ceci pour chaque domaine de longueur d'onde.



– les mesures concernant le rayonnement incident durant la période considérée, à savoir la hauteur, l'azimut ainsi que la proportion de rayonnement diffus pour chaque domaine de longueur d'onde.

A l'issue du programme deux fichiers contenant les variables de sortie sont édités:

- le premier contient le rayonnement réfléchi, et absorbé, dans le PAR pour chaque espèce,
- le second précise, pour chaque espèce, les IF ensoleillés et ombragés, ainsi que, pour les grandes longueurs d'ondes, les facteurs de forme entre toutes les combinaisons de situations.

Aussi l'utilisation du modèle requiert quelques mesures au préalable, ou durant la période de modélisation; les aspects relatifs à leur estimation sont présentés dans le paragraphe suivant.

## II.3. Paramètres nécessaires au modèle de rayonnement

Nous aborderons successivement le matériel et les méthodes de mesures mis en place pour la caractérisation:

- de la structure du couvert,
- des propriétés optiques des feuilles,
- des mesures de rayonnement.

### II.3.1. Détermination de la structure du couvert

L'estimation de l'indice foliaire (IF), a été réalisée à l'aide d'un planimètre 3100 Li-Cor (Li-Cor, Nebraska, U.S.A.) sur le gliricidia et sur le petit foin associé, mais également sur le petit foin en culture pure.

#### Pour l'arbuste

La hauteur, la largeur de la frondaison, ainsi que la hauteur au dessus du sol à partir de laquelle apparaissent les premières feuilles de vingt arbustes ont permis de calculer la taille moyenne des rangs.

Le prélèvement des feuilles, par couche de 0.2 m d'épaisseur, effectué sur trois arbres consécutifs, a permis, à partir d'un sous échantillon planimétré et pesé, de calculer la masse surfacique, et d'obtenir la densité de surface foliaire de chaque strate, et ceci, à chaque date (tableau I.2.).

Afin de pouvoir effectuer une estimation non destructive de la surface foliaire des arbres équipés des capteurs de flux de sève, notamment entre les périodes 1 & 2 et 3 & 4, nous avons établi, comme d'autres (Fernandez et Arias, 1989 a et b, par exemple), une relation allométrique simple permettant d'estimer la surface d'une feuille (SF) en fonction de la longueur de son rachis (Lr).

$$SF = a \cdot Lr + b \quad (II.16.)$$

Cette relation a été établie à partir de l'ensemble des feuilles de deux arbres le 12 mai 92, la longueur du rachis était déterminée à l'aide d'une réglette graduée, et sa surface avec le planimètre.

Nous nous sommes également intéressés à l'analyse des parties non photosynthétiques de l'arbuste, pour pouvoir estimer leur contribution à l'interception du rayonnement. A la fin de la saison, nous avons estimé sur six plants, la demi-surface (Lang, 1991) de bois adulte à partir des longueurs et diamètres du tronc et des branches, et en considérant chaque organe comme un cylindre parfait.

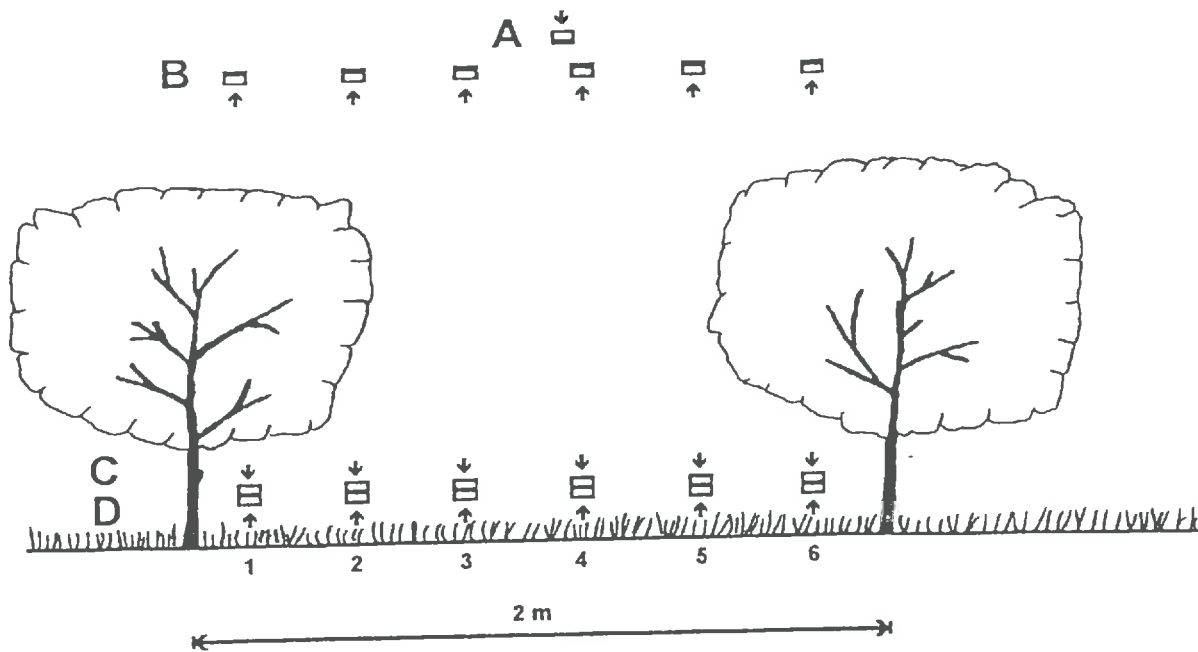


Figure II.3. Présentation du dispositif de cellules de silicium amorphe (SLAM) dans l'association pour mesurer:

- A, le P.A.R. incident
- B, le P.A.R. réfléchi par l'association
- C, le P.A.R. transmis sous l'arbuste
- D, le P.A.R. réfléchi par la graminée.

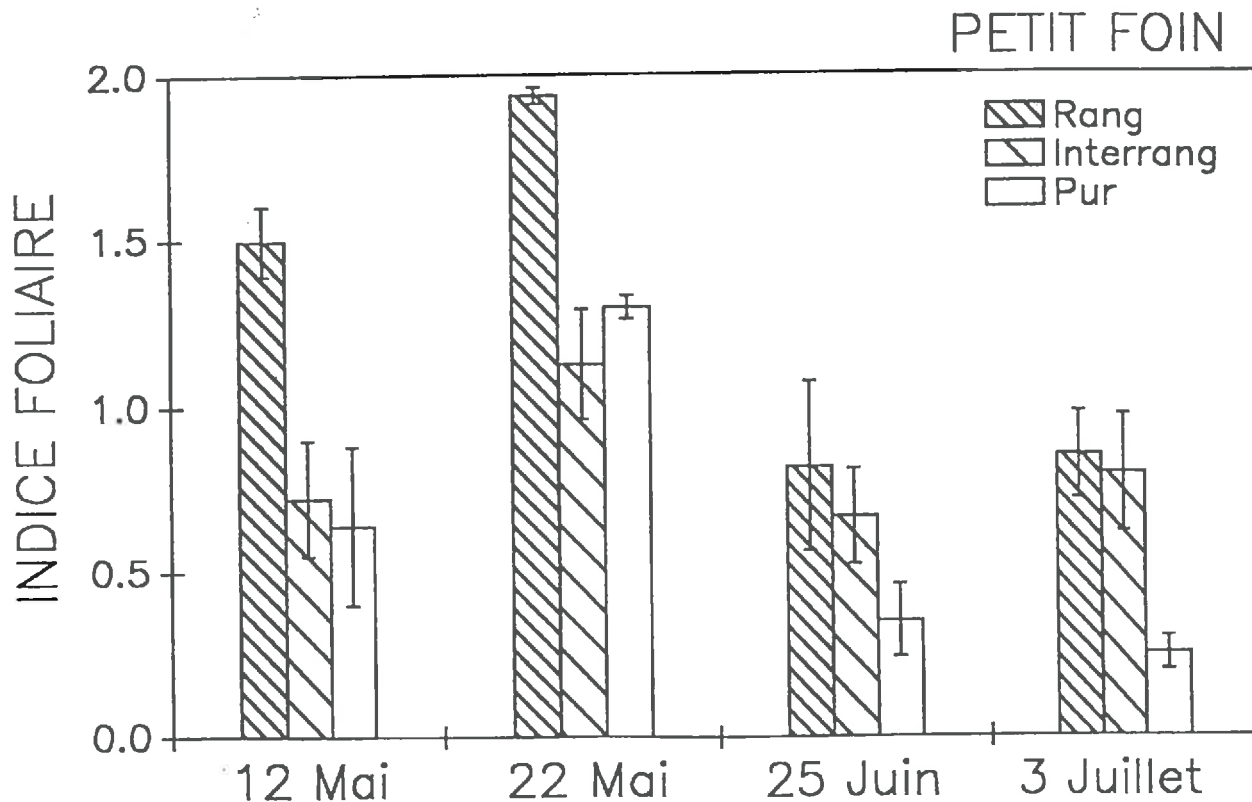


Figure II.4. Indice foliaire du *Dichanthium aristatum* durant les quatre séries d'expérimentation: IF mesurés sous le rang, dans l'inter-rang de l'association et dans un bloc où la graminée est pure. La barre représente l'écart entre les valeurs extrêmes.

### Pour la graminée

Lors de chaque série, nous avons effectué une estimation de la surface foliaire du petit foin associé, dans deux situations, sous le rang et dans l'inter-rang, et de celle du petit foin pur. Pour chaque situation deux rectangles de  $0,5 * 0,3 \text{ m}^2$ , dont la longueur était parallèle au rang, ont été prélevés à l'aide de cisailles manuelles.

Dans chaque lot, un sous échantillon, représentant entre 30 et 50% de la biomasse, était constitué et trié. Les feuilles étaient séparées de l'ensemble tiges et gaines, pour obtenir le rapport feuilles/tiges ainsi que la masse surfacique des feuilles. Avec ces éléments nous avons calculé l'indice foliaire, pour chaque date et pour chaque situation.

### II.3.2. Propriétés optiques des feuilles

La réflectance et la transmittance des feuilles ont été mesurées, dans le PIR (700–1100 nm) et dans le PAR, avec un spectroradiomètre Li-Cor 1800 (Li-Cor, Nebraska, U.S.A.) sur un échantillon d'une dizaine de feuilles en décembre 1992.

### II.3.3. Mesures de rayonnement

Nous ne traiterons que des données relatives au PAR. En effet sa mesure a été conduite de manière à obtenir une description précise de son cheminement au sein de l'association. Ce n'est pas le cas des mesures de rayonnement net effectuées avec seulement trois bilan-mètres, un au-dessus de la culture et les deux autres entre l'herbe et l'arbuste sous le rang et dans l'inter-rang.

Au sein de l'association nous avons disposé de capteurs ponctuels de  $64 * 48 \text{ mm}^2$ . Il s'agit de cellules de silicium amorphe (SLAM, Solems, Palaiseau, FRANCE). Ce sont des photopiles au verre de silicium dont la réponse spectrale correspond au domaine du PAR. La photodiode convertit l'énergie lumineuse en énergie électrique, proportionnellement à l'énergie recue. La mesure du courant, sur une charge passive variable pour ajuster au mieux les SLAM entre elles, donne donc une mesure du PAR. Les cellules ont été utilisées en étant au préalable traitées comme le propose Chartier et al. (1989) et Bégué (1991), c'est à dire:

- munie d'un diffuseur permettant d'éviter les problèmes de saturation, et ceux liés à la hauteur de la source lumineuse, et d'assurer l'étanchéité du système.
- vieillie, en assurant un éclaircissement continu durant une semaine, pour limiter par la suite les variations de signal pour un même éclaircissement.

Ces SLAM ont été calibrées individuellement à l'aide d'un quantum sensor Delta-T (Cambridge, U.K.). Une seconde calibration réalisée à l'issue des quatre séries d'expérimentations n'a pas révélée d'évolution de leur réponse.

Ces cellules ont été placées à quatre niveaux comme l'illustre la figure II.3.

Une cellule placée au dessus de la culture a permis d'enregistrer le PAR incident; au même niveau, mais face au sol, six SLAM connectées en série, ont mesuré le PAR réfléchi par l'association.

Sous la frondaison des arbustes, une autre rangée de six SLAM en série, face au sol, a enregistré le PAR réfléchi par l'ensemble sol/graminée. Au même niveau six SLAM régulièrement réparties, connectées individuellement, ont permis d'obtenir le PAR transmis dans l'inter-rang.

Ce dispositif a été mis en place sur deux emplacements distincts, pour avoir des éléments concernant la variabilité spatiale des données. Une centrale d'acquisition 21X (Campbell Co., Leics, U. K.) effectuait une mesure toutes les 5 secondes et une moyenne toutes les demi-heure.

Les données relatives à la position du soleil ont été calculées, pour les différentes périodes et pour la région à partir d'éphéméride. L'azimut par rapport à la direction des rangs a été établi. Les valeurs du rapport entre le rayonnement diffus et direct, ont été mesurées dans le

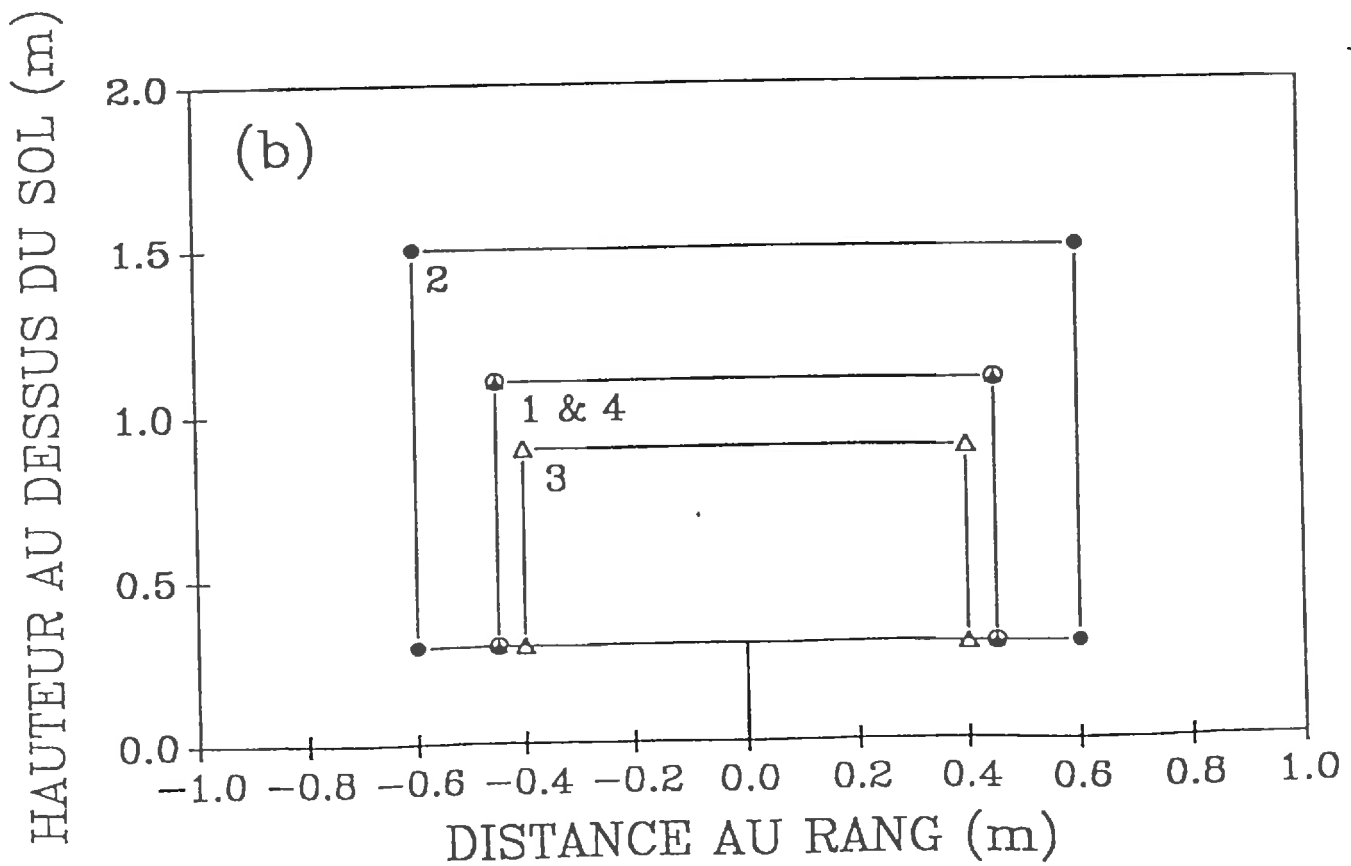
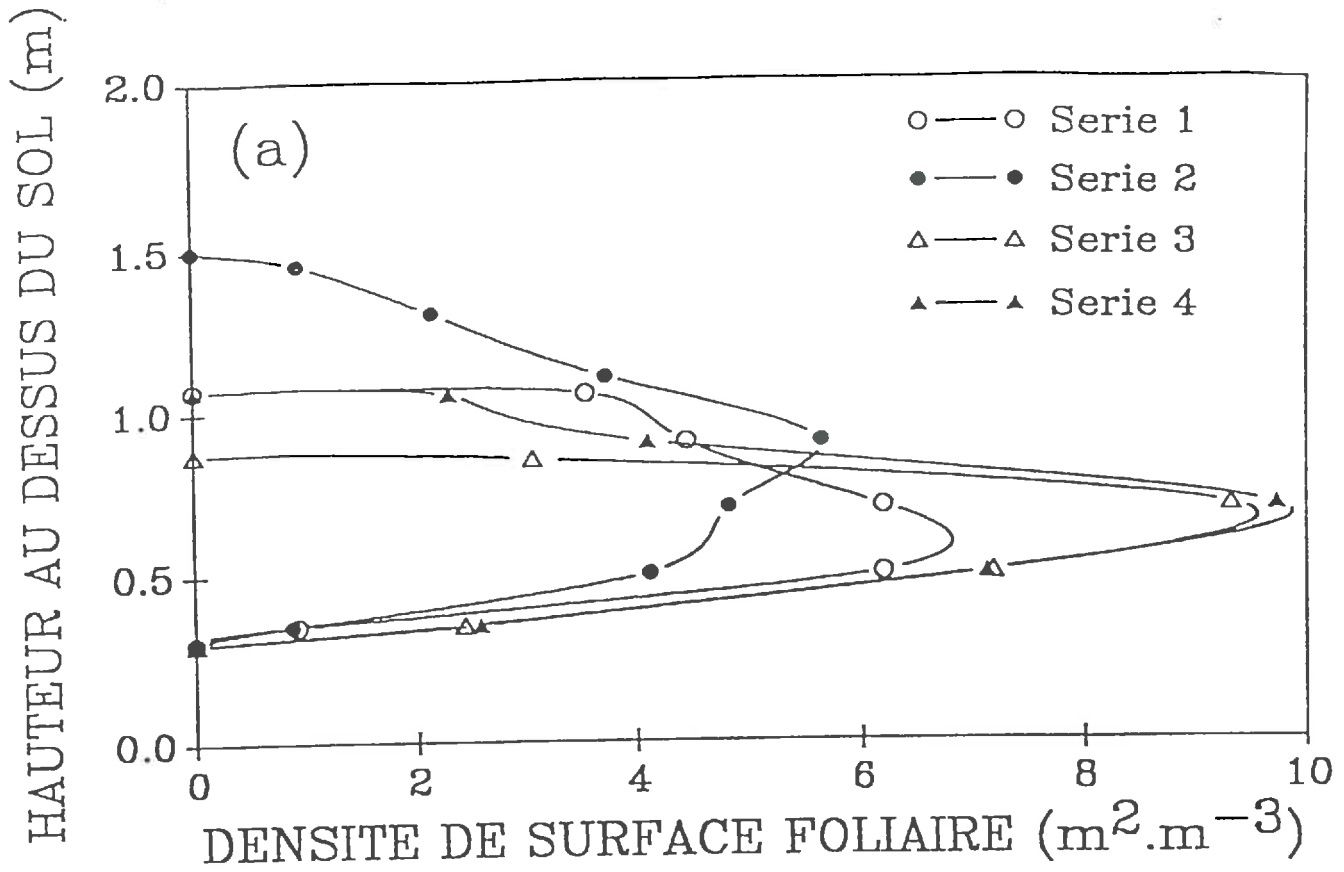


Figure II.5. (a) Profil de densité de surface foliaire du *Gliricidia sepium* durant les quatre périodes d'étude. (b) Profil de la section du rang d'arbustes.

domaine du PAR. Par la suite, nous avons considéré que la proportion diffus/direct est la même dans le domaine du PAR et dans celui du PIR.

## II.4. Résultats, discussion

Ce chapitre sera décomposé en trois parties principales qui présenteront d'abord l'ensemble des paramètres nécessaires au modèle de rayonnement, puis les données relatives aux mesures de PAR au sein de l'association et enfin la comparaison, pour la gamme du PAR, entre les mesures et les sorties du modèle.

### II.4.1 Paramètres d'entrée du modèle

Nous présenterons successivement les paramètres permettant la mise en forme des fichiers nécessaires au modèle de rayonnement, en développant plus particulièrement les données relatives à la structure de l'association et aux propriétés des feuilles.

#### II.4.1.1 Structure du couvert

Nous analysons ici les données relatives au développement (occupation de l'espace et surface foliaire) des deux espèces. Les dates et l'âge du matériel végétal (c'est à dire le nombre de jours depuis la dernière intervention; coupe ou taille) sont consignés dans le tableau II.2.

Tableau II.2. Date et âge du matériel végétal lors des 4 périodes d'études.

Date	12 mai	22 mai	25 juin	3 juillet
Age <i>D. aristatum</i>	27 j	37 j	21 j	29 j
Age <i>G. sepium</i>	27 j	37 j	29 j	37 j

#### Concernant le petit-foin

Les données d'IF du petit foin sont présentées figure II.4.

Lors des deux premières périodes, séries 1 et 2, on constate que l'IF est nettement supérieur lorsque le petit foin est sous le rang, avec des valeurs de 1,5 et 1,9, que lorsqu'il est soit associé au milieu du rang soit pur. L'IF plus important du petit foin sous le rang, peut s'expliquer par le fait que la graminée investisse beaucoup dans la mise en place de limbes, (capteur de rayonnement) plutôt que dans l'élaboration de tiges ou de racines par exemple. En pur, ou au milieu du rang, l'IF n'est d'ailleurs pas significativement différent avec des valeurs d'environ 0,6 et 1,2 respectivement pour les séries 1 et 2.

Lors des deux dernières périodes, séries 3 et 4, les IF du petit foin associé sous le rang et au milieu du rang sont voisins, autour de 0,8 alors que celui du petit foin pur est très inférieur, de l'ordre du tiers. Durant cette période plus sèche on ne constate pas d'évolution du développement foliaire. Cela nous indique que les possibilités de croissance ont été très limitées durant les deux dernières séries, et tout particulièrement pour le petit foin pur.

#### Concernant le gliricidia

La structure et les densités de surface foliaire de l'arbuste sont présentées figure II.5.

Nous obtenons pour *G. sepium* des IF ramenés à la surface de projection de la couronne de 3,9, 4,2, 3,9 et 4,7 respectivement pour les 4 dates d'analyse. Ramenée à la surface totale de la parcelle on trouve pour les mêmes périodes 2,1, 2,6, 1,7 et 2,6 d'indice foliaire. Si l'on se

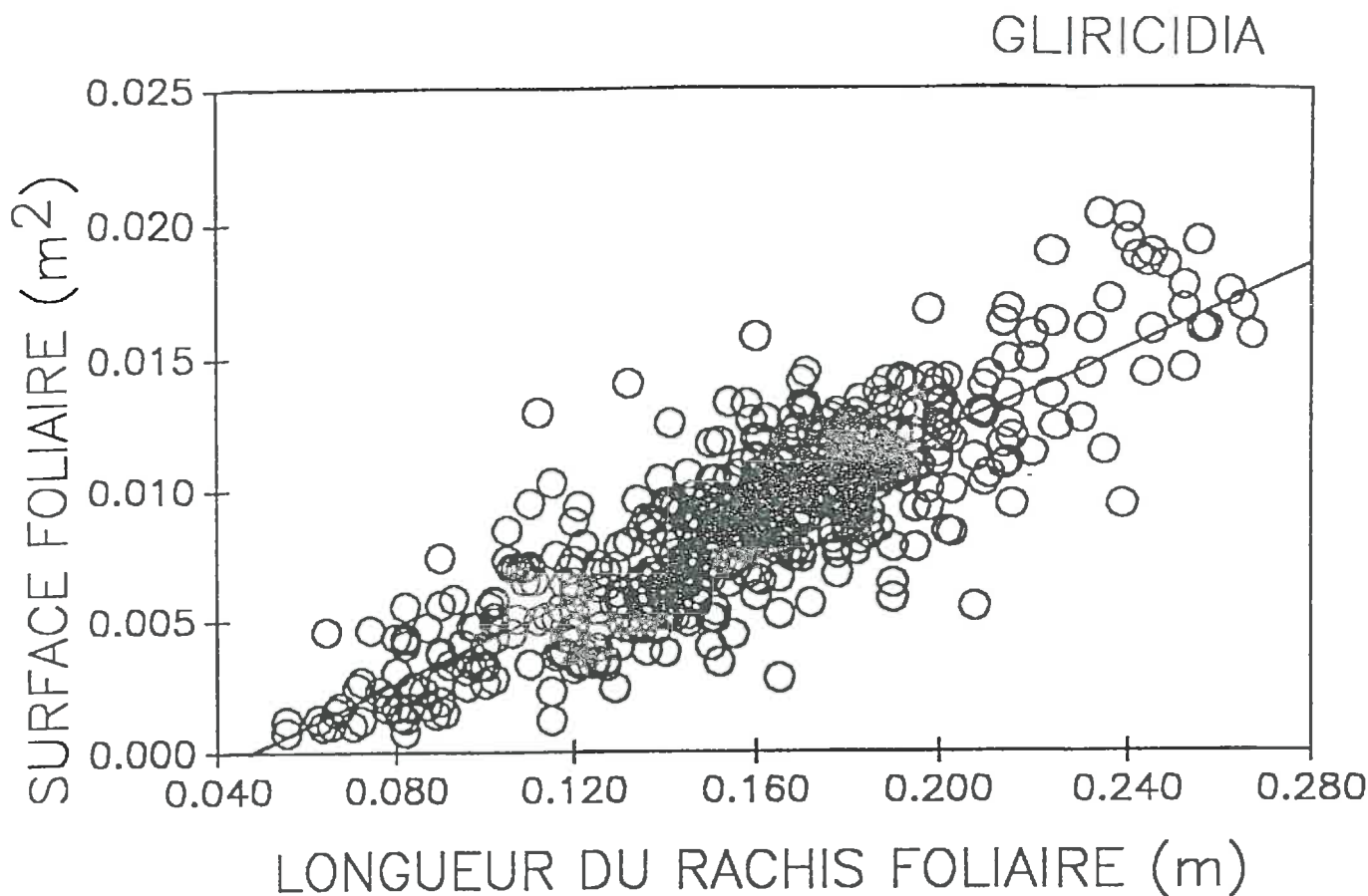


Figure II.6. Estimation de la surface foliaire d'une feuille de gliricidia (S) en fonction de la mesure de la longueur de son rachis (L) ( $S = 0,079 \cdot L - 0,00376$  ;  $r^2 = 0,84$  ;  $n = 546$ ).

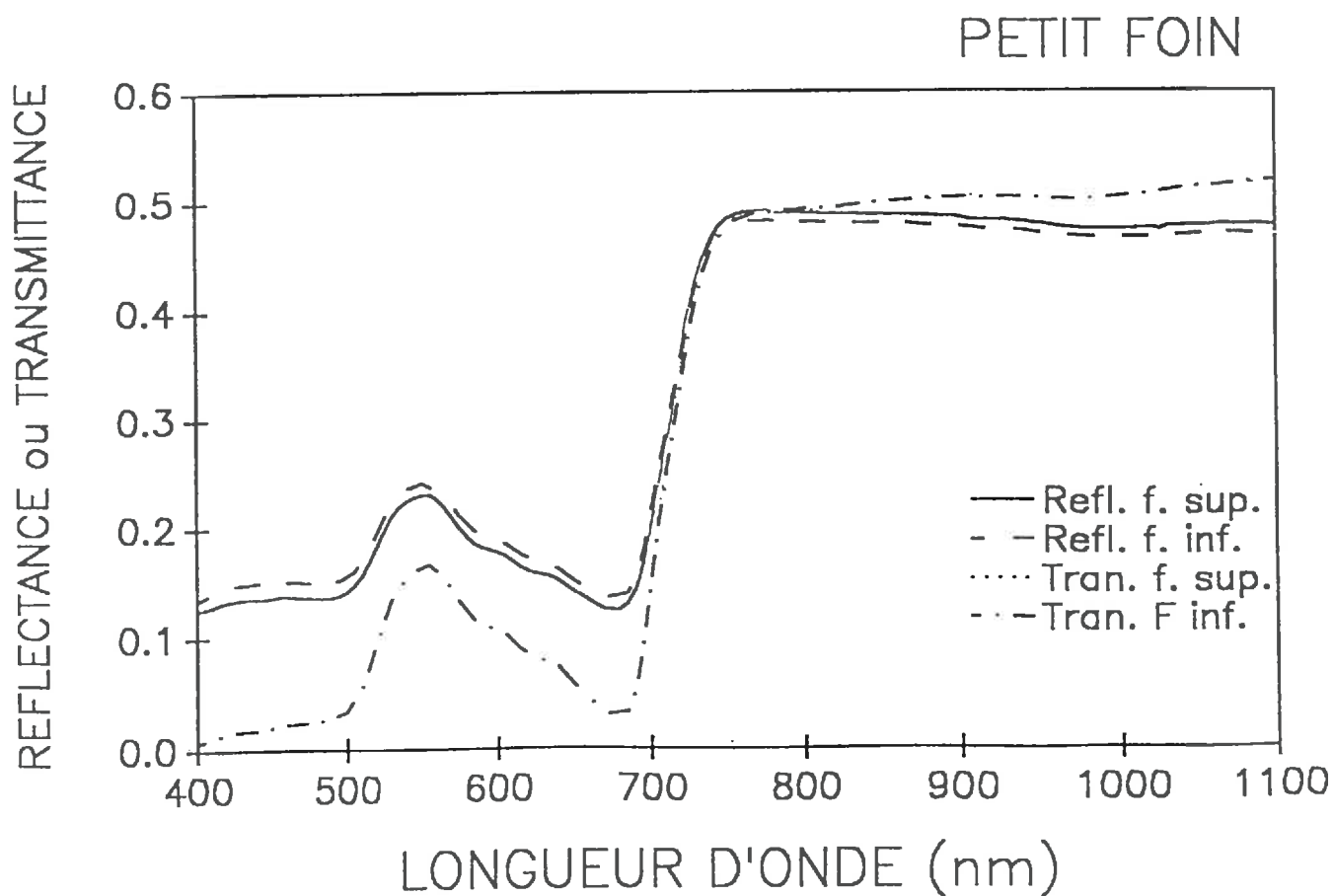


Figure II.7. Propriétés optiques des faces supérieures et inférieures de feuilles de petit foin. Les transmittances des deux faces sont confondues.

réfère aux courbes d'évolution de l'efficacité de l'interception du PAR en fonction de l'IF (Varlet-Grancher et al., 1982, par exemple) on peut envisager que l'arbuste intercepte au moins 60 % du rayonnement. Bien sûr, ce chiffre doit être à considérer avec précaution, puisqu'il a été établi pour des cultures homogènes sans structure de rangs alternés.

La figure II.6. présente la relation établie pour obtenir une estimation de la surface foliaire d'une feuille à partir de la longueur de son rachis. Cette relation (équation II.16.), avec  $a = 0,079$ ,  $b = -0,00376$  a un coefficient de détermination de 0.84, ce qui semble satisfaisant vu la taille de l'échantillon,  $n = 546$ . Cette relation a également été vérifiée sur deux arbres lors des séries 2 et 4 (voir tableau IV.2.).

Concernant l'analyse des parties non-photosynthétiques de l'arbuste, nous avons trouvé une valeur moyenne de 0.1 m<sup>2</sup> de surface externe de "bois" par individu, soit un indice des parties non photosynthétiques de 0,17, ce qui représente moins de 10% de l'indice foliaire le plus faible.

Thorpe (1978), trouve également un rapport de 10 %, entre la surface des organes non photosynthétiques et celle des feuilles, sur des pommiers d'un verger de 9 ans.

A cause des tailles régulières, entre les séries 2 et 3, nous considérerons la valeur des parties non-photosynthétiques comme une constante pour l'ensemble des quatre périodes d'études.

#### Concernant l'association

Outre leur intérêt propre ces données nous ont également permis de fixer la taille des cellules utilisées par le modèle (figure II.2.) pour la description du couvert. La largeur et l'épaisseur ont été fixés à 0,1 m, ce qui représente un bon compromis entre la finesse de détermination des densités de surface foliaire (mesurée par couche de 0,2 m pour l'arbuste) et les phénomènes d'interception, et de réflexion. La graminée occupe ainsi une seule couche. Un essai réalisé en utilisant des couches de 0,02 m d'épaisseur pour la graminée, n'a pas donné une meilleure précision.

Concernant la structure géométrique du couvert, et notamment la distribution des classes d'inclinaison nous n'avons pas effectué de mesures mais utilisé les considérations généralement admises (Ross, 1981), c'est à dire une distribution sphérique des inclinaisons pour l'arbuste et érectophile pour la graminée. Pour les organes non photosynthétique, que nous avons considéré comme une troisième espèce, nous leur avons attribué une distribution verticale et sphérique respectivement pour le tronc et les branches.

#### **II.4.1.2. Propriétés optiques**

La réflectance et la transmittance du sol et celles de chacune des espèces sont indispensables, dans les deux domaines de longueurs d'onde.

Pour le sol ces paramètres ont déjà été mesurés sur le même type de sol (Sinoquet et al., 1993). Nous les avons donc repris tels quels (0,06 dans le PAR et 0,12 dans le PIR), et nous les avons maintenus constants pour les quatre séries, puisque ces valeurs semblent indépendantes de l'humidité relative du sol (Sinoquet et al., 1993).

Les résultats détaillés des réflectance et transmittance des feuilles sont rassemblés dans les figures II.7. pour le petit foin, et II.8. pour le gliricidia, tandis que le tableau II.3. (page suivante), récapitule les moyennes pour les faces de chaque espèce ainsi que pour l'écorce de l'arbuste.

#### Concernant le petit foin

Pour le petit foin les mesures ont été effectuées sur un échantillon de dix feuilles. Il n'y a pas de différence significative au seuil de 5 % entre les feuilles, quels que soient le lieu de prélèvement, l'association ou la culture pure. La figure II.7. illustre bien la similitude des

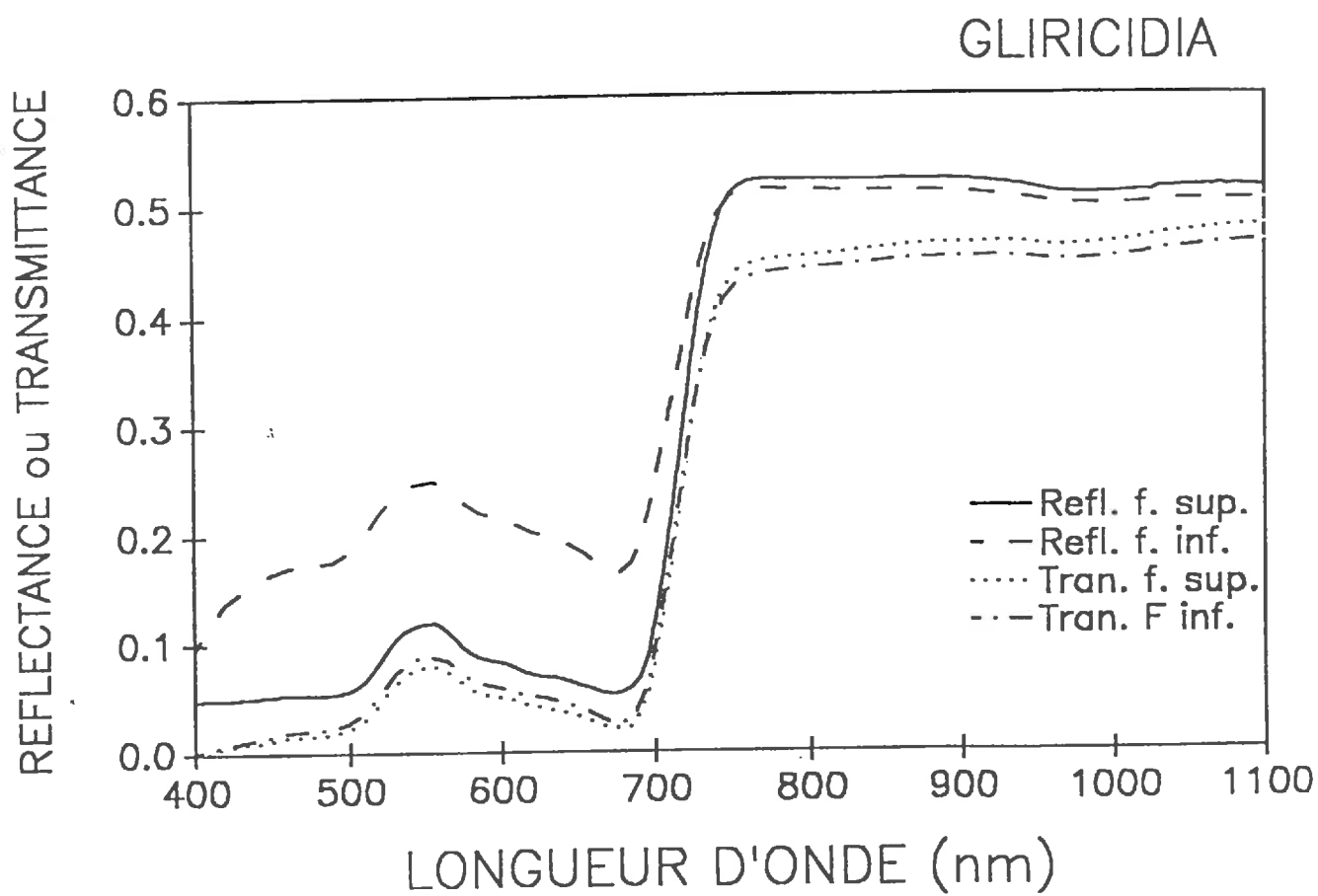


Figure II.8. Propriétés optiques des faces supérieures et inférieures des feuilles de gliricidia.



propriétés optiques des deux faces, notamment pour la transmittance ou les deux courbes sont confondues.

Nous avons également mesuré les propriétés de cinq feuilles de petit foin, ayant crû dans des conditions non limitantes. Nous n'avons pas observé de différence significative au seuil de 5 % des propriétés optiques de la feuille (moyenne des deux faces), sauf pour la transmittance. Elle est plus faible pour les feuilles de petit foin placé en conditions non limitantes, par rapport au petit foin en conditions naturelles (0,0518 contre 0,0706). Cette influence de l'alimentation azotée sur les propriétés optiques des feuilles est connue (Gausman, 1985). L'augmentation de la teneur en chlorophylle diminue la transmittance (c'est notre cas), mais il peut également modifier la réflectance (Gausman, 1985).

Tableau II.3. Propriétés optiques dans les domaines de longueurs d'onde du PAR (400/700 nm) et du PIR (700/1100 nm) pour les faces supérieures et inférieures des feuilles (F.) de petit foin (P.F.) et de gliricidia (G.), ainsi que pour l'écorce de ce dernier.

	Réflectance		Transmittance	
	PAR	PIR	PAR	PIR
F. P.F. f. sup.	0,1616	0,4705	0,0702	0,4859
F. P.F. f. inf.	0,1734	0,4633	0,0710	0,4771
F. G. face sup.	0,0716*	0,4982	0,0356	0,4436
F. G. face inf.	0,1919*	0,4954	0,0422	0,4324
Ecorce G.	0,1756	0,6070	0	0

\* Différence significative entre les faces, au seuil de 5%

### Concernant le gliricidia

Pour le gliricidia nous avons procédé de même, sur neuf feuilles, ainsi que sur deux échantillons d'écorce. Pour cette espèce nous voyons (tableau II.3. et figure II.8.) que les deux faces de la feuille ont, dans le PAR, une réflectance différente (test de comparaison de moyenne au seuil de 5 %), la face supérieure étant vert-foncée, réfléchi moins que la face inférieure recouverte d'un léger duvet blanchâtre.

Le modèle n'offre pas la possibilité de distinguer les propriétés optiques de chaque face. En prenant la moyenne des deux faces pour déterminer la réflectance de la feuille, on surestime la part du réfléchi. En effet, ce sont les faces supérieures qui contribuent le plus au phénomène de réflectance.

Un autre point faible du modèle est également à souligner. Dans sa formulation, la transmittance et la réflectance des feuilles sont égales. Nous voyons (tableau II.3.) que ce n'est pas le cas pour le domaine du rayonnement utile à la photosynthèse. Ce problème est encore accru pour le tissu non photosynthétique.

Par conséquent, nous utilisons pour chaque domaine de longueur d'onde une valeur "réflectance-transmittance" moyenne, estimée à partir des valeurs de chaque face.

Enfin on peut regretter que ces mesures n'aient été effectuées qu'en décembre dans des conditions de repousse différentes de celle des quatre campagnes d'étude, notamment en ce qui concerne l'alimentation en eau. En décembre l'alimentation hydrique n'était pas limitante, alors qu'elle l'était durant nos campagnes de mesures, et surtout durant les périodes 3 et 4 où les feuilles de petit foin apparaissaient plus pâles, plus jaunâtres, surtout

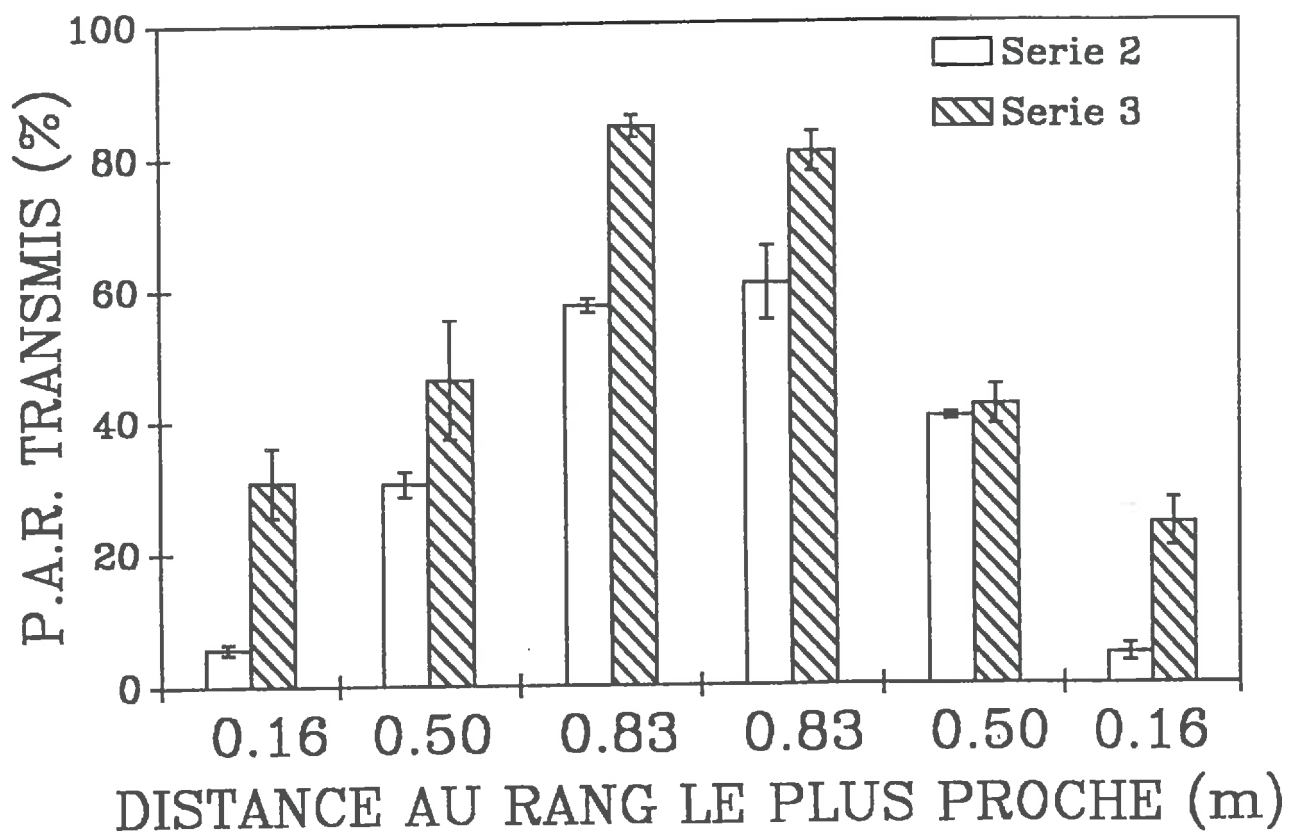


Figure II.9. Comparaison du P.A.R. transmis moyen en fonction de la distance au rang (SLAM N° 1 à 6), et de l'état de développement du gliricidia (Série 2: IF = 2,6, série 3: IF = 1,7). La barre indique l'écart entre les valeurs des deux localisations.

dans les blocs ou il était pur. Par contre il ne nous semble pas que ce problème ait concerné le gliricidia.

Une fois le modèle conçu, et les paramètres d'entrées acquis, on doit s'assurer de sa validité. Cela passe d'abord par une campagne de mesures et ensuite par sa comparaison avec les données simulées par le modèle; c'est l'objet des deux paragraphes suivants.

Nous discuterons d'abord de la variabilité du PAR transmis par l'arbuste, puis nous comparerons les données mesurées avec celles fournies par le modèle lors des dix journées retenues.

## II.4.2. Analyse de la variabilité des mesures du PAR transmis sous l'arbuste

La présence de l'arbuste dans la culture induit une très forte hétérogénéité du PAR transmis.

Cette variabilité recouvre au moins deux aspects:

- d'abord la différence du PAR transmis en fonction de la distance au rang le plus proche;
- ensuite, pour une même position par rapport au rang, l'inégalité du PAR transmis, induite par l'hétérogénéité du feuillage de gliricidia au niveau du rang.

### II.4.2.1. Variabilité entre deux rangs

Nous ne présentons ici que l'analyse effectuée avec les données relatives à la journée précédant les mesures de structure des expérimentations 2 et 3, qui correspondent à deux états contrastés de développement de l'arbuste.

La figure II.9. illustre, pour les deux journées les différences, de PAR transmis mesuré par les six SLAM disposés entre les rangs (figure II.3.).

Quelle que soit la date on retrouve systématiquement la même allure de courbe moyenne journalière (figure II.9.), avec une diminution du rayonnement transmis plus importante près des rangs. Les SLAM 3 et 4 disposées au milieu du rang reçoivent en moyenne une proportion du PAR incident plus forte (60 % et 83 % respectivement pour les périodes 2 et 3) que les SLAM plus près des rangs (6 % et 30 % pour les séries 2 et 3).

L'état de développement du gliricidia a une grande influence, avec un IF de 2,6 (série 2), le PAR transmis moyen journalier, sur l'ensemble des capteurs, représente 33 % du PAR incident, alors qu'il atteint 51 % lorsque l'IF du gliricidia est de 1,7 (série 3).

L'utilisation de ces moyennes doit être prudente car elles lissent des différences importantes entre les valeurs mesurées ponctuellement. Ainsi la stratégie mise en place par la graminée sera sans doute différente suivant sa localisation par rapport au rang, et ceci peut en partie, justifier la différence d'IF vue au paragraphe II.4.1.

Parallèlement à cette variabilité, on enregistre également, pour deux positions comparables des SLAM, une hétérogénéité du PAR transmis par *G. sepium*.

### II.4.2.2. Variabilité intraculture

Pour cette analyse, nous comparons pour une même situation de capteurs SLAM, la variabilité entre les deux emplacements, traduisant en fait l'hétérogénéité du rang de gliricidia.

Les barres d'erreurs de la figure II.9. illustrent toujours pour les périodes 2 et 3 les différences entre les deux mesures de PAR transmis. Les différences peuvent être importantes, et atteindre 40 % pour les SLAM en position 2, lors de la troisième série.

Le tableau II.4., page suivante, donne pour les quatre expérimentations une idée de l'hétérogénéité du PAR transmis. Il rassemble pour chaque SLAM le coefficient de

détermination et la pente entre les données relatives aux deux lieux de mesures. Il compare également les données moyennes entre les deux lieux.

Si l'on examine le tableau II.4., on constate, d'une façon globale, que sur la moyenne la différence entre les deux emplacements est très faible voir nulle pour les deux premières expérimentations, et ne dépasse pas 10 % pour les deux dernières. Sur les valeurs moyennes journalières la différence est de l'ordre de  $50 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  entre les deux localisations des SLAM.

Si l'on s'intéresse aux SLAM prises individuellement, en notant que les N° 3 et 4 sont au centre, entre 2 rangs et les N° 1, 2, 5 et 6 sont plutôt sous le rang, on constate que l'éclaircissement des SLAM au milieu, entre 2 rangs, est assez peu variable en fonction de l'emplacement, (pente minimale = 0,73 et pente maximale = 0,99) et que le coefficient de détermination est toujours supérieur à 0,88.

Tableau II.4. Coefficient de détermination ( $r^2$ ) et pente (s) entre les SLAM situées à la même distance du rang mais dans deux localisations différentes.

12 Mai 92, Expérimentation 1							
SLAM	1	2	3	4	5	6	Moy.
$r^2$	0,34	0,95	0,96	0,97	0,62	0,78	0,99
S.	0,27	0,84	0,99	0,81	1,35	1,38	1,01
22 Mai 92, Expérimentation 2							
SLAM	1	2	3	4	5	6	Moy.
$r^2$	0,30	0,84	0,93	0,91	0,77	0,20	0,99
S.	0,26	1,12	0,93	0,73	0,88	0,21	1,00
25 Juin 92, Expérimentation 3							
SLAM	1	2	3	4	5	6	Moy.
$r^2$	0,16	0,60	0,94	0,99	0,89	0,25	0,99
S.	0,86	0,29	0,94	0,89	0,75	0,28	1,09
3 Juillet 92, Expérimentation 4							
SLAM	1	2	3	4	5	6	Moy.
$r^2$	0,30	0,76	0,88	0,99	0,80	0,07	0,99
S.	2,50	0,25	0,82	0,89	0,79	0,06	1,09

Par contre, pour les SLAM situées sous le rang, les différences sont très importantes et sont comprises entre 6 et 250 %; de plus le coefficient de régression est souvent mauvais (0,07 par exemple pour la SLAM N° 6 pour l'expérimentation N°4).

Cette variation, en valeur absolue, atteint un maximum de  $250 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  sur les moyennes journalières, pour les SLAM N° 2 ou N° 5, alors qu'elle est inférieure pour les autres SLAM. Ces différences d'éclaircissement sont induites par la variabilité de développement de l'arbuste ainsi que par l'hétérogénéité de son feuillage le long du rang.

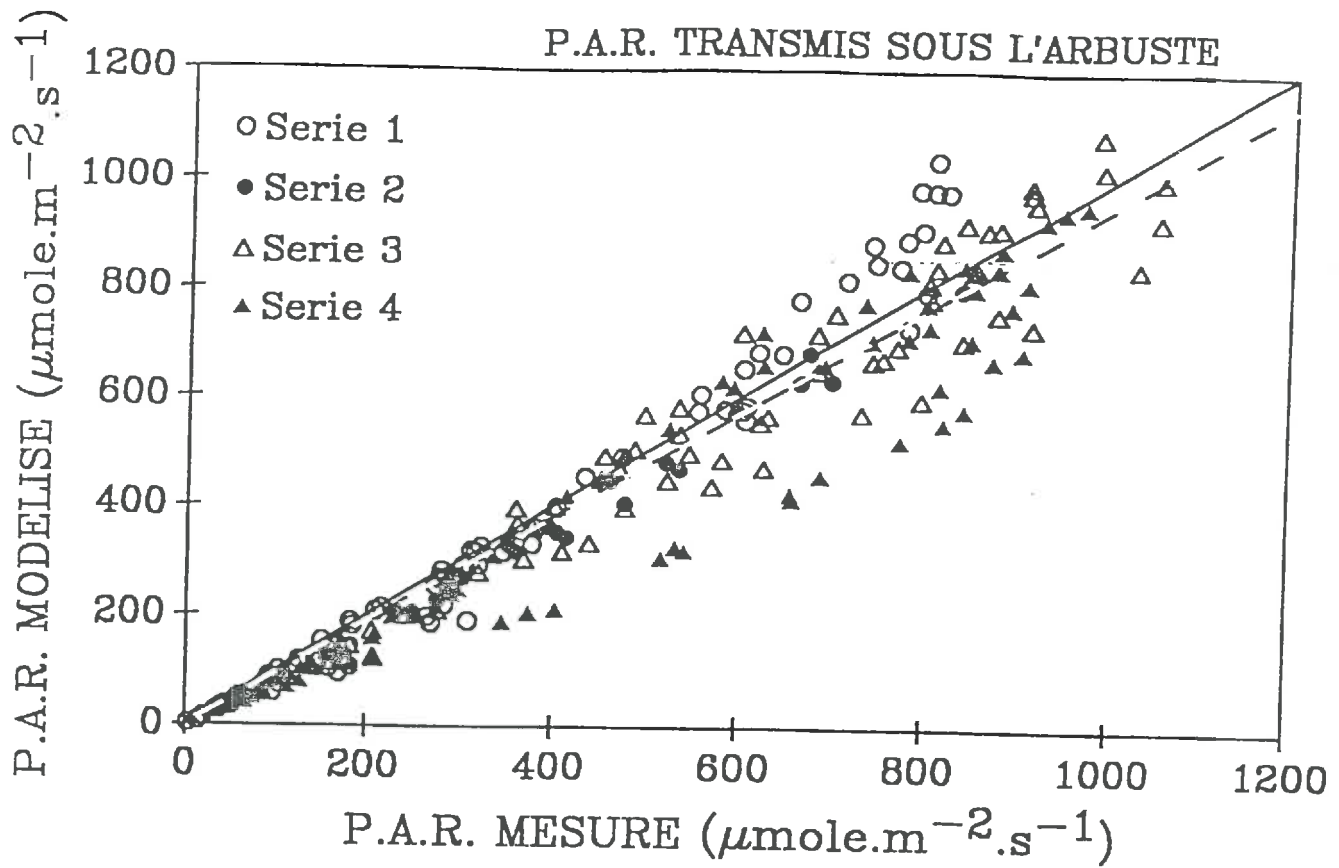


Figure II.10. Comparaison mesure/modèle pour le P.A.R. transmis sous l'arbuste au cours d quatre séries de mesures.

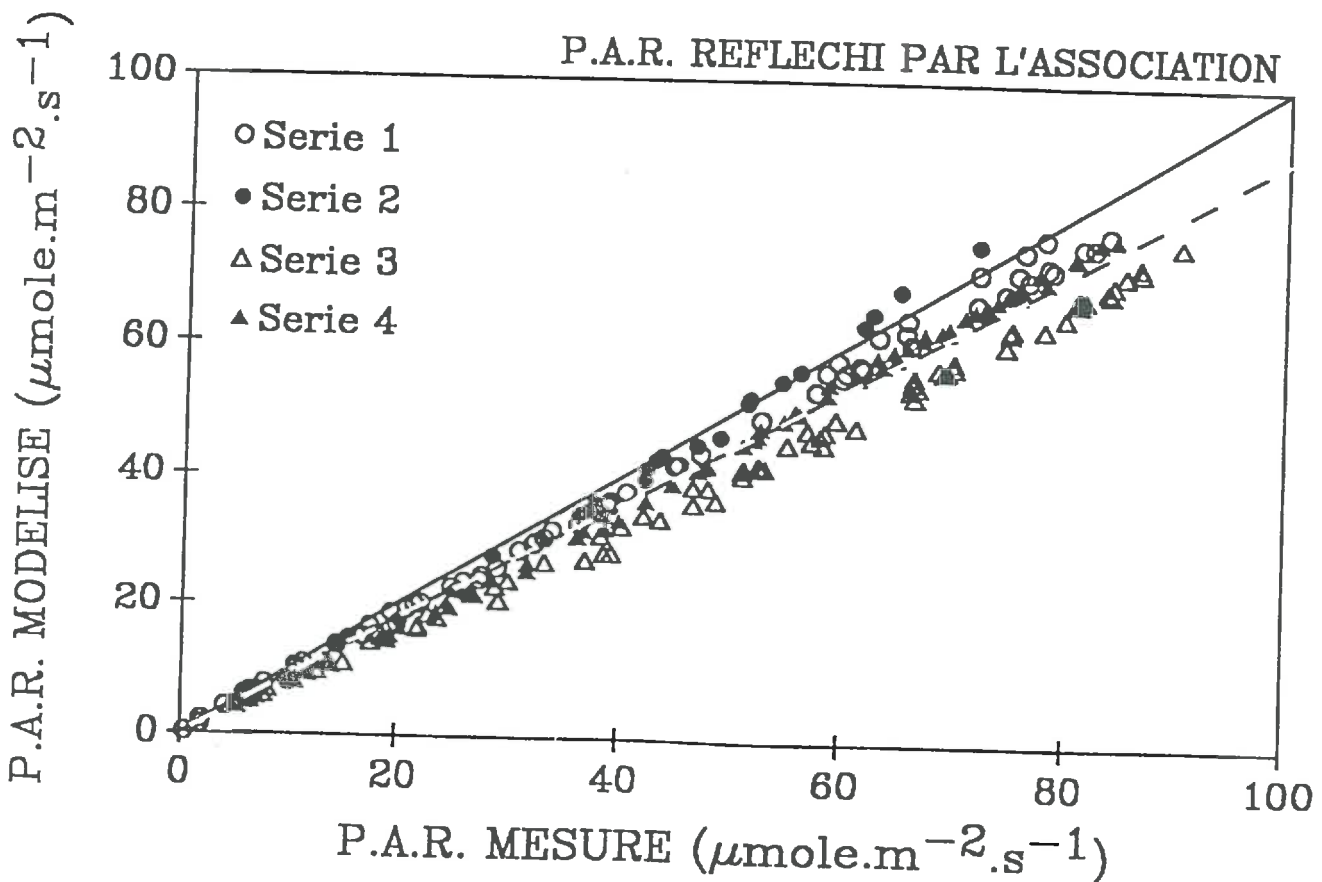


Figure II.11. Comparaison mesure/modèle pour le P.A.R. réfléchi par l'association durant les quatre séries de mesures.

Enfin ces différences confirment les difficultés à estimer le PAR transmis à l'aide de petits capteurs ponctuels, comme l'on déjà souligné, entre autres, Péch (1986), Cohen et Fuchs, (1987) et Myneni (1991).

### II.4.3. Validation du modèle

Nous avons effectué la validation du modèle en comparant les mesures aux données fournies par le modèle à quatre niveaux:

- le PAR transmis par l'arbuste,
- le PAR réfléchi par l'association,
- le PAR réfléchi par l'ensemble sol/graminée,
- le PAR absorbé par l'arbuste.

La comparaison s'effectue sur les trois jours qui encadrent la date des mesures biométriques pour les expérimentations 1, 3 et 4 et seulement pour la journée précédant les mesures biométriques pour l'expérimentation 2 à cause d'un problème électrique qui nous a fait perdre les données stockées (tableau I.2). Pour chaque niveau, nous comparons la moyenne des mesures obtenues dans les deux situations aux données fournies par le modèle.

#### II.4.3.1. Le PAR transmis

Le PAR transmis par *G. sepium* est bien estimé avec le modèle (figure II.10.) Le  $r^2$  de la régression est de 0,94 et la pente de cette droite de 0,94. L'analyse des résidus donne un écart moyen de  $30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , ce qui, est assez satisfaisant vis-à-vis de l'ordre de grandeur du PAR moyen transmis, mais qui pourrait être réduit si des divergences liés aux séries N° 1 et N° 4 n'étaient pas apparues.

Ces divergences sont dues, pour la série N° 1, au fait que, autour de midi, quatre des six SLAM se trouvaient à l'ombre alors que manifestement, avec un recouvrement de l'arbuste d'environ 50 % de la surface, trois auraient pu l'être. Ainsi la mesure est sans doute sous estimée.

Pour la série 4, c'est plutôt le phénomène contraire qui se produisait, à savoir la SLAM N° 1 d'un des emplacements se trouvait dans une tache de soleil, et ainsi augmente la moyenne du PAR transmis, pour ces périodes.

Ces deux événements traduisent encore une fois la difficulté de mesurer, in situ avec des capteurs ponctuels, la variabilité du rayonnement transmis entre les rangs, et les problèmes liés à l'établissement d'une moyenne en intégrant des mesures discrètes.

#### II.4.3.2. Le PAR réfléchi par l'association

Si l'on observe le graphique présenté figure II.11. on observe une assez bonne concordance entre la mesure et le modèle. Cependant le modèle semble sous-estimer le rayonnement réfléchi, la pente de la régression n'étant que de 0,89 ( $r^2 = 0,98$  et  $n = 240$ ). Si l'on s'intéresse plus particulièrement à chaque série, on constate que ce sont les données relatives à la série N° 3 qui divergent le plus du modèle. Le fait qu'à cette série corresponde l'IF de l'arbuste le plus faible influe peut être sur l'inclinaison des feuilles, et leur disposition, ce qui n'a pas pu être pris en compte dans notre modélisation.

Enfin il est important de souligner que les résidus ne sont en moyenne que de l'ordre de  $5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , ce qui est de l'ordre de précision des capteurs.

#### II.4.3.3. Le PAR réfléchi par la graminée

La figure II.12. représente le PAR réfléchi par le modèle en fonction de la mesure. La pente de la droite de régression est égale à 1,01 et le  $r^2$  à 0,95. L'analyse des résidus (moyenne =  $0.4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  et l'écart type de 4) montre que la différence entre la mesure et le modèle sont insignifiants. Cependant ces résultats proviennent d'une modélisation utilisant une

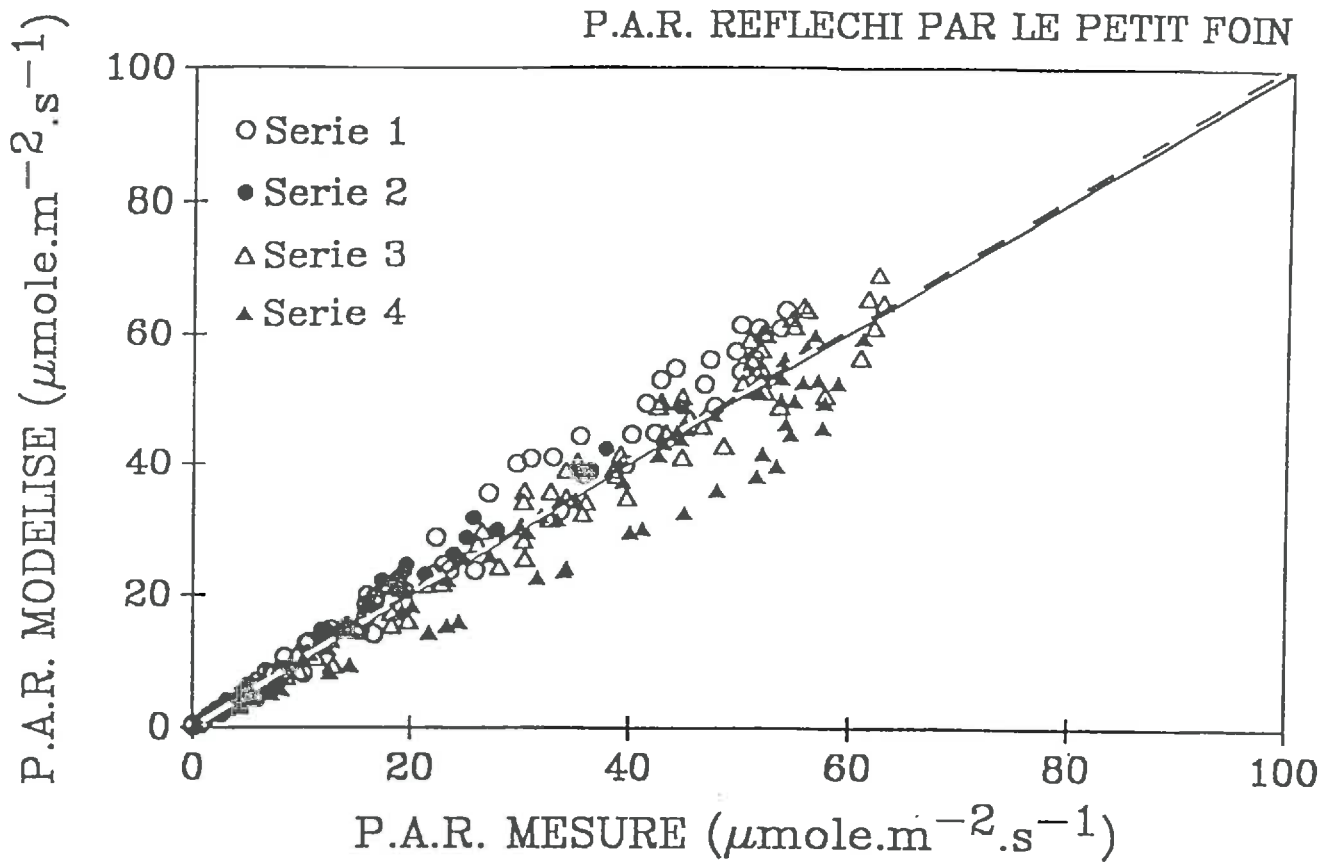


Figure II.12. Comparaison mesure/modèle pour le P.A.R. réfléchi par la graminée au cours des quatre séries de mesures.

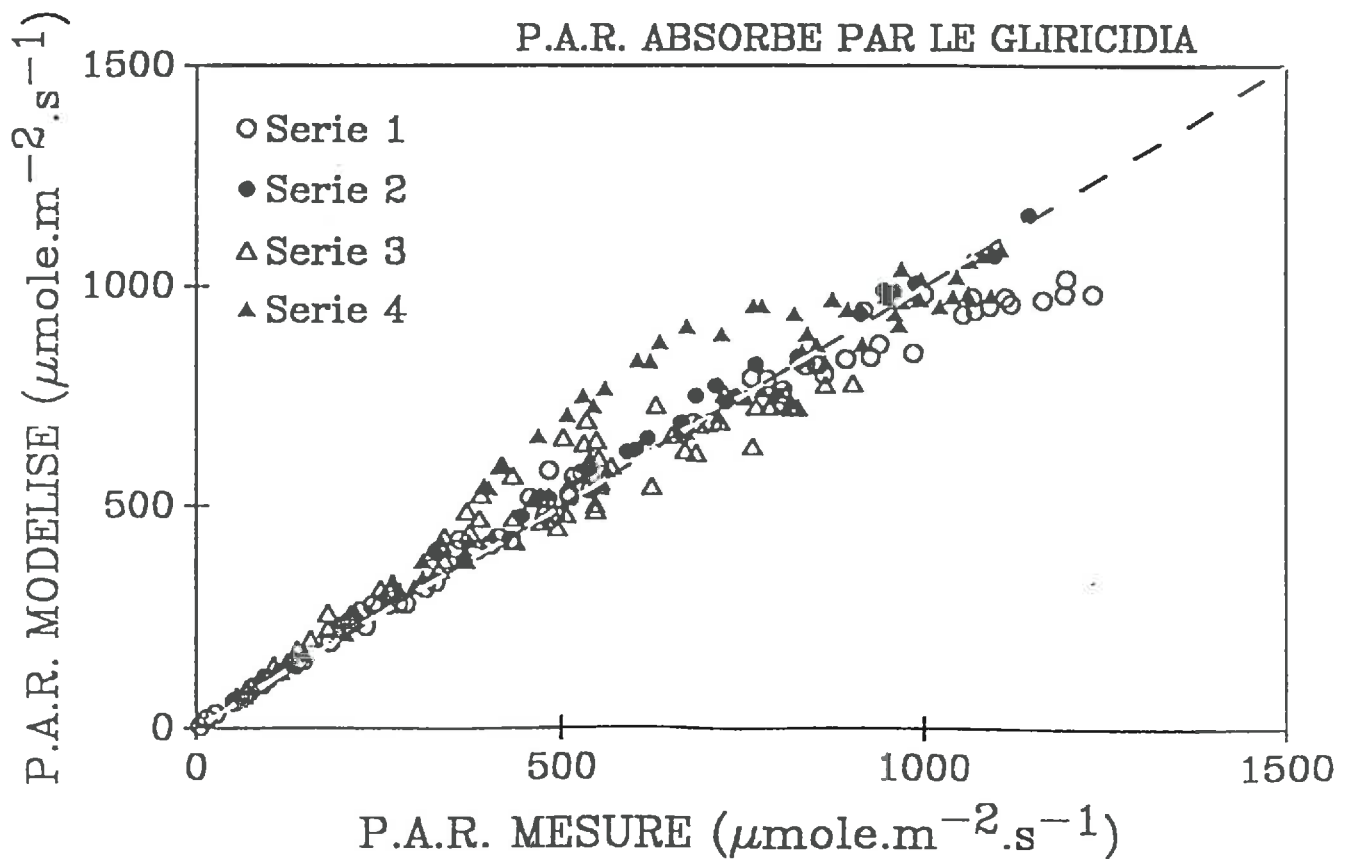


Figure II.13. Comparaison mesure/modèle pour le P.A.R. absorbé par l'arbuste au cours des quatre séries de mesures.

réflectance du petit foin de 0,17 au lieu de 0,12 mesuré. Ce choix offre une meilleure adéquation mesure modèle et peut se justifier par le fait que durant les périodes d'études, et particulièrement les périodes 3 et 4 le petit foin avait un aspect plus pâle, plus jaunâtre que lorsque les mesures de réflectance transmittance ont été effectuées en décembre. On sait en effet (Gausman, 1985) que la réflectance des feuilles augmente avec la diminution de leur teneur en eau.

Toutefois en utilisant une réflectance/transmittance de 0,12, même si la pente de la relation modèle/mesure tombe à 0.77, la moyenne des résidus reste très faible, de l'ordre de  $7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

#### II.4.3.4. Le PAR absorbé par l'arbuste

Le PAR absorbé par le gliricidia (PAR abs gl) a été estimé à partir des moyennes des mesures du PAR incident (PAR inc), du PAR réfléchi par le petit foin (PAR ref pf), du PAR transmis par le gliricidia (PAR tra gl) et du PAR réfléchi par l'association (PAR ref as) comme suit (Varlet-Grancher et Bonhomme, 1974):

$$\text{PAR abs gl} = \text{PAR inc} - \text{PAR tra gl} - \text{PAR ref as} + \text{PAR ref pf} \quad (\text{II.17.})$$

La figure II.13. nous montre une excellente relation entre la mesure et le modèle (pente = 1,  $r^2 = 0,94$   $n = 240$ ). La moyenne des résidus est de  $16 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , ce qui est acceptable vis-à-vis de l'ordre de grandeur du PAR absorbé avec une moyenne aux environs de  $350 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Si l'on analyse chaque expérimentation, on remarque 2 phénomènes:

- pour la série 1 un plateau pour les fortes valeurs
- pour la série 4 une surestimation des valeurs calculées pour les valeurs comprises entre 400 et  $1000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

L'origine de ces divergences trouve son explication dans notre mode de calcul du PAR absorbé, et dans la variabilité de la mesure du PAR transmis sous la canopée de l'arbuste. En effet nous avons vu au paragraphe II.4.3.1. que le PAR transmis était sous-estimé pour la série N° 1 et sur-estimé pour la série N° 3. Avec notre procédure d'estimation du PAR absorbé, équation II.17., on conserve les biais liés aux mesures, ainsi l'estimation calculé du PAR absorbé est respectivement sur-évalué et sous-évalué pour les séries N° 1 et N° 4.

## II.5. Conclusion

La structure de notre couvert, même si elle paraît restreinte, semble représentative des associations de ce type conduites sans apport d'engrais et sans irrigation sous les tropiques. La variabilité du PAR transmis entre les rangs est d'autant plus importante que le gliricidia est développé. Ces différences peuvent engendrer des changements de comportement, comme la modification du coefficient de partage des assimilats et ainsi expliquer, au moins en partie, le fort développement des limbes du petit foin sous le rang. L'utilisation de la seule moyenne du PAR transmis n'est donc pas suffisante pour juger des conséquences possibles.

Enfin, les mesures de rayonnement auraient sans doute gagnées à être acquises avec des systèmes mobiles pouvant mieux intégrer l'hétérogénéité du couvert.

La concordance entre les mesures et le modèle est intéressante, quel que soit le niveau de comparaison. La validation du modèle, dans le domaine du PAR, est donc acquise pour ce type de culture bistratifiée.

Cette validation, effectuée uniquement dans le domaine du PAR, est également encourageante pour l'utilisation du modèle avec l'ensemble du rayonnement, puisque les formalismes sont les mêmes quel que soit le domaine de longueur d'onde. Une comparaison mesure/modèle du rayonnement net sera présenté dans le paragraphe IV.5.2.

L'intérêt du modèle, comme outil de simulation sera également abordé dans le dernier chapitre.



### III. RESISTANCE STOMATIQUE

La modélisation de la transpiration passe par la connaissance des facteurs du milieu, et principalement du rayonnement. Elle nécessite également la connaissance de l'aptitude de la plante à réguler, plus ou moins bien, cette perte d'eau en fonction des conditions microclimatiques auxquelles elle est soumise.

Le stomate est donc cette interface privilégiée entre la plante et l'atmosphère. C'est un "lieu de passage" pour l'eau mais également pour l'oxygène et le gaz carbonique, entre autres, mais ces deux derniers aspects ne seront pas développés ici.

Ce chapitre, réservé à l'étude de la résistance stomatique débutera par un rappel bibliographique. Nous présenterons ensuite la méthode utilisée pour acquérir les données. Enfin, dans une dernière partie, nous décrirons la modélisation telle qu'elle a été envisagée.

#### III.1. Rappels bibliographiques

##### Description

Le stomate est constitué de deux cellules stomatiques chlorophylliennes délimitant une ouverture, l'ostiole. C'est un élément d'environ 10 à 30  $\mu\text{m}$  de longueur. La paroi des cellules stomatiques est plus épaisse sur les faces qui délimitent l'ostiole (Heller, 1984).

##### Mise en place

Pour les dicotylédones, la mise en place des stomates est conduite sous l'action conjointe du potentiel génétique et de l'action des facteurs environnementaux. Pour les graminées, le schéma de mise en place des stomates semble uniquement fixé génétiquement (Schoch, 1978).

##### Caractérisation du comportement stomatique

La caractérisation du comportement stomatique d'une espèce peut se traduire:

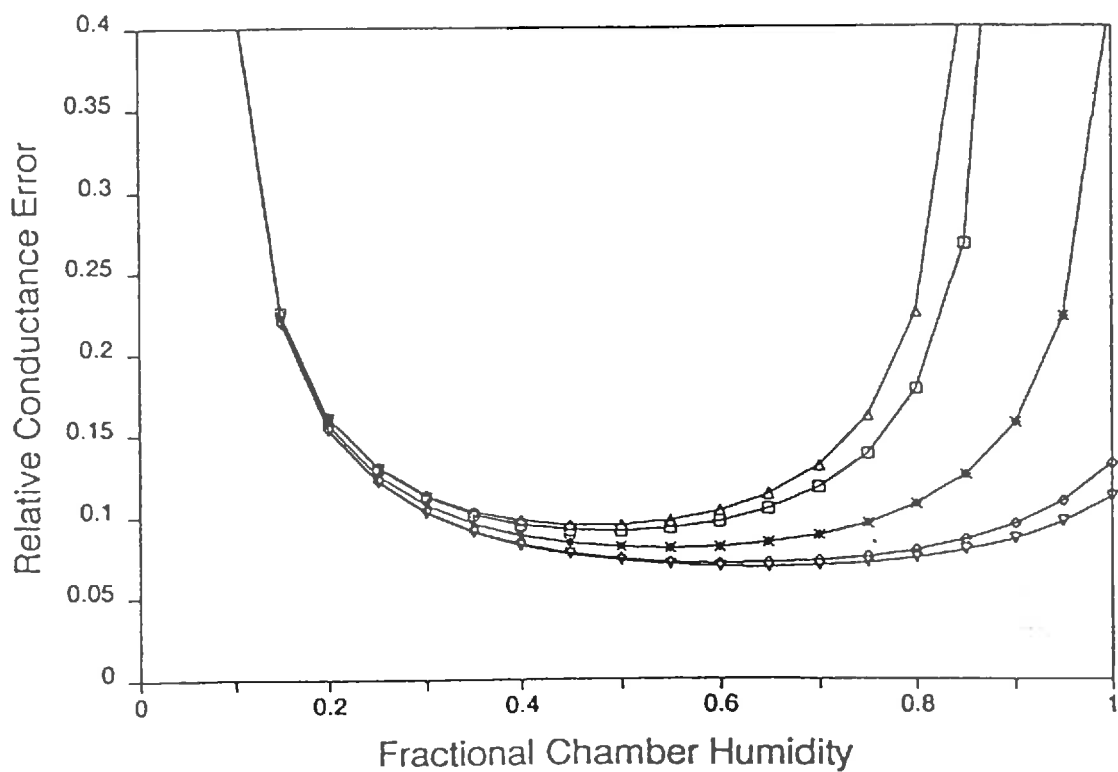
- par le nombre de stomates présents: on parle ainsi de la densité stomatique, ou de l'indice stomatique d'une espèce (Schoch, 1978);
- par l'état dans lequel il se trouve (plus ou moins ouvert), que l'on traduira en terme de conductance stomatique en  $\text{m.s}^{-1}$  ou en  $\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , ou de résistance ( $\text{s}.\mu\text{mole}^{-1}.\text{m}^{-2}$ ,  $\text{s.m}^{-1}$ ), et que l'on estime avec un poromètre.

#### III.1.1. Densité et indice stomatiques

La densité stomatique représente le nombre de stomates par  $\text{mm}^2$  de surface foliaire. On précise, en général, la face sur laquelle le comptage a été effectué.

En effet, il existe des espèces hypostomatiques, c'est-à-dire des espèces qui ne possèdent des stomates que sur la face inférieure de la feuille et des espèces amphistomatiques qui, elles, comportent des stomates sur les deux faces.

Le tableau III.1. donne quelques exemples d'espèces aux numérations contrastées. En règle générale le nombre de stomates est supérieur sur la face inférieure, le cas du blé et de la luzerne sont des exceptions.



**Figure III.1.** Erreur relative de la conductance due à une erreur de 2 % de l'humidité relative, pour deux températures de l'air, et une température de feuille inférieure, égale, ou supérieure à celle de l'air. Température de l'air 20 °C, température de la feuille 18 °C (o), 20 °C (+), 22 °C (◇), température de l'air 40 °C, température de la feuille 37 °C (Δ), 40 °C (x) et 43 °C (▽). Quand les feuilles sont à la température de l'air, à 20 °C comme à 40 °C, les courbes se confondent (d'après McDermitt, 1990).

Tableau III.I. Densité stomatique de quelques espèces par mm<sup>2</sup> (d'après Heller 1984).

Espèce	Face supérieure	Face inférieure
Blé	33	14
Maïs	52	68
Tomate	12	130
Luzerne	170	140
Pommier	0	300

L'indice stomatique, qui représente en pourcentage la densité relative du nombre de stomates par rapport au nombre total de cellules, est également un bon outil d'analyse de la stratégie des espèces. Ce ratio, indépendant de l'expansion cellulaire est ainsi utilisable sur tous les types d'organes, quel que soit leur état de développement.

### III.1.2. La mesure de la conductance stomatique

La mesure de la conductance stomatique s'effectue avec un poromètre. Il existe deux types principaux de poromètre (McDermitt, 1990):

- ceux qui estiment la conductance à partir de l'augmentation de l'humidité de la chambre de mesure,
- ceux qui estiment la conductance à partir de la valeur du flux d'air sec destiné à maintenir l'humidité de la chambre constante, et égale à celle de l'environnement mesuré avant la mesure.

Quel que soit le type d'appareil il est important de respecter les consignes strictes rappelées, entre autres, par McDermitt (1990) et Turner (1991). Ils recommandent:

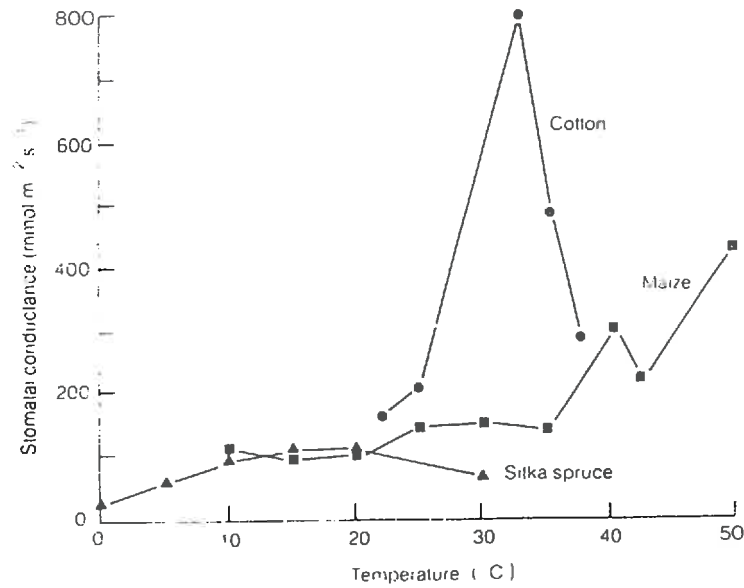
- d'effectuer des calibrations régulières;
- de s'assurer que les températures de la feuille et de l'appareil soient similaires, ainsi une différence de 2 °C entraîne une erreur relative de la conductance de 10 %. Ce phénomène est accentué si l'humidité de la chambre est importante et si la température de la feuille est inférieure à celle de l'air. Dans ce cas là, on peut aboutir à une erreur atteignant 100 % (McDermitt, 1990, Turner, 1991). La figure III.1. illustre bien la dérive possible;
- d'effectuer une mesure aussi rapidement que possible, car même si la mesure est censée ne pas évoluer, l'insertion de la feuille dans la chambre de mesure provoque des variations de température, de rayonnement dont on ne connaît pas vraiment les conséquences sur la conductance (Idso et al., 1988, Haegelin, 1992). La réponse des stomates aux changements microclimatiques, est fonction des espèces. Le temps de réponse aux variations de rayonnement serait de l'ordre de 20 à 30 s. (Turner, 1991), tandis que Day (1977) affirme que la conductance stomatique est stable au-delà de 120 s. dans un poromètre;
- de proscrire les mesures si de l'eau libre est présente sur la feuille;
- d'être attentif aux problèmes liés à la variabilité de la conductance en fonction de la position de la mesure sur la feuille.

Quoiqu'il en soit et quelles que soient les précautions prises, l'estimation au champ de la conductance reste une mesure délicate, entachée d'une incertitude d'environ 10 % (Turner, 1991).

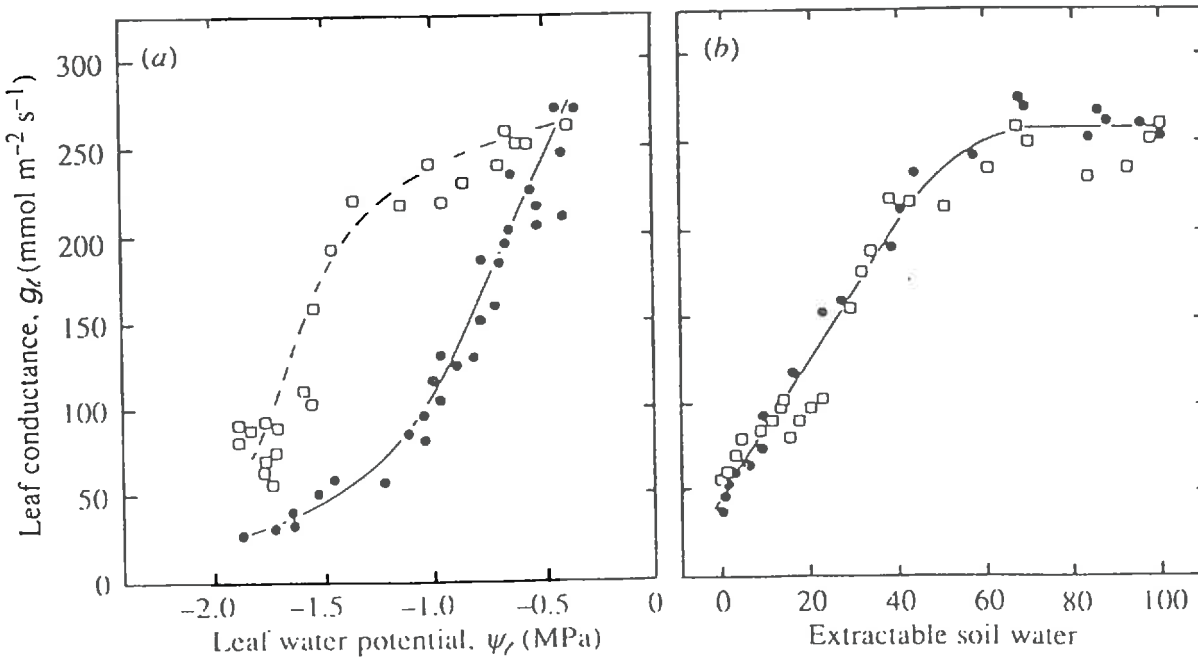
### III.1.3. Influence des facteurs externes

Des études en conditions contrôlées révèlent que la conductance stomatique varie considérablement avec la quantité de rayonnement, l'humidité relative de l'air, la température, l'état hydrique du sol ou de la plante, la concentration en CO<sub>2</sub> et la teneur en polluant de l'air (O<sub>3</sub>, SO<sub>2</sub>...). Ces deux derniers paramètres ne seront pas abordés dans la mesure ou:

- ces problèmes de pollution épargnent encore la Guadeloupe.



**Figure III.2.** Influence de la température sur la conductance de trois espèces (d'après Turner, 1991).



**Figure III.3.** (a) Relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire de *Nerium oleander* lorsque la réserve utile en eau du sol diminue, et que la plante est maintenue dans une atmosphère avec un déficit de pression de vapeur de 10 Pa.kPa<sup>-1</sup> (●) ou de 30 Pa.kPa<sup>-1</sup> (◻). (b) Les mêmes données redessinées en fonction du pourcentage d'eau disponible (d'après Jones, 1992).

– la variation de leur concentration est supérieure au pas de temps de notre étude.

Nous n'examinerons que l'influence des paramètres ayant une variabilité journalière importante.

### Le rayonnement

A l'exception des plantes de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism) qui ouvrent leurs stomates la nuit, la plupart ouvrent leurs stomates en réponse à la lumière et les ferment la nuit. L'ouverture et la fermeture des stomates seraient contrôlées par la turgescence de cellules de garde, elles-mêmes sous le contrôle d'une pompe "proton-potassium" (Baldocchi et al., 1991). L'ouverture maximale, a lieu lorsque le PAR est supérieur à  $400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Jones, 1992). Cette valeur dépend des espèces et du type de feuilles, les feuilles d'ombre ayant une réponse plus rapide que les feuilles de lumière (Turner, 1991, Jones, 1992).

Les stomates sont particulièrement sensibles à la lumière bleu, et peu au rouge. La vitesse de réponse varie de quelques secondes chez le maïs, à plus de 40 minutes chez un peuplier (Turner, 1991).

L'ouverture des stomates semblerait, chez certaines espèces, toujours plus rapide que leur fermeture (Turner, 1991), ce qui peut rendre les mesures délicates lors de passages nuageux nombreux, comme c'est le cas à la Guadeloupe.

### La température

En règle générale, la conductance stomatique augmente avec la température, jusqu'à un maximum avant de décroître pour des températures plus fortes (Jarvis, 1976, Turner, 1991). L'optimum varie en fonction des espèces comme l'illustre la figure III.2.

Les études sont toutefois contradictoires, car pour avoir une idée uniquement de l'effet de la température, il faut que les autres paramètres, et le rayonnement en particulier, soient fixes, ce qui n'est pas le cas en conditions naturelles (Jones, 1992).

### L'humidité de l'air

Chez la plupart des espèces, la conductance stomatique diminue avec l'accroissement du déficit de pression de vapeur entre la feuille et l'air (Baldocchi et al., 1991). Cette affirmation est vraie pour des pas de temps et pour un déficit de saturation faible; au delà, on assiste à une perte d'eau des cellules de garde du stomate, puis à la fermeture du stomate.

Idso et al. (1988) semblent être les seuls à indiquer que la conductance au champ ne serait pas affectée par le déficit de pression de vapeur.

Les trois facteurs sont souvent très liés, et les phénomènes de régulation en retour sont très fréquents (Baldocchi et al., 1991).

### L'état hydrique du sol

Que ce soit un phénomène direct ou non, le statut hydrique du sol influence la conductance stomatique (Turner, 1991, Tardieu et al., 1992, par exemple). Chez plusieurs espèces la diminution de la conductance intervient lorsque la moitié ou les deux-tiers de l'eau du sol a été utilisée (Turner, 1991) (figure III.3.).

L'excès d'eau au niveau des racines provoque également une diminution de la conductance stomatique (Bradford et Hsiao, 1982).

### Influence de facteurs propres à la plante

La conductance des très jeunes feuilles d'espèces annuelles ou même d'arbres est souvent plus faible que celle de feuilles adultes. Elle diminuera à nouveau lors de la sénescence de la feuille (Turner, 1991).

Les proportions de phyto-hormones, elles même sous la dépendances de nombreux facteurs, influent également sur la conductance.

Enfin, l'histoire de la plante peut jouer également un rôle sur la vitesse et la nature de la réaction face à des changements microclimatiques (Turner, 1991).

### III.1.4. La modélisation du comportement stomatique

Face à la difficulté d'appréhender in situ la conductance stomatique (lourdeur d'acquisition des données, variations importantes au cours de la journée), la modélisation apparaît dans ce cas d'une grande utilité.

Deux approches permettent d'aboutir à la connaissance de la conductance stomatique d'un couvert (Baldochi et al., 1991):

- l'approche "bottom-up", elle utilise les données relatives à la feuille, et les facteurs de contrôle liés à la micrométéorologie pour aboutir à la conductance du couvert;
- l'approche "top-down", elle déduit la conductance du couvert, assimilé à une grosse feuille, des équations du bilan d'énergie.

Nous ne développerons pas les différents aspects de cette technique intégratrice (Baldochi et al., 1991) dans la mesure où nous ne l'avons pas utilisée, l'adaptation à notre type de couvert étant délicate.

L'approche "bottom-top" se doit donc d'intégrer les différents paramètres influençant la conductance stomatique comme nous l'avons vu précédemment. Lynn et Carlson (1990) recensent 3 types de modèles reliant ces paramètres de façon:

- additive (Federer, 1979),
- multiplicative (Jarvis, 1976; Kim et Verma, 1991),
- mixte (Singh and Sziecz, 1980).

Ces modèles sont encore trop empiriques, il est donc difficile de savoir quel type de modèle est le plus adéquat.

Nous avons retenu ici l'approche qui semble la plus utilisée (Jarvis, 1976; Lynn et Carlson, 1990; Kim et Verma, 1991), il s'agit de celle de type multiplicatif.

Les paramètres les plus souvent utilisés, sont le PAR, le déficit de pression de vapeur saturante (D), l'état hydrique du sol ou de la plante (par exemple avec l'estimation du potentiel hydrique foliaire,  $\psi_l$ ), la température de l'air ( $T^\circ$ ), et la concentration en CO<sub>2</sub> (C) (Lynn et Carlson, 1990). Jarvis (1976) propose un modèle multiplicatif ayant la forme suivante:

$$g_s = g_s(\text{PAR}) * f_1(D) * f_2(\psi_l) * f_3(T^\circ) * f_4(C) \quad (\text{III.1.})$$

Les valeurs des fonctions 1 à 4 sont comprises entre 0 et 1 et pondèrent ou non la conductance,  $g_s$ , calculée à partir du PAR suivant l'équation III.2. d'une hyperbole:

$$g_s = a_1 * \text{PAR} / (a_2 + \text{PAR}) \quad (\text{III.2.})$$

$a_1$  et  $a_2$  sont calculés empiriquement.  $a_1$  représente la valeur limite (asymptotique) de  $g_s$  quand le PAR tend vers l'infini, et  $a_2$  caractérise la pente de la réponse au PAR.

Pour le déficit de saturation de l'air on trouve une décroissance curviligne de  $g_s$  avec l'augmentation du déficit de saturation, d'équation:

$$f_1(D) = 1 / (1 + a_3 * D) \quad (\text{III.3.})$$

où  $a_3$  est une constante.

Enfin pour estimer la réponse de  $g_s$  au potentiel on utilise une relation linéaire. Pour augmenter la précision de la relation, Norman et Polley (1989), proposent même une fonction discontinue, du type:

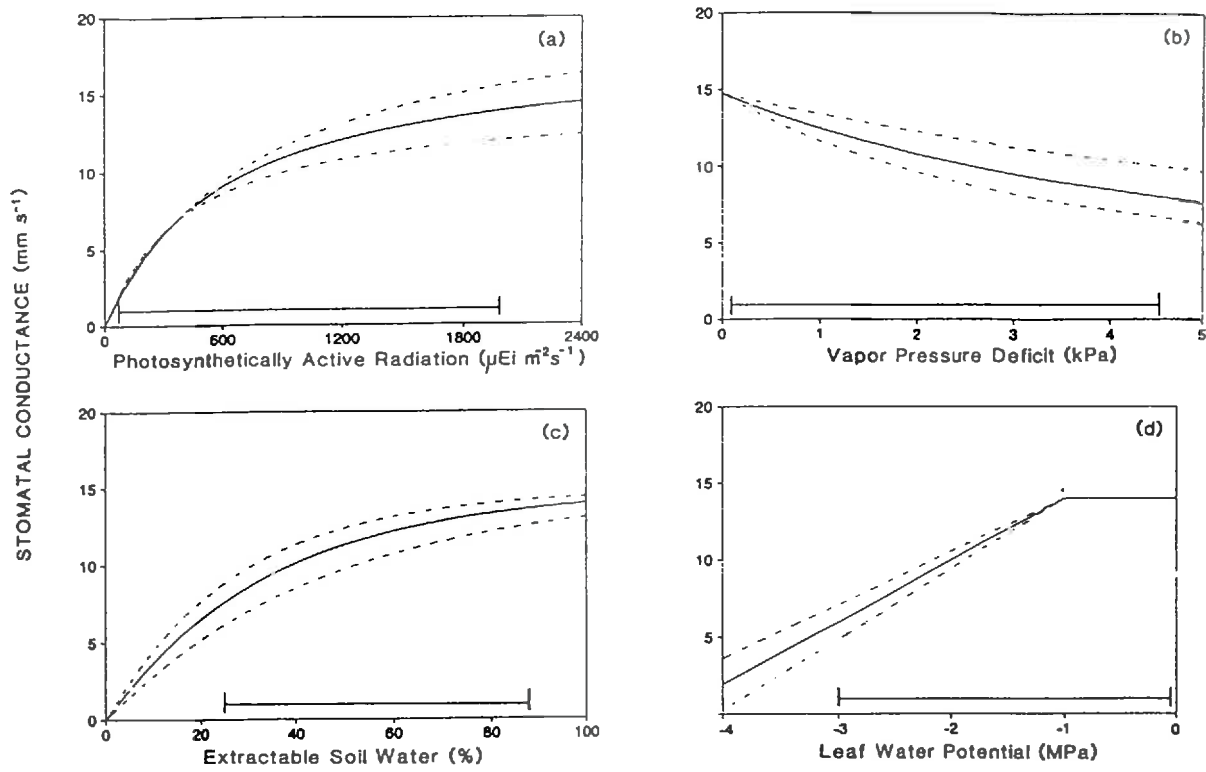


Figure III.4. Exemple de la réponse stomatique aux différents paramètres utilisé dans une modélisation de type multiplicatif chez *Andropogon gerardi* (d'après Kim et Verma, 1991).

$$\begin{aligned}
 f_2(\psi) &= 1 && \text{pour } \psi > -1 \text{ MPa} \\
 f_2(\psi) &= 1 + a_4 \psi && \text{pour } \psi < -1 \text{ MPa}
 \end{aligned}
 \tag{III.4}$$

Suivant l'échelle à laquelle on travaille, on constate que la gamme de variation des températures n'entraîne pas de modification de  $g_s$ , ainsi  $f_3 = 1$  (Kim et Verma, 1991). De plus, au champ, à l'échelle d'une repousse par exemple, la modification de la teneur en  $CO_2$  est négligeable (Jarvis, 1976), donc  $f_4 = 1$  également.

La figure III.4. illustre un exemple de modélisation de type multiplicatif sur une graminée C4, sous climat tempéré. Il est important de souligner qu'un tel modèle multiplicatif suppose qu'il n'y ait pas d'interaction entre les différents facteurs (Jarvis, 1976; Boulard et al., 1991) ce qui n'est sans doute pas le cas pour les trois facteurs climatiques.

Avec un tel outil, on parvient à modéliser le comportement stomatique de l'ensemble du couvert, sous réserve bien sûr que l'on connaisse les conditions microclimatiques à chaque niveau auquel on souhaite travailler (par exemple, feuilles à l'ombre ou au soleil).

## III.2. Matériel et méthodes

L'établissement d'un modèle de conductance stomatique de type multiplicatif nécessite l'acquisition de nombreux paramètres. Deux appareils ont été utilisés, la chambre à pression et le poromètre.

### III.2.1. Mesures de potentiel hydrique foliaire

Nous avons, au cours des quatre séries, d'études procédé au suivi du potentiel hydrique des feuilles adultes (voir figure III.5. a et b). Chaque jour vers 4 h 30, 8 h 30, 12 h 30 et 16 h 30 nous avons estimé le potentiel hydrique des feuilles adultes (moyenne de 4 à 7 feuilles) du petit foin pur (PFpur), du petit foin associé, à l'ombre du rang et entre les rangs (PFrang et PFinter) et des feuilles ensoleillées du gliricidia (GL). Nous avons utilisé une chambre à pression de type Scholander (PMS, Oregon, U.S.A.). Son principe est d'appliquer autour d'un organe sectionné une pression suffisante pour amener l'eau du xylème jusqu'à l'extrémité coupée de l'organe. Cette pression est égale et opposée au potentiel hydrique. Nous respectons les consignes établis par Turner (1981), à savoir:

- toujours utiliser le même type de feuille, prélevée au même niveau;
- ne procéder qu'à une seule section nette de l'organe;
- procéder à une mise en pression lente, inférieure à 1,5 MPa par minute;
- emballer, dans un plastique de type "cellophane", les limbes dès qu'il y a transpiration;
- réduire au minimum le temps entre le prélèvement et le début de la mesure.

### III.2.2. Mesures de conductance

Pour les mesures de conductance de feuilles au champ, nous avons utilisé un poromètre à état stationnaire Li-Cor 1600 (Nebraska, U.S.A.).

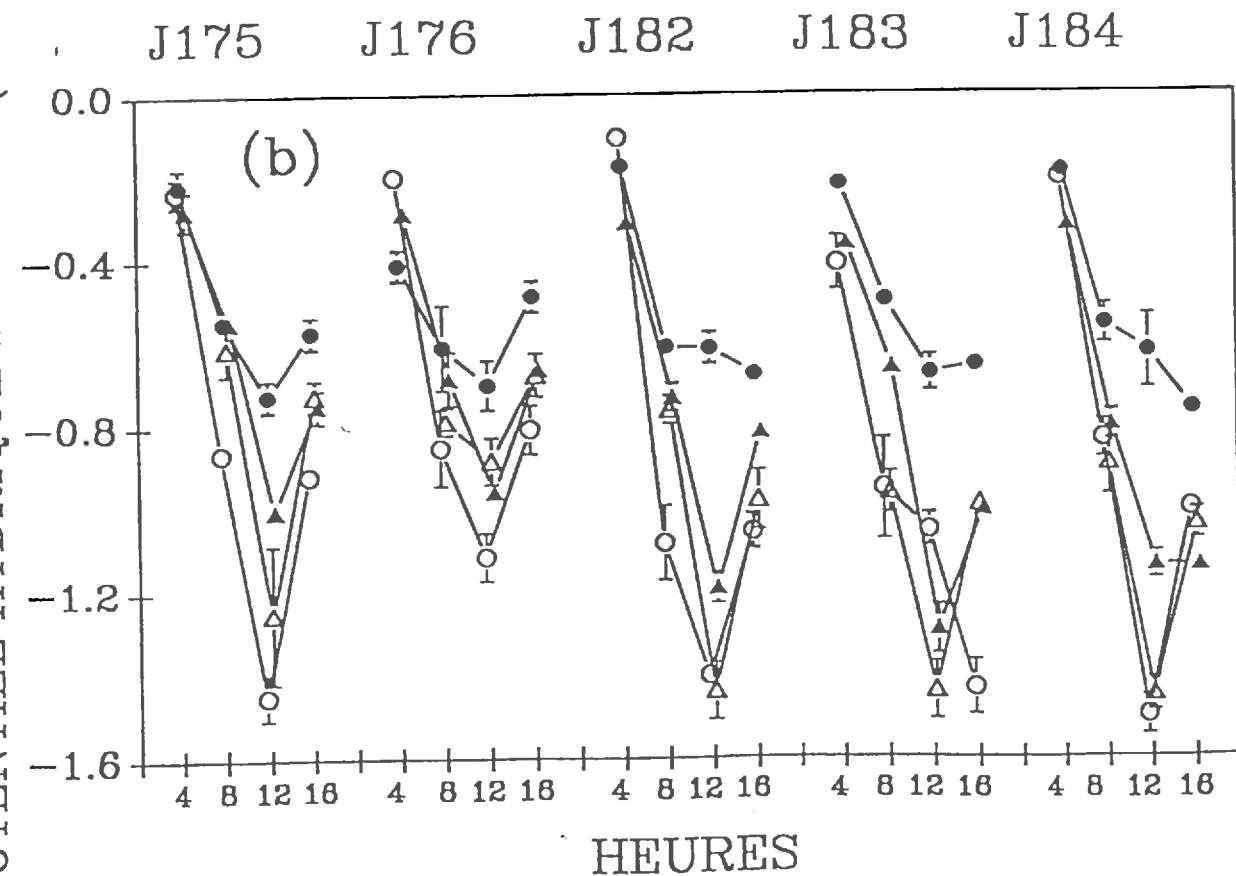
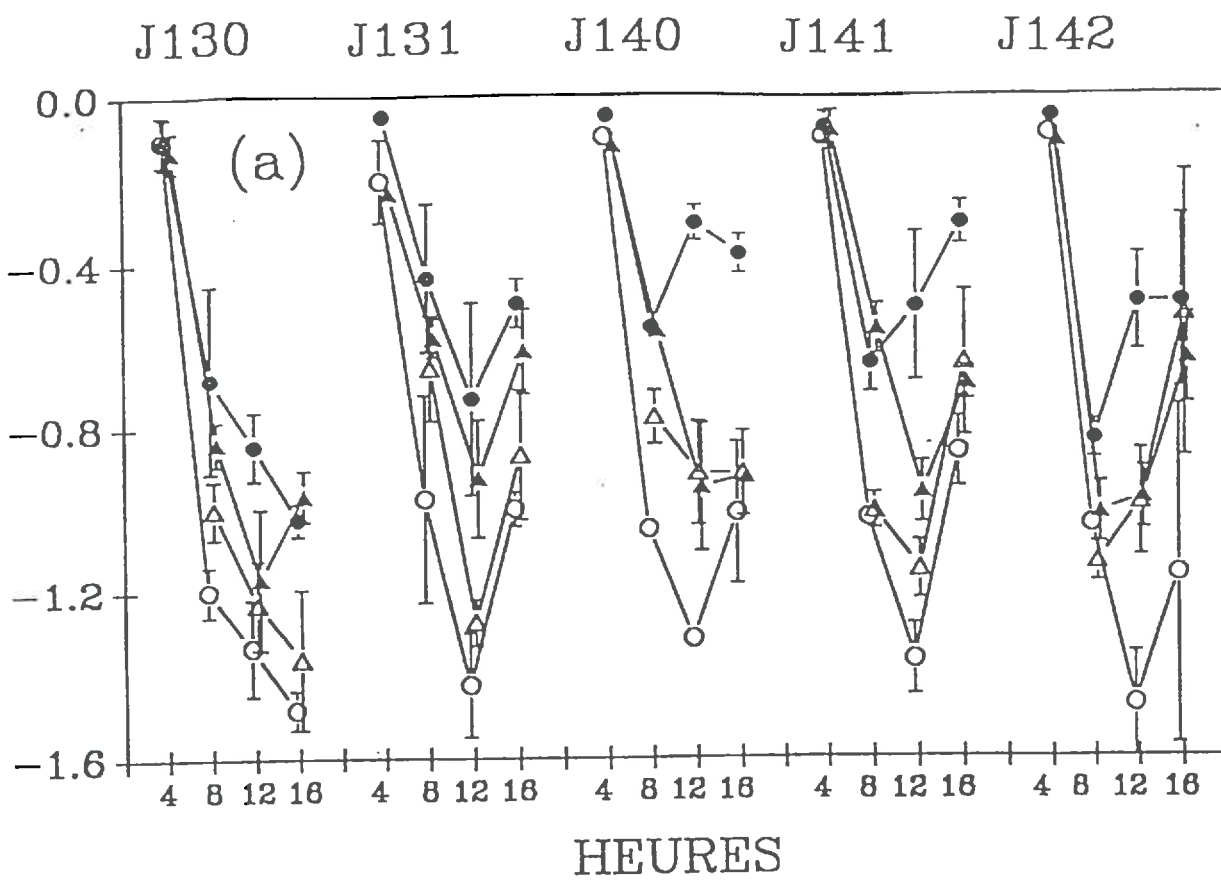
Durant deux jours pour les périodes 1 et 3 et trois jours pour les 2 et 4, nous avons enregistré régulièrement la résistance stomatique des feuilles de petit foin et de gliricidia. Le tableau I.2. présente les jours durant lesquels ont été effectuées les mesures. Le tableau III.2. reprend, pour chaque espèce, les trois localisations que nous avons retenues pour réaliser les mesures.

La mesure, effectuée environ toutes les 1 h ½, entre 9 h et 18 h pour éviter la rosée, consiste, pour chaque situation, à une série de 2 à 4 mesures. Durant les séries 2 et 3, nous enregistrons également la conductance des faces supérieures à un rythme moindre.

Le poromètre permettait l'enregistrement simultané de la conductance, de la température de surface de la feuille, de celle de l'air de la chambre de mesure, de l'humidité relative de l'air



POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE (MPa)



○—○ PF pur ●—● PF rang △—△ PF inter ▲—▲ Gliricidia

Figure III.5. Potentiel hydrique foliaire mesuré sur les feuilles de la graminée, pure, ou associée (sous le rang et au milieu du rang) et sur celles de gliricidia (a) durant les séries 1 & 2 et (b) durant les séries 3 & 4. Les barres représentent l'écart-type de la mesure effectuée sur 6 à 8 feuilles.

et du PAR. Nous avons réalisé la mesure de rayonnement en plaçant le capteur toujours horizontalement. Nous avons procédé ainsi par souci de simplification, d'une part à cause de la taille des feuilles de petit foin qui rendait impossible l'utilisation simultanée du poromètre et du capteur quantique selon l'orientation de la feuille, et d'autre part parce qu'il est plus facile de placer un capteur horizontalement que de le garder le temps de la mesure parfaitement parallèle à l'angle d'inclinaison de la feuille. Par conséquent nous introduisons un biais relatif à l'inclinaison des feuilles.

Tableau III.2. Localisation des mesures de conductance stomatique

Espèce	Code	Situation
Gliricidia	G 1	Tiers supérieur du couvert
	G 2	Tiers médian du couvert
	G 3	Tiers inférieur du couvert
Petit foin	PFrang	Petit foin associé sous le rang
	PFinter	Petit foin ass. dans l'inter-rang
	PFpur	Petit foin pur

Avec ces dix jours de données, nous en avons utilisé six pour établir le modèle et quatre pour le vérifier. C'est l'objet du paragraphe suivant.

### III.3. Résultats et discussion

#### III.3.1. Le potentiel hydrique foliaire

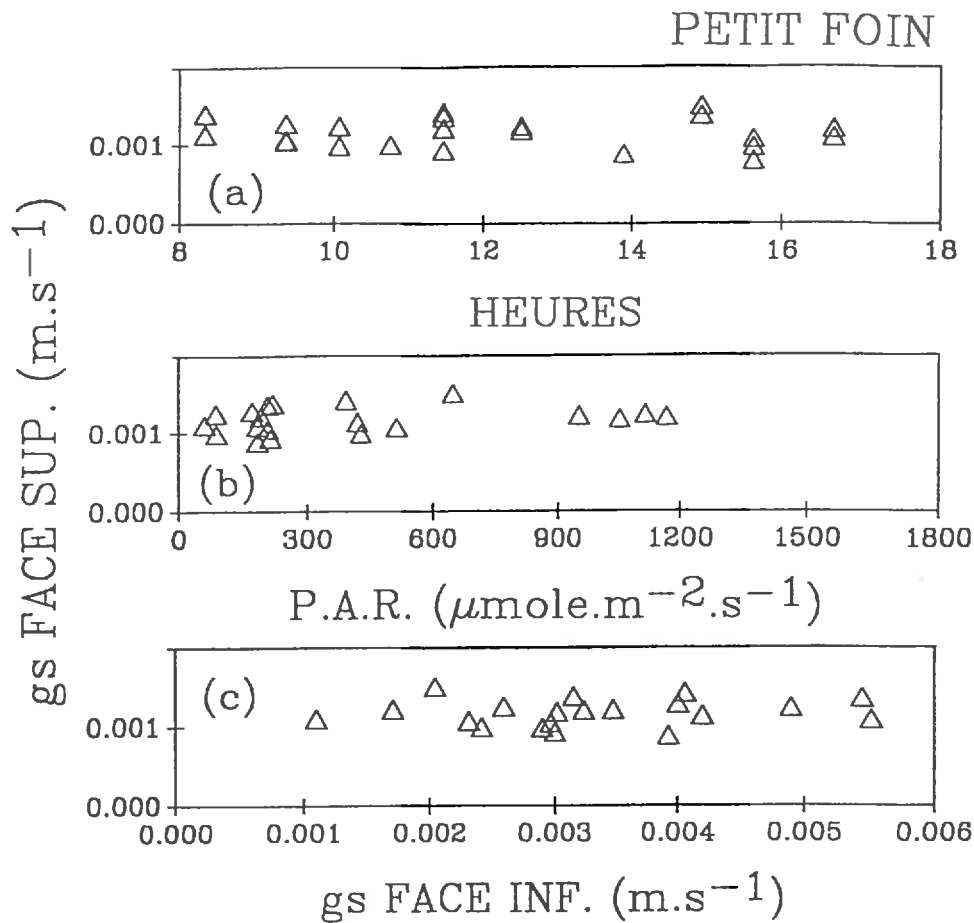
Lorsque l'on observe globalement les cinétiques de potentiel hydrique foliaire (figure III.5., a et b), nous constatons que le potentiel minimal du petit foin pur ensoleillé est de  $-1,5$  MPa, tandis que celui du gliricidia ne dépasse jamais  $-1,3$  MPa. L'ordre de grandeur des potentiels les plus négatifs est relativement élevé par rapport à celui des espèces tempérées. Leurs potentiels, lorsque le soleil est au zénith atteignent et dépassent  $-3$  MPa, par exemple pour la fétuque élevée (Onillon, 1993). Cela peut illustrer l'adaptation des espèces au milieu ainsi que leur efficacité à limiter les pertes en eau.

Si nous essayons d'établir un classement des situations, on observe (figure III.5.):

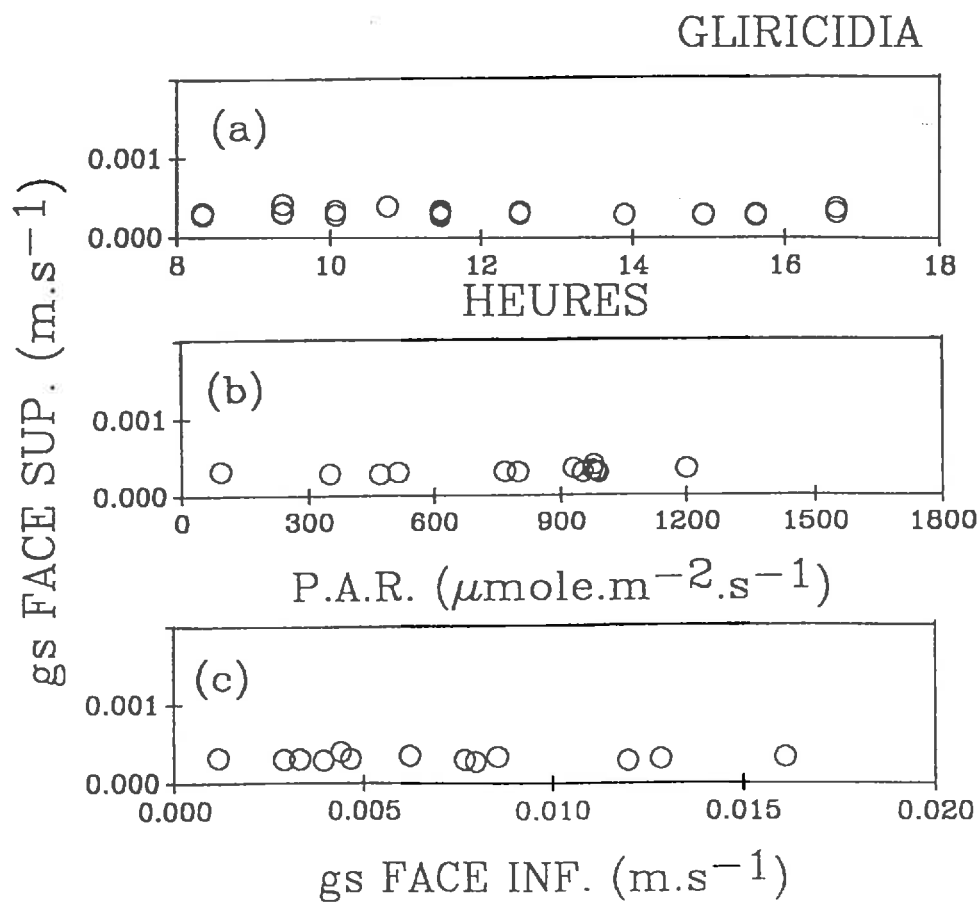
- que le petit foin pur a, presque systématiquement, le potentiel le plus négatif. Cette situation provient de la forte demande climatique, mais sans doute également de la relative faiblesse de la réserve en eau qu'il peut mobiliser.
- que le petit foin associé sous le rang a toujours un potentiel hydrique diurne plus favorable que celui associé dans l'inter-rang, alors que leur potentiel de base est le même (non montré sur les courbes). C'est donc l'effet ombrage qui intervient en diminuant la demande climatique pour cette situation.
- que le gliricidia a presque systématiquement le statut le plus favorable des trois situations associées. Cela signifierait qu'il utilise différemment la ressource en eau du sol, et, ou que la réserve dont il dispose est plus importante (meilleure prospection racinaire).

Nous observons également que ce sont le plus souvent les mesures relatives au petit foin associé, soit sous le rang ou dans l'inter-rang qui comportent les écart-types les plus importants. Cela peut s'expliquer:

- d'une part à cause de la difficulté à systématiquement prendre un échantillon ayant subi une même durée d'ensoleillement, ou d'ombrage;
- d'autre part du fait de la grande variabilité du PAR transmis.



**Figure III.6.** Conductance stomatique moyenne des faces supérieures des feuilles de petit foin (a), en fonction des heures de la journée (b), en fonction du P.A.R. incident et (c) en fonction de la conductance de la face inférieure.



**Figure III.7.** Conductance stomatique moyenne des faces supérieures des feuilles de gliricidia (a), en fonction des heures de la journée (b), en fonction du P.A.R. incident et (c) en fonction de la conductance de la face inférieure.

Enfin, nous remarquons que le potentiel de base des jours 175 et suivants (figure III.5.b) est plus négatif que celui des jours 130 à 142 (figure III.5.a), avec des potentiels moyens de l'ordre de  $-0,25$  MPa contre  $-0.1$  MPa. Ceci traduit bien un état de sécheresse plus important pour les séries 3 et 4.

### III.3.2. La conductance stomatique

La conductance stomatique calculée est la moyenne des conductances mesurées pendant l'intervalle d'une heure et demi. Nous ne distinguerons pas la conductance stomatique enregistrée dans chaque localisation. En effet, le "comportement" stomatique ne semble pas dépendre de la situation des plantes pour la graminée, ou de l'étage de végétation pour le gliricidia.

Nous allons examiner le comportement stomatique des faces supérieures dans un premier temps, puis celui des faces inférieures dans un second temps, et ce, pour les deux espèces.

#### III.3.2.1. Conductance des faces supérieures

La face supérieure est celle qui est le plus directement exposée aux rayons du soleil, et nous avons vu que c'est souvent celle qui possède le moins de stomates (Heller, 1984). Dans les études sur la conductance du couvert, on néglige souvent cette face car elle n'influe pas de façon significative sur la conductance de l'ensemble de la feuille (par exemple, Dufrène et Saugier, 1993). La face supérieure des feuilles de gliricidia est recouverte d'une cuticule assez épaisse, tandis que la face adaxiale du petit foin ne semble pas, elle, présenter à l'oeil de différence avec la face inférieure.

##### Concernant le petit foin

La figure III.6. présente, en (a), la cinétique de la conductance stomatique moyenne des faces supérieures enregistrée. En (b), la conductance est représentée en fonction du PAR incident. Nous ne pouvons pas dégager de tendance permettant de modéliser la conductance de cette face. Si l'on compare, en (c), la conductance de la face supérieure avec celle de la face inférieure, on ne remarque pas de corrélation, elle semble avoir un comportement indépendant. On pouvait en effet penser qu'il existait un lien entre le comportement stomatique des deux faces, comme cela a déjà été montré pour d'autres espèces (par exemple sur la tomate, Boulard et al., 1991).

La conductance moyenne est légèrement inférieure à  $1 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ , ce qui donne une résistance de l'ordre de  $1000 \text{ s.m}^{-1}$ .

##### Concernant le gliricidia

Les figures III.7. a, b et c reprennent comme pour la graminée les conductances des faces supérieures du gliricidia respectivement en fonction des heures de la journée, du PAR incident et de la conductance des faces inférieures. Là encore la conductance de la face supérieure semble peu variable et indépendante du PAR et du comportement de la face inférieure.

La conductance moyenne des faces supérieures se situe, quelle que soit la situation, autour de  $0,3 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$  soit une résistance de l'ordre de  $3300 \text{ s.m}^{-1}$ .

Les conductances des faces supérieures des deux espèces sont très contrastées, et ceci confirme l'appréciation visuelle à propos des cuticules des deux espèces.

#### III.3.2.2. Conductance des faces inférieures

Les faces inférieures possèdent chez la plupart des espèces le plus grand nombre de stomates (Heller, 1984) et c'est par cette face que l'essentiel des échanges plante-atmosphère s'effectue. Pour ces faces également, le PAR mesuré est le PAR incident, et non celui réellement reçu par la feuille.

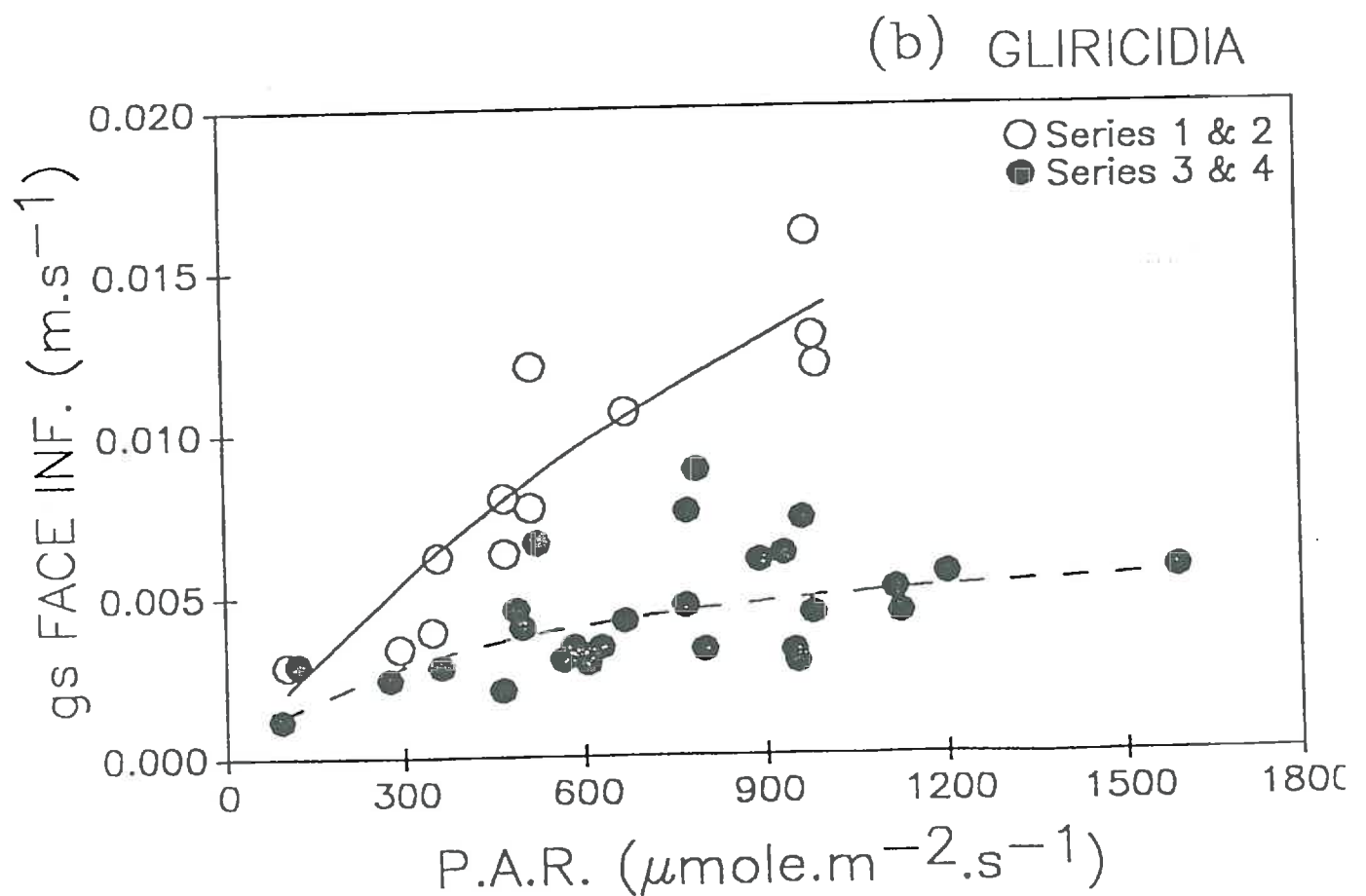
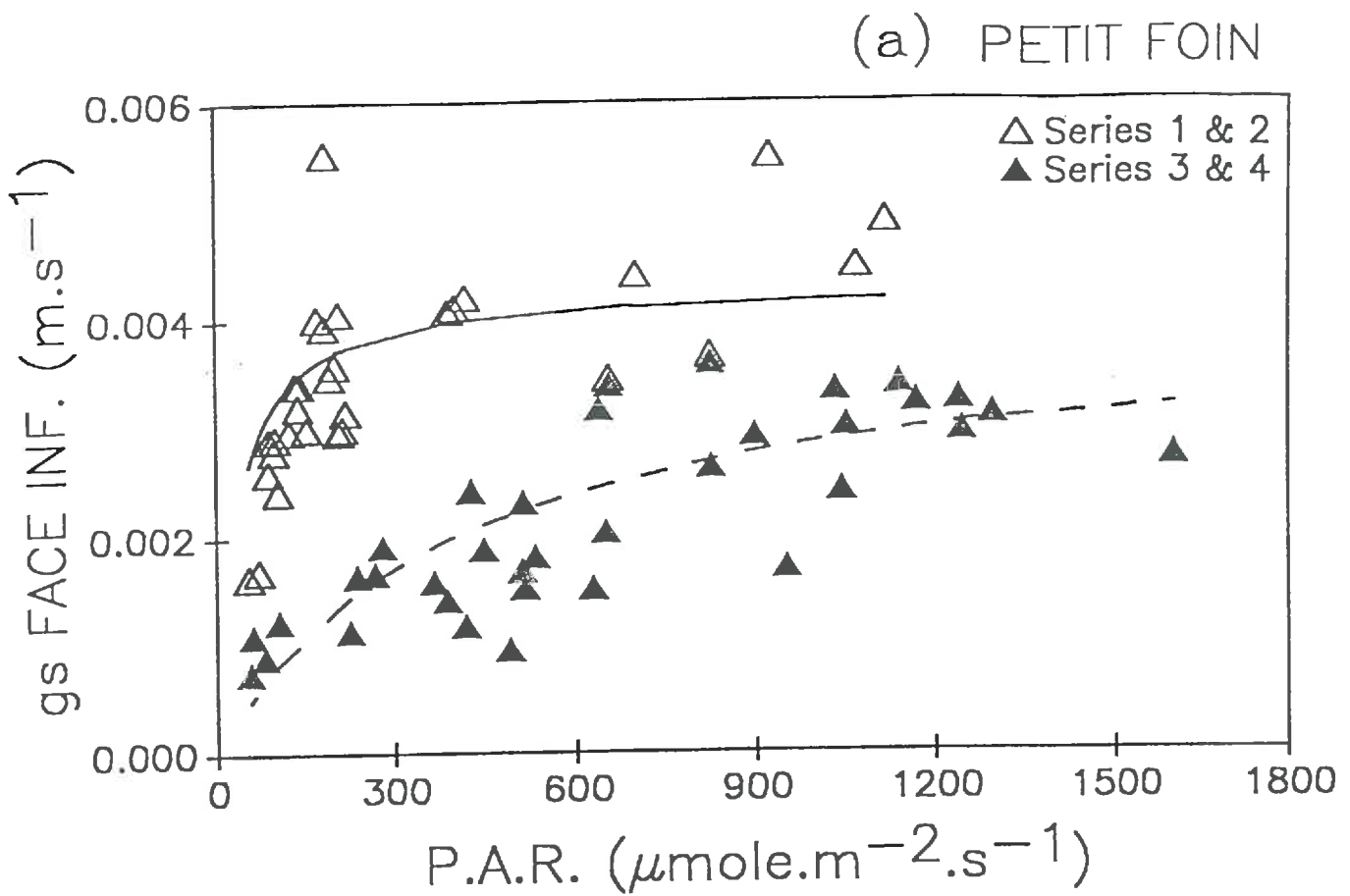


Figure III.8. Evolution, en fonction du P.A.R., de la conductance stomatique des faces inférieures (a), de la graminée et (b) de l'arbuste pour les séries 1 & 2 et 3 & 4. Les symboles représentent les mesures moyennes et les lignes le modèle.

### Concernant le petit foin

De la figure III.8.a., on dégage deux groupes de points, les conductances des séries 1 et 2 se trouvent plutôt en haut du graphique, avec des conductances plus fortes, et celles des séries 3 et 4 plutôt en bas du graphe.

La conductance des faces inférieures du petit foin varie de 1 à près de  $6 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ . Par rapport à la face supérieure, la conductance de la face inférieure est, au maximum, six fois plus importante. Pour essayer de mieux comprendre les différences de conductance stomatique entre les deux faces nous avons calculé les indices stomatiques de chaque face. La procédure et les résultats sont présentés en Annexe 1. La différence d'indice, en moyenne du simple au double entre les faces supérieure et inférieure, est bien un élément explicatif de la différence de conductance.

### Concernant le gliricidia

La figure III.8.b. illustre bien une différence de comportement stomatique entre les séries 1 & 2 et 3 & 4.

Lors des 2 premières séries, on observe que la conductance a tendance à augmenter avec la valeur du rayonnement incident, sans que l'on puisse dégager un plateau.

Au contraire durant les séries 3 et 4 la conductance, plus variable pour un même niveau de rayonnement, plafonne pour des valeurs de PAR supérieures à  $900 \mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

D'une façon globale, l'ordre de grandeur de la conductance évolue entre 1 et  $15 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ .

Comparée à la face supérieure, la conductance de la face inférieure est, au maximum, quatre fois plus importante.

Nous voyons que, pour les deux espèces, le comportement stomatique des deux faces est différent et indépendant d'une face à l'autre, mais en aucun cas on ne doit négliger la face supérieure; l'ordre de grandeur de sa conductance étant du même ordre que celui des faces inférieures en début et fin de journée, et au minimum de l'ordre de 15 % au moment de la conductance maximale de la face inférieure.

## III.3.3. Modélisation de la conductance

Au moment de la mise en place des mesures nous souhaitons réaliser un modèle de conductance stomatique de type multiplicatif pour chaque face des deux espèces.

### **III.3.3.1. Cas des faces supérieures**

Quelle que soit la période nous ne sommes pas parvenu à modéliser la conductance de la face supérieure, soit avec la conductance de la face inférieure, soit avec un paramètre du milieu; pour la graminée, comme pour l'arbuste.

Aussi, pour les périodes diurnes, nous avons choisi d'utiliser une conductance constante, quelle que soit la série, et quel que soit le niveau des paramètres (voir tableau III.3.).

### **III.3.3.2. Cas des faces inférieures**

Conformément à ce que laissait supposer les conductances moyennes des figures III.8. a et b, il a été nécessaire de scinder l'ensemble des données en deux groupes pour obtenir pour chaque période une modélisation satisfaisante.

Cette distinction correspond aux deux tendances que nous avons dégagées entre les potentiels hydriques de base des séries 1 & 2 et 3 & 4. Toutefois la prise en compte des potentiels de base n'a pas permis d'établir une seule modélisation pour l'ensemble des séries de mesures.

En essayant d'ajouter d'autres variables explicatives (déficit de saturation de l'air, température foliaire, potentiel hydrique foliaire) nous ne gagnons pas, non plus, en précision.

C'est donc uniquement en fonction du PAR que notre modèle a été établi. Il faut souligner que le PAR est sans doute le facteur microclimatique dont la variation est la plus

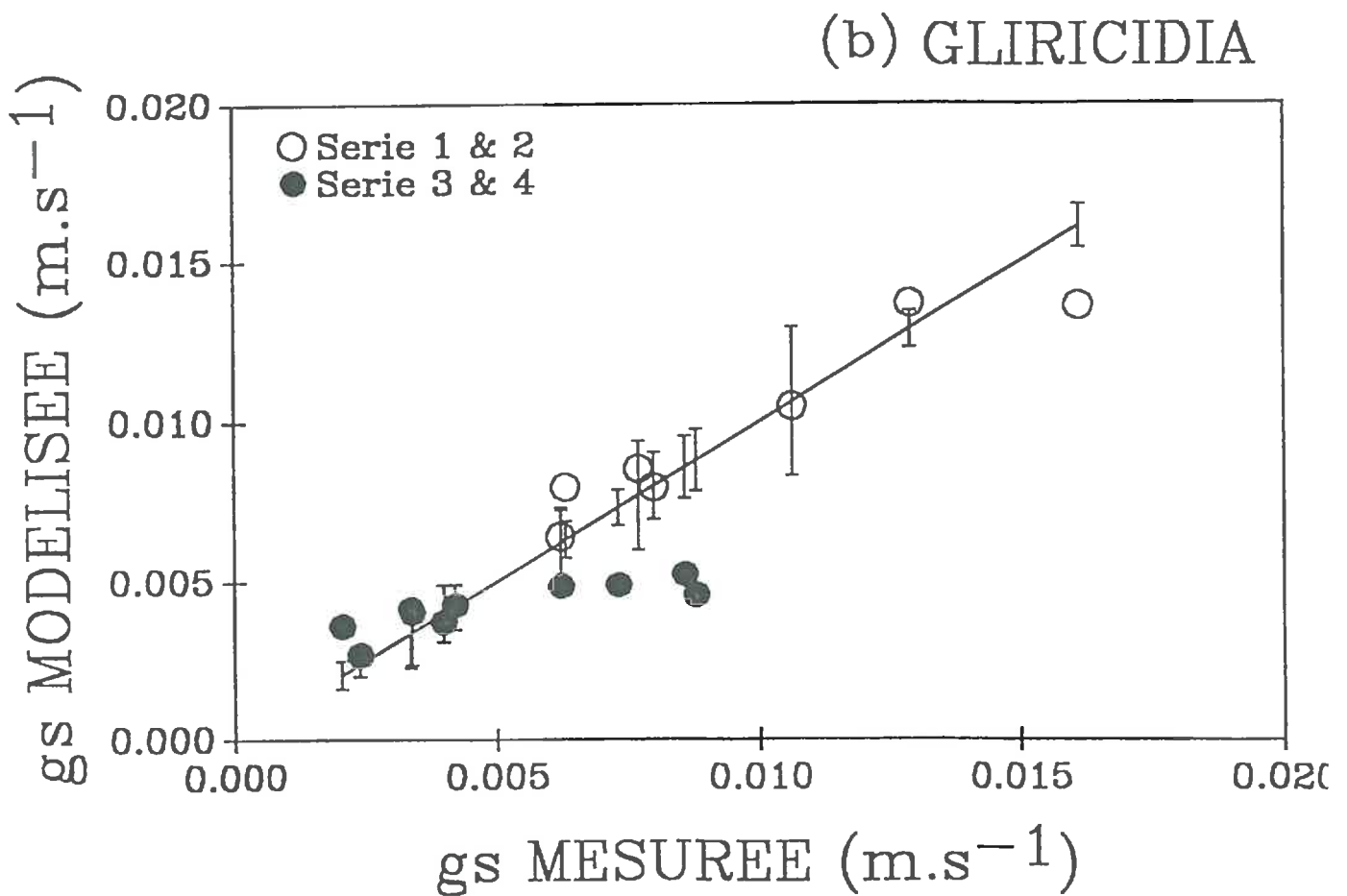
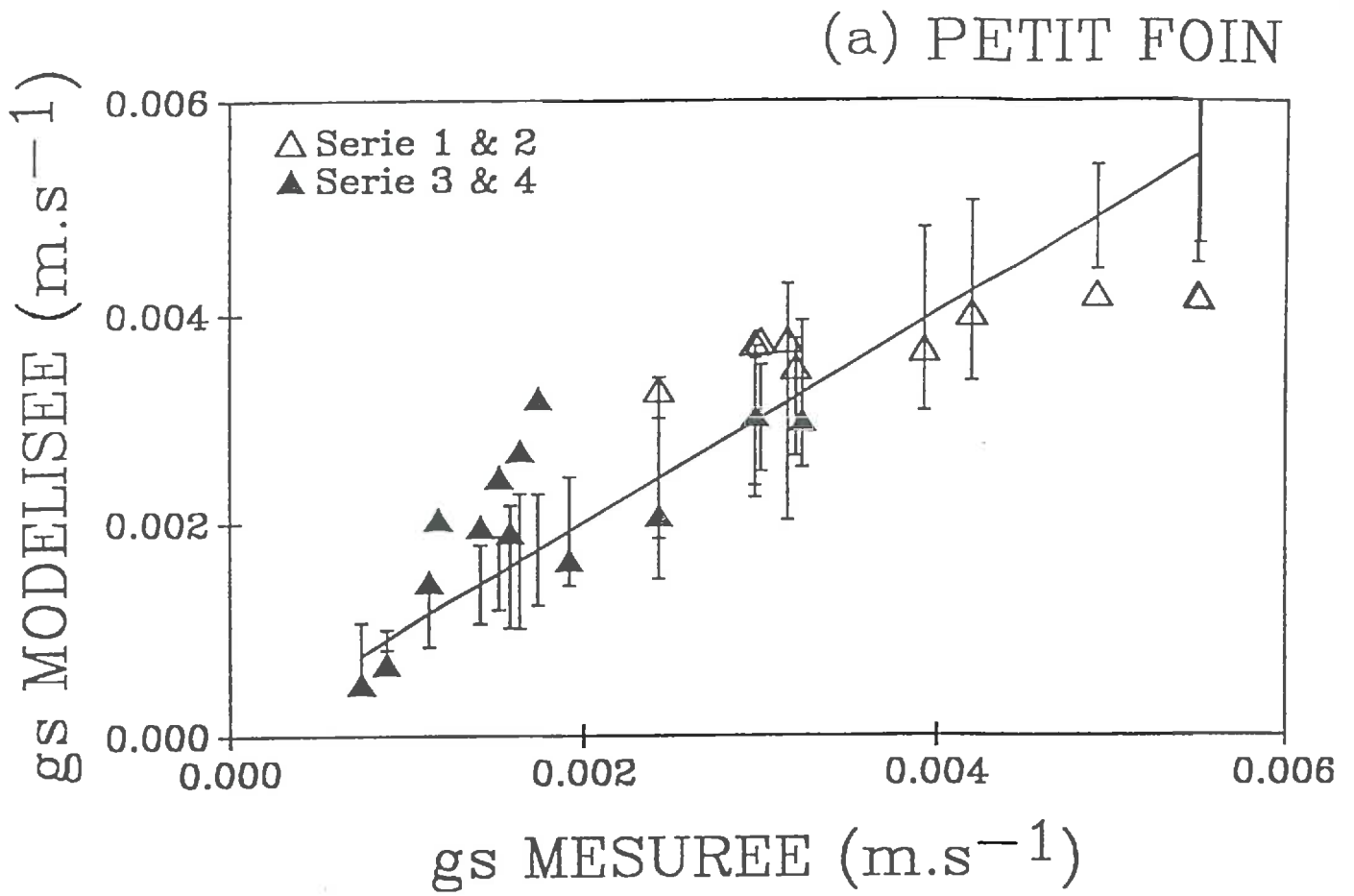


Figure III.9. Comparaison des conductances mesurées et modélisées au cours de quat journées test (a), pour la graminée et (b) pour l'arbuste. La barre représente l'écart-type de mesure.

importante au sein de l'association. Il est donc logique que ce soit le facteur auquel les deux espèces soient le plus sensibles.

La figure III.8. représente pour les deux espèces les deux régressions établies avec le logiciel SAS (proc nlin, méthode Marquardt) en fonction du modèle de l'équation III.2.,  $gs = a1.PAR / (a2 + PAR)$ . Elles ont été établies à partir des mesures effectuées les jours 128, 140 et 141 pour la première période et les jours 175, 182 et 183 pour la seconde. Le tableau III.3. représente pour chaque espèce et pour les deux grandes périodes les facteurs d'ajustement du modèle.

Tableau III.3. Modélisation de la conductance des 2 espèces au cours des séries 1 et 2 et 3 et 4.

Face Modèle retenu	Supérieure $gs_s = k$ $\pm stda1, \pm stda2, n$ bre	Inférieure $gs_i = a1.PAR / (a2 + PAR)$ $\pm stda1, \pm stda2, n$ bre
Petit foin série 1 et 2	$k = 11,7 \cdot 10^{-4}$ $\pm 0,01 \cdot 10^{-4} \quad n = 16$	$a1 = 43 \cdot 10^{-4} \quad a2 = 32,9$ $\pm 5,2 \cdot 10^{-4} \quad \pm 19 \quad n = 28$
Petit foin série 3 et 4	$k = 11,7 \cdot 10^{-4}$ $\pm 0,01 \cdot 10^{-4} \quad n = 16$	$a1 = 40 \cdot 10^{-4} \quad a2 = 400$ $\pm 4,4 \cdot 10^{-4} \quad \pm 143 \quad n = 36$
Gliricidia série 1 et 2	$k = 3,2 \cdot 10^{-4}$ $\pm 0,02 \cdot 10^{-4} \quad n = 16$	$a1 = 402 \cdot 10^{-4} \quad a2 = 1909$ $\pm 107 \quad \pm 3164 \quad n = 12$
Gliricidia série 3 et 4	$k = 3,2 \cdot 10^{-4}$ $\pm 0,02 \cdot 10^{-4} \quad n = 16$	$a1 = 72 \cdot 10^{-4} \quad a2 = 464$ $\pm 19 \cdot 10^{-4} \quad \pm 302 \quad n = 28$

### III.3.4. Comparaison mesures/modèle

Pour les faces supérieures, à cause de la stabilité de la mesure, nous nous contentons d'estimer la conductance par une constante, et nous ne présentons pas de comparaison mesure/modèle.

Par contre, afin de valider le modèle de conductance sur un jeu de données indépendantes, nous avons comparé les conductances des faces inférieures modélisées aux moyennes des mesures effectuées les jours 129, 142, 176 et 184. Nous obtenons, figure III.9. a et b, une assez bonne estimation de la mesure. Cette comparaison nous permet également de situer l'importance de la variabilité des mesures comme d'autres l'ont déjà souligné (Turner, 1991; Berbigier et al., 1991 entre autres).

#### Cas du petit foin

La comparaison entre la conductance mesurée et celle modélisée est globalement bonne ( $a = 0,97$  et  $r^2 = 0,63$ ). Les données estimées se trouvent dans les deux tiers des cas dans la gamme des écart-types de la mesure.

Toutefois en regardant la figure III.9.a. il semblerait que notre modèle sous-estime les fortes conductances; la figure III.8. le laissait déjà prévoir, mais ce n'est pas trop important dans la mesure ou ces niveaux de rayonnement et donc de conductance sont assez peu représentés.

#### Cas du gliricidia

17 valeurs moyennes permettent de comparer la conductance modélisée à celle mesurée (figure III.9.b). Dans l'ensemble la comparaison est bonne ( $r^2 = 0,79$  et  $a = 0,93$ ); le modèle



donne des conductances qui se trouvent la plupart du temps dans la gamme de l'écart-type autour de la moyenne.

Les conductances de la série 3 & 4 et en particulier du jour 176 semblent par contre être sous estimées par le modèle. Cette journée particulièrement nuageuse est sans doute à l'origine de l'écart.

### III.4. Conclusion

Ce chapitre a permis de faire le point sur deux éléments principaux, concernant les différences entre les deux faces, d'une part, et la contribution du PAR dans la modélisation de la conductance des faces inférieures d'autre part.

Les différences d'indices stomatiques entre les faces peuvent expliquer les différences de conductances, mais l'insensibilité de la face supérieure reste inexpliquée.

La conductance de nos deux espèces, et sous nos conditions, ne semble varier au cours de la journée qu'en fonction du PAR incident auquel l'organe mesuré est soumis.

A plus long terme, la différence de comportement stomatique entre les séries 1 & 2 et 3 & 4 peut, sans doute, trouver son origine avec l'état de sécheresse du sol. Cette voie d'investigation n'a pas été explorée car nous disposions pas de suffisamment de couples de données conductance stomatique/potentiel de base, mais cela reste un travail à poursuivre dans l'optique d'une modélisation durant des pas de temps importants.

Enfin par rapport à la grande variabilité de la conductance stomatique à l'échelle des feuilles, une estimation plus globale à l'échelle de la plante ou du couvert (méthode "top-down") semble souhaitable (Baldochi et al., 1991). L'utilisation d'une chambre de mesures d'échanges gazeux et/ou de transpiration, comme giga-poromètre, ou l'inversion de la formule de Penman-Monteith (Monteith, 1965) restent des sujets de recherche à développer.

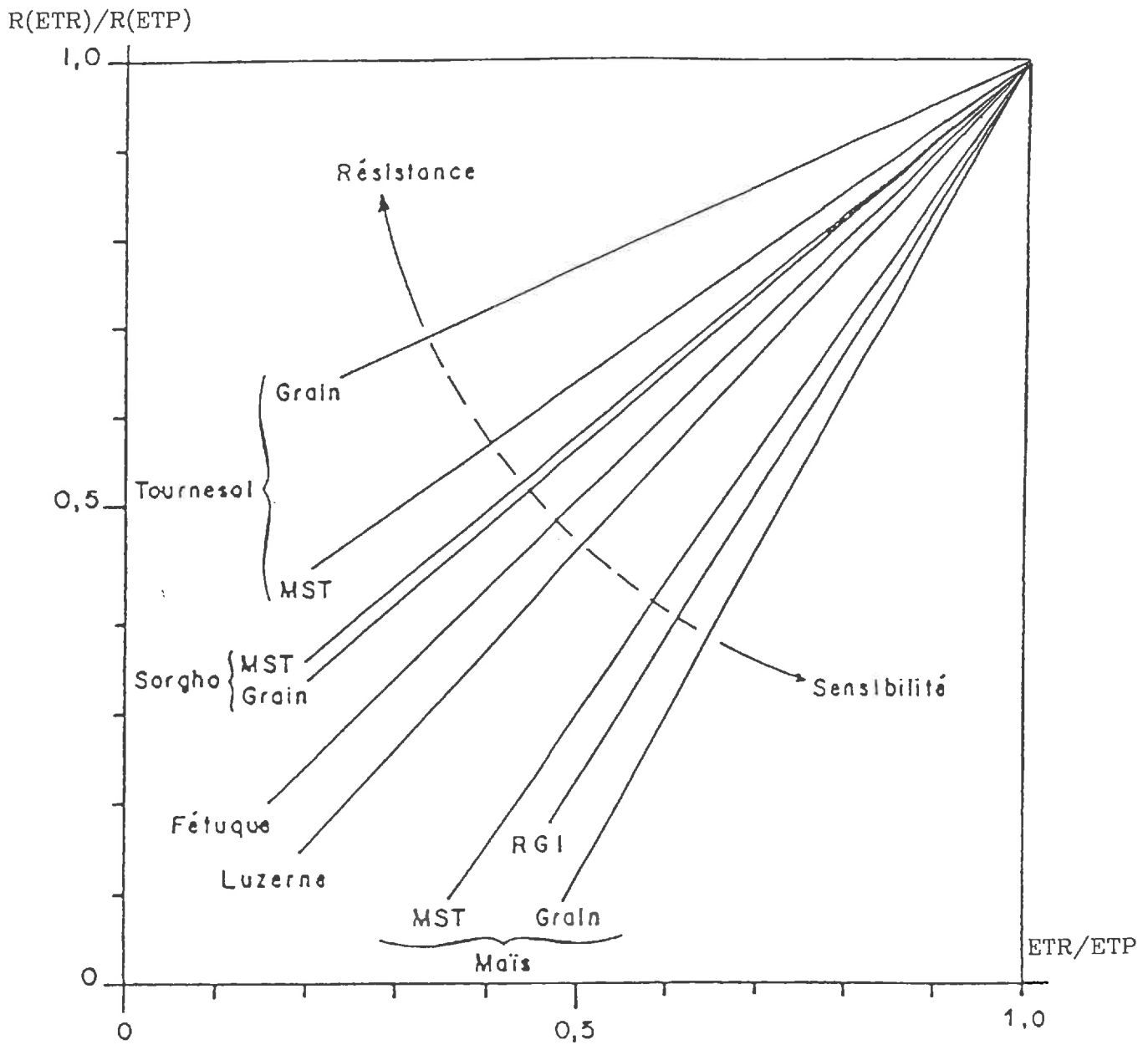


Figure IV.1. Relation classique entre la production et la consommation en eau de quelques espèces (d'après Rollier, 1975).

## IV. TRANSPIRATION DES COMPOSANTES DE L'ASSOCIATION

Dans le premier paragraphe nous faisons le point sur la mesure et la modélisation de la transpiration, en particulier dans les couverts associés. Le second présente le modèle de transpiration que nous avons retenu ainsi que les différentes hypothèses que nous avons choisies. Les troisième et quatrième parties présentent les techniques de mesures au champ de la transpiration de la graminée et de l'arbuste, respectivement. Enfin, dans la dernière partie nous exposons les résultats, et nous confrontons les mesures aux valeurs prédites par le modèle.

### IV.1. Introduction, éléments bibliographiques

L'eau est un facteur indispensable à la plante. Globalement, la quantité d'eau est en relation directe avec la production d'une espèce. Ainsi, au rendement maximal correspond une quantité d'eau consommée optimale. On définit le ratio ETR/ETP, qui indique le degré de satisfaction d'alimentation hydrique d'une culture. Lorsque l'on rapproche ce terme du rendement relatif, qui est le rapport entre le rendement réel et le rendement potentiel, obtenu en condition d'alimentation hydrique non limitante, on visualise la tolérance de l'espèce (figure IV.1.), sous réserve que le manque ne se soit pas produit durant une période critique.

Ces relations entre la consommation d'eau par les plantes et leur production nous ont donc conduites à mieux appréhender l'estimation de la transpiration des espèces. Les méthodes utilisées en monoculture sont encore trop souvent inopérantes dans le cas des cultures associées, car elles n'offrent pas la possibilité d'individualiser la mesure au niveau de chaque espèce.

#### La mesure de la transpiration

Plusieurs techniques de mesure de la transpiration existent. Stewart (1984) distingue:

- les méthodes micrométéorologiques qui peuvent être directes ou indirectes;
- les méthodes relatives au bilan hydrique;
- les méthodes utilisant l'équation de Penman-Monteith;
- les méthodes de mesure des flux de sève;
- les méthodes des enceintes climatiques.

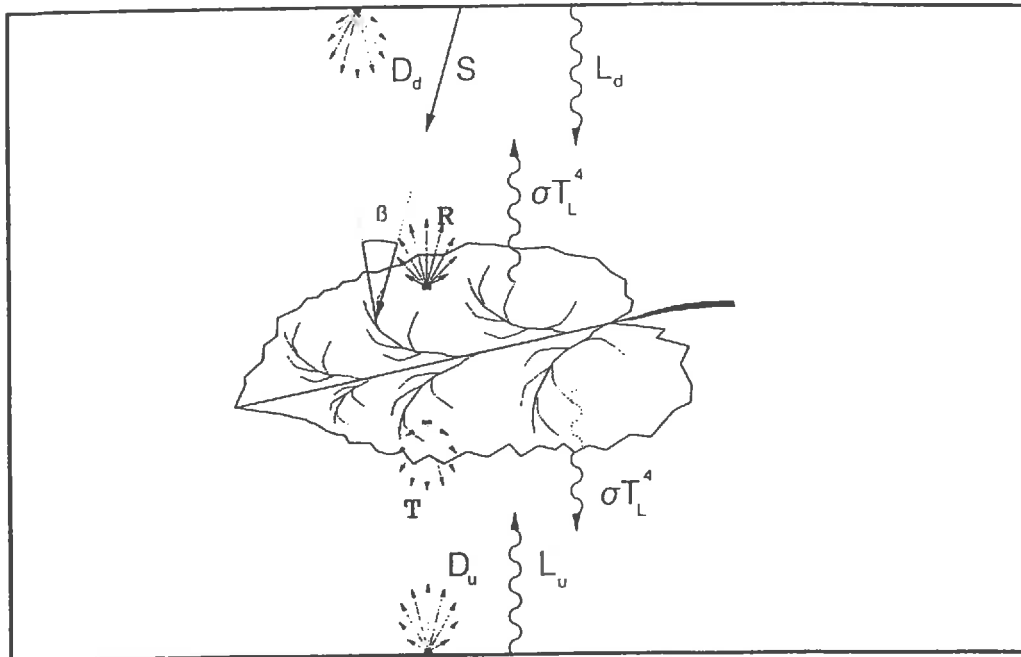
Chacune d'entre elles possède des avantages et des inconvénients, notamment en terme de superficie minimale, de difficulté à distinguer l'évaporation du sol et à individualiser la transpiration de chaque espèce dans le cas des associations.

Pour notre étude, nous avons retenu:

- pour le gliricidia, la technique d'estimation des flux de sève, par mesure de bilan de chaleur d'une section de tige;
- pour la graminée, la technique des enceintes climatiques, grâce à une chambre "fermée".

Ces deux méthodes, décrites par la suite, sont assez classiques et donnent une bonne estimation de la transpiration.

Nous reprenons, dans le paragraphe suivant, les bases de la modélisation de la transpiration.



**Figure IV.2.** Flux radiatifs à la surface d'une feuille. Elle reçoit le rayonnement solaire direct (S), et ses composantes, le rayonnement rediffusé ou réfléchi, parvenant dessus ( $D_d$ ) ou dessous ( $D_u$ ). La feuille elle-même réfléchit (R) et transmet (T) une part du rayonnement solaire. Concernant les grandes longueurs d'onde, la feuille émet, en fonction de sa température de surface ( $\sigma T_L^4$ ), et reçoit un flux d'énergie issu du sol et du couvert en dessous ( $L_u$ ), et du ciel et du couvert au dessus ( $L_d$ ) (d'après Fuchs, 1993).

### La modélisation de la transpiration

Les principaux modèles d'estimation de la transpiration (Penman, 1948, Monteith, 1965, Shuttleworth et Wallace, 1985, entre autres) reposent sur la première loi de la thermodynamique, et ils ne divergent les uns des autres que par le choix des paramètres nécessaires aux calculs. D'autres auteurs (Tan et al., 1978) utilisent uniquement la loi de la diffusion de la vapeur d'eau pour établir leur modèle de transpiration.

La première loi de la thermodynamique concerne le principe de la conservation de l'énergie et s'énonce, pour un couvert végétal dans le système sol/couvert/atmosphère, ainsi:

$$R_n + M + S + \lambda E + H + G = 0 \quad (\text{IV.1.})$$

où  $R_n$  est le rayonnement net,  $M$  le gain de d'énergie stockée du fait des réactions biochimiques,  $S$  la quantité de chaleur accumulée par le système (variation de température),  $\lambda$  la chaleur latente de vaporisation de l'eau (2454 MJ.kg<sup>-1</sup> à 20 °C),  $E$  le flux d'eau massique,  $H$  le flux de chaleur sensible et  $G$  le flux de chaleur entre le système et le sol. Les flux correspondent à des échanges d'énergie (voir figure IV.2.) par unité de temps et de surface, on les exprime en W.m<sup>-2</sup> avec la correspondance suivante entre énergie et évaporation; 700 W.m<sup>-2</sup> ≈ 1 mm.h<sup>-1</sup>.

$R_n$  est le terme principal de l'équation (IV.1.), d'une part, parce qu'il est souvent le terme le plus important numériquement, mais également car il influe sur chacun des autres termes (Jones, 1992). On le calcule de la manière suivante:

$$R_n = R_{abs} - \epsilon \sigma (T_s)^4 \quad (\text{IV.2.})$$

où  $R_{abs}$  est le rayonnement absorbé,  $T_s$  représente la température de surface en °K,  $\epsilon$  est l'émissivité et  $\sigma$  la constante de Stefan-Boltzmann.

$M$  représente l'énergie stockée ou éliminée (processus de photosynthèse et de respiration).  $M$  représente entre 8 et 30 W.m<sup>-2</sup> soit moins de 5 % de  $R_n$ . De ce fait il est généralement négligé.

Il en est de même pour  $S$  qui représente la quantité d'énergie stockée, notamment dans les feuilles. L'analyse (Jones, 1992) montre qu'au regard du  $R_n$ ,  $S$  peut être négligé sauf dans des cas particuliers (pas de temps fin, feuilles épaisses de types cactées...).

Le flux de chaleur latente ( $\lambda E$ ) représente la quantité de chaleur perdue par évaporation, ou gagnée par condensation. C'est le facteur du bilan d'énergie qui permet le calcul de la transpiration.

Le flux de chaleur sensible,  $H$  représente la quantité de chaleur perdue ou gagnée, par le système. Il est lié au gradient de température entre la surface considéré et l'air environnant.

$G$  est également un flux de chaleur. Il concerne les échange avec sol, et, suivant la densité du couvert il peut représenter de 2 à 30 % du  $R_n$ .  $G$  est négatif la journée (perte de chaleur du système vers le sol), positif la nuit, et du même ordre de grandeur.

Les différents modèles utilisent donc ces différentes grandeurs.

Historiquement le modèle le plus rigoureux est sans doute celui établi par Penman (1948), pour une surface d'eau libre. Pour généraliser ce formalisme, Monteith (1965) incorpore une résistance du couvert,  $r_c$ , pour prendre en compte l'effet de la régulation stomatique, et de la structure sur la diminution de la transpiration. L'équation de Penman-Monteith est donc ainsi formulée:

$$\lambda E = \left[ \Delta \cdot (R_n - G) + \rho C_p D / r_h \right] / \left[ \Delta + \gamma \cdot (r_c + r_h) / r_h \right] \quad (\text{IV.3.})$$

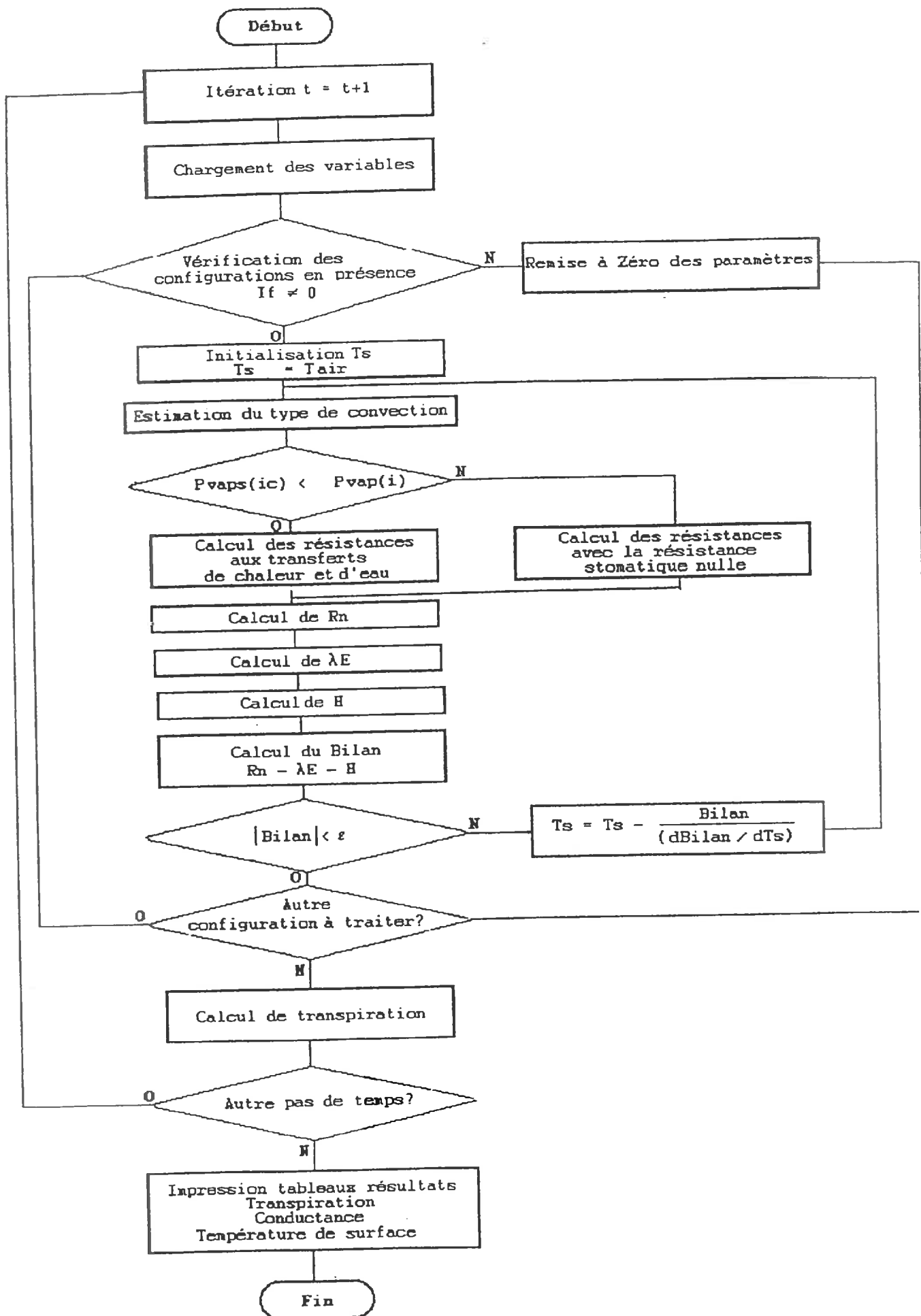


Figure IV.3. Organigramme du modèle de transpiration.

Le premier terme du numérateur est un terme énergétique, tandis que le second est un terme aérodynamique. Dans ce cas, on oppose au flux de chaleur latente deux résistances,  $r_c$  et  $r_h$ , mais seulement  $r_h$ , au flux de chaleur sensible. Cette équation n'est théoriquement utilisable (Stannard, 1993) que si les mesures sont effectuées dans une zone homogène (effet de fetch) et seulement si le couvert satisfait au postulat de feuille unique (big leaf), c'est-à-dire, si les sources de flux de chaleur sensible et latente se trouvent à la même hauteur et à la même température.

Cette dernière hypothèse n'est pas toujours vérifiée, notamment pour un couvert en début de croissance, ou de type savane, aussi Shuttleworth et Wallace (1985) ont-ils mis au point une équation reprenant le formalisme de Penman-Monteith (équation IV.4.) mais où ils séparent la transpiration et l'évaporation du sol:

$$\lambda E = C_c PM_c + C_s PM_s \quad (IV.4.)$$

où  $PM_c$  et  $PM_s$  reprennent l'équation de Penman-Monteith respectivement pour le couvert et le sol, et  $C_c$  et  $C_s$  représentent les coefficients de partage du rayonnement net, sans dimension, entre le couvert et le sol.

Enfin Tan et al. (1978), proposent, pour une forêt de conifères (*Pseudotsuga menzeizii*) un modèle de transpiration uniquement basé sur le déficit de pression de vapeur de l'air, en partant de la théorie du taux de diffusion de la vapeur d'eau:

$$E = [\rho C_p / L\gamma] \cdot [(e_s - e_a) / (r_s + r_b)] \quad (IV.5.)$$

où  $\rho$  est la densité de l'air humide,  $C_p$  la chaleur spécifique de l'air humide,  $L$  la chaleur latente de vaporisation de l'eau,  $\gamma$  la constante psychrométrique,  $e_s$  la pression de vapeur dans la cavité stomatique,  $e_a$  celle de l'air en dehors de la couche limite de la feuille,  $r_s$  la résistance stomatique et  $r_b$  la résistance à la diffusion de vapeur de la couche limite. Avec plusieurs simplifications liées à la nature du couvert qu'ils étudient, ils aboutissent à la formule:

$$E = [\rho C_p / L\gamma] \cdot [D / r_s] \quad (IV.6.)$$

Cette formule peut être utilisée par couche de couvert en utilisant le déficit de pression de vapeur ( $D$ ) et la résistance stomatique spécifiques à chaque strate.

Dans notre cas, nous avons basé notre modèle d'estimation de la transpiration sur la résolution, pour chaque espèce de son bilan d'énergie. Toutefois pour être plus précis nous avons distingué les deux conditions les plus contrastées du feuillage, à savoir le feuillage ensoleillé et l'autre ombragé.

## IV.2. Le modèle de transpiration

### IV.2.1. Principes et description du modèle

Le modèle que nous avons mis au point se propose d'évaluer la transpiration, à l'ombre (o) et au soleil (e), de chaque composante de l'association en solutionnant le bilan d'énergie (équation IV.1.) par ajustement de la température de surface des feuilles.

Nous allons passer en revue le mode de calcul des différents facteurs du modèle, en précisant l'origine des données nécessaires.

La figure IV.3. présente l'organigramme du modèle.

Pour chaque pas de temps on commence les calculs en utilisant la température de surface (Ts) comme étant égale à celle de l'air.

### Le calcul du rayonnement net

Le rayonnement net pour une espèce  $i$  dans la condition  $c$  (ombre,o, ou soleil,e) se calcule de la façon suivante:

$$\begin{aligned} Rn_{(ic)} = & \sum_{\lambda=1}^{\lambda=2} [ \frac{1}{2} \cdot Rg \cdot \text{epsi}_{ic} ] \\ & + Ratm \cdot \text{FIRT}(\text{ciel},ic) \\ & + Rsol \cdot \text{FIRT}(\text{sol},ic) \\ & + \sum_{j=1}^n [ \text{Resp}_{je} \cdot \text{FIRT}(je,ic) + \text{Resp}_{jo} \cdot \text{FIRT}(jo,ic) ] \end{aligned} \quad (\text{IV.7.})$$

où  $\lambda$  représente le domaine de longueur d'onde (PAR = 1 et PIR = 2), Rg le rayonnement global mesuré au dessus de la culture, epsi, l'efficacité d'interception du rayonnement. Le facteur  $\frac{1}{2}$  s'explique par le fait que nous avons partitionné le Rg en deux, avec une contribution égale du PAR et du PIR (Varlet-Grancher, 1975). R est le rayonnement émis par l'atmosphère (atm), le sol (sol), ou encore par les espèces (esp). Enfin, FIRT(xx, ic) est le coefficient d'échange entre xx, l'émetteur, et ic, le récepteur, calculé à partir du modèle de rayonnement.

Le premier terme représente la contribution du rayonnement solaire, le second celui de l'atmosphère et le troisième celui du sol. Le dernier terme somme l'apport d'énergie des espèces dans les deux conditions. La perte de chaleur par émission de l'espèce, elle-même, est également incluse dans ce terme.

Le rayonnement atmosphérique est calculé à partir de l'équation suivante:

$$\begin{aligned} Ratm = & Rncul + \text{FIRT}(\text{sol},\text{ciel}) \cdot Rsol \\ & + \sum_{j=1}^n [ \sum_{c=e}^{c=o} (\text{FIRT}(ic,\text{ciel}) \cdot \text{Resp}_{ic}) ] - Rg \cdot [ 1 - (\sigma_{PAR} + \sigma_{PIR}) / 2 \end{aligned} \quad (\text{IV.8.})$$

Rncul, est le rayonnement net de la culture mesuré au dessus de la culture, et Rsol est également fourni à partir d'une estimation qui sera détaillée dans le paragraphe suivant.  $\sigma_{PAR}$  et  $\sigma_{PIR}$  représentent le facteur de réflexion de l'espèce  $j$ , dans le domaine du PAR et du PIR (voir paragraphe II.4.1.2.).

$\text{Resp}_{ic}$  est calculé de la façon suivante:

$$\text{Resp}_{ic} = \sigma \cdot Ts_{ic}^4 \quad (\text{IV.9.})$$

$Ts_{ic}$  représente la température de surface de l'espèce  $i$  dans la condition  $c$ .

### L'estimation de H

Le flux de chaleur sensible est calculé ainsi:

$$H_{(ic)} = \rho C_p \cdot (Ts_{(ic)} - T_{(i)}) / (re_{h(ic)} \cdot L_{ic}) \quad (\text{IV.10.})$$

où  $re_h$  est la résistance équivalente pour la feuille au transfert de chaleur, pondérée par  $L_{ic}$  pour ramener le flux à l'unité de surface du sol. Nous posons  $re_h = r_h / 2$ , et  $r_h$  est établie comme suit:

$$r_h(ic) = d_{car}(i) / (\kappa \cdot Nu) \quad (\text{IV.11.})$$



ou  $d_{car}$  est la dimension caractéristique de l'espèce  $i$ ,  $\kappa$  le coefficient de diffusivité thermique de l'air et  $Nu$  le nombre de Nusselt établi à partir de la nature de la convection (libre ou forcée), elle même calculée avec les nombres de Reynolds ( $Re$ ) et Grashof ( $Gr$ ) (Monteith et Unsworth, 1990).

$$Re(ic) = u(i) \cdot d_{car} / \nu \quad (IV.12.)$$

$$Gr(ic) = 158 \cdot d_{car}^3 \cdot (T_s(ic) - T(i)) \quad (IV.13.)$$

Où  $U(i)$  est la vitesse du vent autour de l'espèce  $i$ ,  $T_s$  la température de surface de l'espèce  $i$  dans la condition  $c$  et  $T$  la température de l'air autour de l'espèce  $i$ .

Si  $Gr < Re^2$ , nous sommes dans le cas d'une convection forcée, dans ce cas  $Nu$  se calcule de la manière suivante:

$$\text{si } Re < 2 \cdot 10^4 \quad Nu = 0,6 Re^{0,5} \quad \text{sinon } Nu = 0,032 Re^{0,8} \quad (IV.14)$$

sinon, nous nous trouvons dans le cas d'une convection libre, et  $Nu$  se calcule ainsi:

$$\text{si } Gr < 10^5 \quad Nu = 0,5 Gr^{0,25} \quad \text{sinon } Nu = 0,13 Gr^{0,33} \quad (IV.15)$$

### Le calcul de $\lambda E$

$\lambda E$  est calculé de la manière suivante:

$$\lambda E_{(ic)} = (\rho C_p / \gamma) \cdot (e_{s(ic)} - e_{(i)}) / (r_{ew} \cdot L_{ic}) \quad (IV.16.)$$

où  $e_{s(ic)}$  est la pression de vapeur saturante calculée avec la formule de Tetens (1930), à partir de la température de surface de l'espèce  $i$  dans la condition  $c$ ,  $e_{(i)}$  est la pression de vapeur mesurée dans la strate de l'espèce  $i$ .  $r_{ew}$  est la résistance équivalente pour le flux d'eau, ramenée à la surface de sol grâce à  $L_{ic}$  qui représente l'indice foliaire de l'espèce  $i$  dans la condition  $c$ . La résistance équivalente ( $r_{ew}$ ) est établie à partir de la résistance stomatique tenant compte des deux faces et de la résistance au transfert de vapeur:

$$1 / r_{ew} = 1 / (r_w + r_{sinf}) + 1 / (r_w + r_{ssup}) \quad (IV.17.)$$

où  $r_{sinf}$  et  $r_{ssup}$  représentent la résistance stomatique des faces inférieures et supérieures et  $r_w$  la résistance au transfert d'eau.

Par simplification nous utilisons  $r_w = r_h$  (Penman, 1948)

Les trois étapes étant réalisées, nous établissons ensuite le bilan énergétique:

$$Bil(ic) = R_n(ic) - \lambda E(ic) - H(ic) \quad (IV.18.)$$

Ce bilan doit être égal à zéro, en considérant comme négligeable les termes  $M$  et  $S$ . Aussi nous recherchons grâce à la méthode de Newton-Raphson (Nougier, 1985) une nouvelle température de surface qui devrait aboutir à un bilan nul.

$$T_s(ic) = T_s(ic) - Bil(ic) / (dBil(ic) / dT_s(ic)) \quad (IV.19.)$$

où  $dBil(ic) / dT_s(ic)$  est la dérivée de la fonction Bilan. Après 3 ou 4 itérations nous obtenons un bilan très inférieur à  $1 \text{ W.m}^{-2}$ .

Nous utilisons cette méthode en considérant que chaque fonction du bilan (équation IV.18.) n'est dépendante que de la température de surface, les autres termes étant considérés comme des constantes. En fait ces "constantes" sont elles aussi parfois dépendantes de la température de surface, comme par exemple  $r_{eh}$ ,  $r_{ew}$ ..., mais à un degré moindre.

Une fois le bilan final établi on calcule la transpiration (en  $\text{W.m}^{-2}$ ) à partir de  $\lambda E$ .

C'est sur ce principe d'établissement de la transpiration que notre programme en Fortran réalise les calculs. Pour ce faire il utilise quatre fichiers d'entrées qui précisent les différentes conditions, relatives aux espèces et au milieu.

Pour les espèces, nous avons besoin de leurs coefficients de réflectance dans les domaines du PAR et du PIR, ainsi que des paramètres de la modélisation de leur conductance, de leur dimension caractéristique, et de la proportion d'IF au soleil et à l'ombre. Enfin il est nécessaire d'avoir les facteurs de formes qui établissent les coefficients d'échanges pour les grandes longueurs d'onde entre chaque couple "espèce/condition" et tous les autres, y compris lui même, ainsi qu'avec le ciel et le sol.

Concernant le milieu, outre la réflectance du sol, il faut également connaître la hauteur et l'azimut du soleil et l'efficacité d'interception pour le PAR et le PIR. Enfin il est nécessaire de connaître les données micrométéorologiques, le PAR, le  $R_g$ , et le rayonnement net, mesurées au dessus de la culture.

En sortie, le programme nous donne d'abord un récapitulatif des conductances modélisées par espèce et par face, pour chaque pas de temps. Ensuite, il récapitule pour chaque situation les températures de surfaces des feuilles. Enfin, il fournit la transpiration, directement convertie en  $\text{mm. h}^{-1}$ , pour chaque espèce dans chaque condition, et comporte également les différentes données du bilan  $\lambda E$ ,  $H$ , et  $R_n$ .

#### IV.2.2. Quelques remarques à propos du choix du modèle

Ce modèle assez simple dans sa mise en oeuvre, nécessite quelques explications pour argumenter certains choix.

La non-prise en compte de résistance de couvert, notamment pour le petit foin, peut se justifier par le fait qu'au regard de la résistance stomatique elle serait faible du fait même du dispositif de mesure, les capteurs étant placés très près de la graminée.

La prise en compte des deux types de conditions pour les feuilles de chaque espèce se justifie par l'analyse de Sinclair (1990), et par le fait qu'une finesse plus accrue du modèle ne pourrait pas être vérifiée. Sinclair (1990) indique qu'il a obtenu des résultats de transpiration comparables, en utilisant soit 300 éléments ayant chacun une température et un rayonnement intercepté différent, soit seulement 2 éléments comprenant les feuilles ensoleillées d'une part et celles à l'ombre d'autre part.

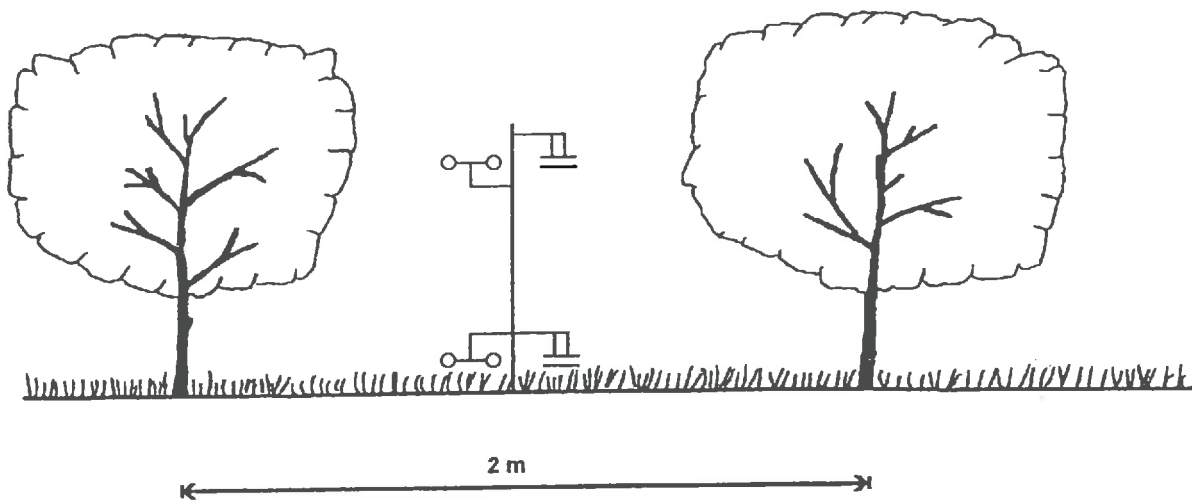
Ces deux conditions semblent également être suffisantes pour décrire les variations de la conductance stomatique.

Enfin, même en ne travaillant qu'en conditions d'ensoleillement et d'ombrage, la validation du modèle ne s'effectuera que sur la somme de transpiration, car les mesures, que ce soit pour l'arbuste ou la graminée, ne permettent pas la finesse d'analyse que propose le modèle.

#### IV.2.3. Mesures ou estimations nécessaires au modèle de transpiration

L'ensemble des données nécessaires au modèle est récapitulé dans le tableau IV.1.

Dans ce paragraphe nous ne présenterons que l'acquisition des mesures micrométéorologiques et en particulier l'estimation de la température de surface du sol. Les autres données nécessaires sont les mêmes que celles du modèle de rayonnement, ou sont fournies par lui (voir chapitre II.4.).



**Figure IV.4.** Schéma du dispositif de mesures micrométéorologiques (température, humidité, et vitesse de vent) au sein de l'association.

Tableau IV.1. Récapitulatif des mesures ou des estimations nécessaires au modèle de transpiration.

<b>Variables d'entrées</b>
variables météorologiques (température, humidité, vitesse de vent) à différents niveaux, mesurées IF ensoleillé, ou ombragé rayonnement incident, mesuré caractéristiques des rayonnements incidents (diffus/direct); mesurées
<b>Paramètres d'entrée</b>
caractéristiques de structure de végétation, mesurées inclinaison des feuilles, bibliographie gliricidia, sphérique petit foin, érectophile propriétés optiques de la végétation, moyenne réflectance transmittance mesurées et estimées(*) gliricidia, PAR, PIR 0,09 et 0,47 petit foin, PAR, PIR 0.17(*) et 0,47 propriétés optiques du sol bibliographie, PAR et PIR 0,06 et 0,12 conductance des plantes, modélisée en fonction du PAR caractéristiques aérodynamiques de la végétation, mesurées
<b>Variables intermédiaires</b>
Indice foliaire ombre/soleil, modélisé
<b>Principales hypothèses</b>
Le couvert est homogène Les feuilles d'une même espèce ont toutes les mêmes caractéristiques et leur agencement est aléatoire La réflectance est égale à la transmittance Aux grandes longueurs d'ondes l'absorbance est égale à 1 Les mêmes conditions micrométéorologiques règnent en tous points du couvert La conductance stomatique ne dépend que du PAR incident Les résistances aux transferts d'eau et de chaleur sont identiques

Les mesures micrométéorologiques ont été enregistrées à l'aide d'une centrale de type 21 X (Campbell, Leics, U.K.) chaque ½ h, à deux niveaux, au dessus de la graminée, et à mi-hauteur entre les houppiers de gliricidia (figure IV.4.). A ces deux niveaux, nous disposons d'anémomètres (Cimel, Paris, France) et de prises d'air ventilées cylindriques permettant des prélèvements d'air bien représentatifs d'un niveau. Chaque prise était équipée à son entrée d'un thermocouple cuivre-constantan, pour les mesures de température ( $T_{air}$ ). Parallèlement, une pompe 6VDC Sercom (Schiltighem, France) assurait un prélèvement d'air pour l'envoyer directement sur le capteur d'une sonde HMP 35 A (Vaisala, Etoile Internationale, Paris, France) pour la mesure de l'humidité relative. L'humidité relative ( $H_{enc}$ ) et la température de l'air ( $T_{enc}$ ) dans l'enceinte de l'appareil de mesure étaient enregistrées, et servaient de base pour le calcul de la pression de vapeur de

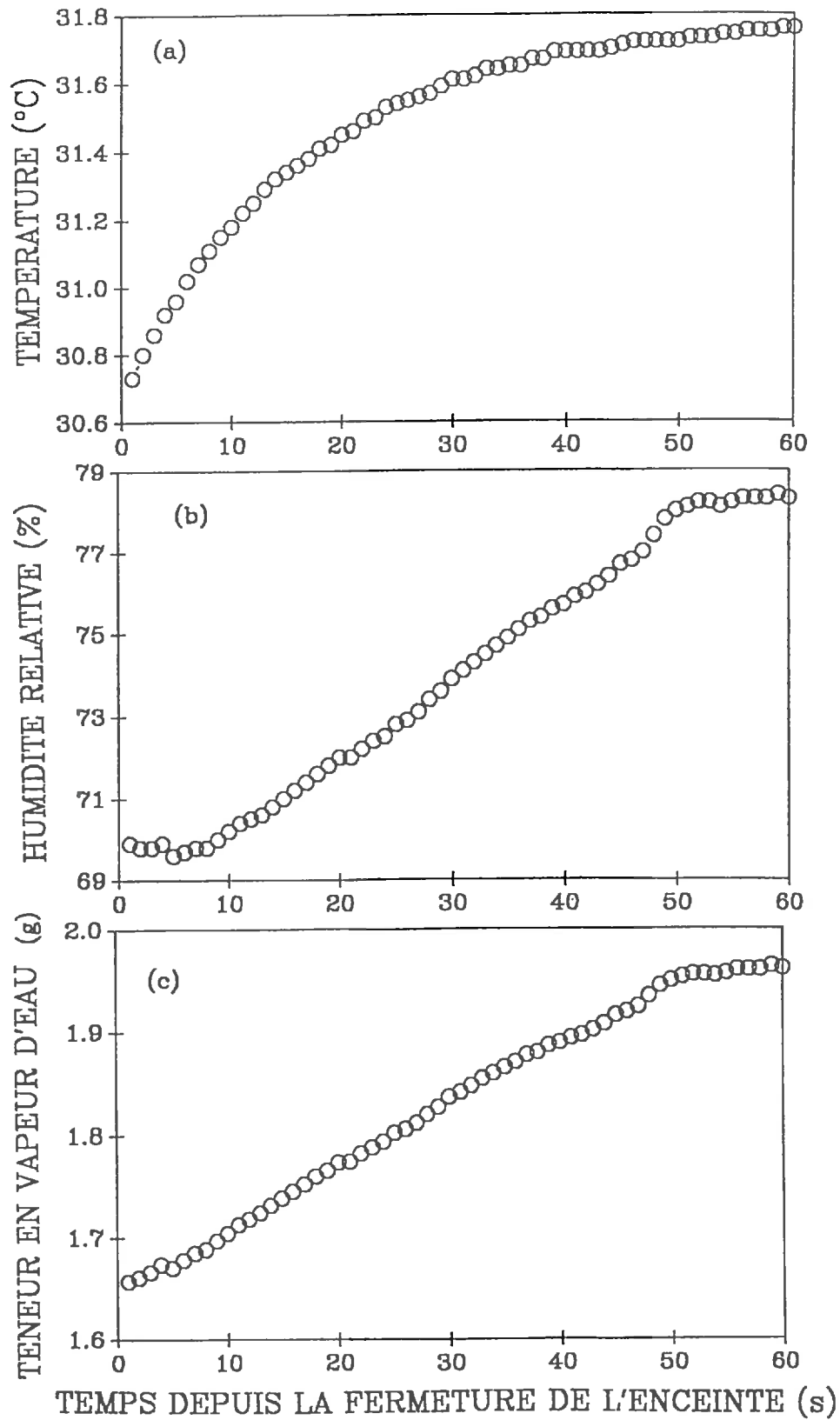


Figure IV.5. Exemple d'évolution de la température (a), de l'humidité relative (b) et de la teneur en eau (c) au sein de la chambre depuis sa mise en place.

l'air ambiant à partir de sa température, enregistrée dans la prise d'air, selon la formule suivante:

$$e_{\text{air}} = (Hr_{\text{enc}} \cdot T_{\text{air}} \cdot e_{\text{Senc}}) / T_{\text{enc}} \quad (\text{IV.20})$$

Le débit, d'environ 1 litre par minute, permettait une réponse rapide du capteur. Les phénomènes de condensation étaient exclus du fait du réchauffement de l'air, par une mini résistance insérée à l'intérieur du tuyau de liaison, de l'ordre de 1,5 à 3 °C suivant les conditions extérieures.

Deux bilanmètres (Schenck, Wien, Autriche), ont été mis en place à 0,2 m juste au dessus du petit foin, l'un au milieu de l'inter-rang et l'autre sous l'aplomb d'un rang.

La température de surface du sol a été estimée avec l'équation suivante (Monteith et Unsworth, 1990):

$$T(0,t) = \bar{T} + A(0)\cos\omega t \quad (\text{IV.21.})$$

où  $\bar{T}$  est la température moyenne,  $A(0)$  est l'amplitude de température à la surface du sol et  $\omega$  la pulsation. De plus l'amplitude à la profondeur  $z$ ,  $A(z)$ , s'écrit également:

$$A(z) = A(0) \exp(-z/D) \quad (\text{IV.22.})$$

où  $D$  est la profondeur d'amortissement (damping depth). Comme nous avons enregistré les températures de sol à 0,05 et 0,1 m de profondeur nous avons calculés avec l'équation IV.22,  $D$ ,  $A(0)$  et nous avons déduit de l'équation IV.21. la  $T(0,t)$ , pour chaque pas de temps.

### IV.3. Estimation de la transpiration de la graminée

Nous présenterons d'abord la technique utilisée, avant d'illustrer le dispositif au champ permettant l'estimation de la transpiration de la graminée.

#### IV.3.1. Rappel méthodologique

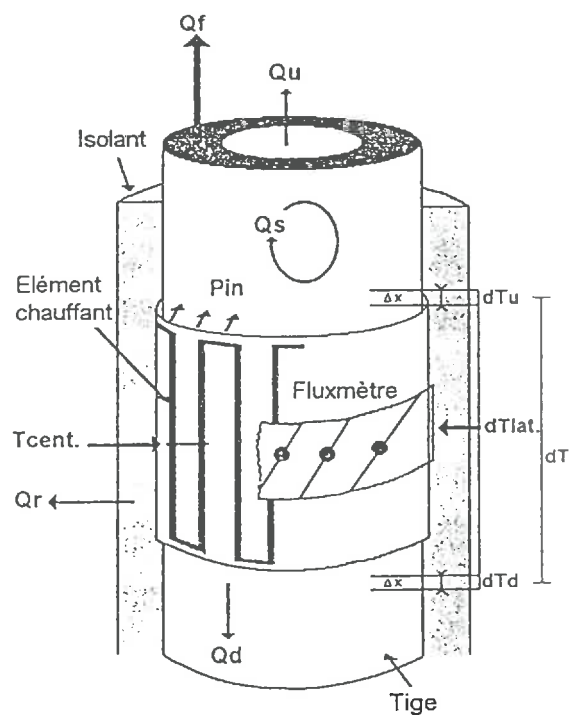
Les chambres d'assimilation et de transpiration qu'elles soient ouvertes ou fermées représentent une bonne alternative pour les couverts sur lesquels les méthodes micrométéorologiques ne sont pas opérationnelles (topographie, taille réduite de la culture, entre autres). Leur utilisation n'est pas nouvelle: dès 1945, Thomas et Hill utilisaient une enceinte ouverte pour l'estimation de la photosynthèse du couvert.

L'idéal, lorsqu'on utilise cette technique, est de perturber le moins possible le microclimat, pour cela la technique des chambres ouvertes (Daudet, 1987), représente une bonne solution car il y a un renouvellement perpétuel de l'air de l'enceinte par l'air extérieur. Cependant cette technique nécessite un équipement lourd pour les mesures de débit et les analyses en continu.

Nous avons choisi l'option de l'enceinte fermée, plus simple à mettre en oeuvre, mais qui pose cependant d'autres problèmes, lié aux modification du microclimat. Cette technique consiste à enfermer le couvert dans une enceinte et à suivre l'évolution de la teneur en eau de l'air.

Trois phases peuvent être mises en évidence (figure IV.5):

- une première courte (5 secondes environ) qui correspond a un régime transitoire, c'est à dire à l'établissement d'un pseudo-équilibre entre les teneurs en eau de la masse d'air de l'enceinte et celle au-dessus du couvert.



**Figure IV.6.** Schéma de principe et de montage des capteurs de flux de sève pour la mesure de la transpiration (d'après Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993).

– une deuxième d'une durée variable suivant les conditions initiales, de 30 à 120 secondes dans nos conditions, pendant laquelle l'évolution de la teneur en vapeur d'eau est pratiquement linéaire (figure IV.5.c).

– une dernière, à partir de laquelle la courbe s'infléchit de la droite précédente pour prendre une allure asymptotique; la diminution du déficit de saturation ayant une conséquence directe sur la transpiration.

L'utilisation de la seconde phase pour l'estimation de la transpiration donne de bons résultats lorsqu'on les compare à des mesures réalisées par la méthode de Bowen ou avec des lysimètres (Reicosky et Peters, 1977; Reicosky et al., 1983; Cochard, 1988).

Malgré toutes les précautions qui peuvent être prises, l'estimation de la transpiration qui est réalisée reste liée aux incertitudes relatives à la modification du microclimat et en particulier (Denmead, 1984, Wagner et Reicosky, 1992) aux variations de la température, l'humidité, le rayonnement, le taux de ventilation, l'effet de la pression de l'air et la teneur en CO<sub>2</sub>.

Pour les espèces de type C4 la diminution de la concentration en CO<sub>2</sub> ne modifie ni la photosynthèse ni la transpiration, d'après Garrity et al. (1984). Dans leur article ils constatent également que durant la phase de mesure (3 minutes) la température de l'air augmente, de 2 °C, mais pas celle des feuilles. Pour notre part, nous observons une augmentation de la température de l'air de l'ordre de 1 °C (figure IV.5.a).

### IV.3.2. Dispositif de mesure

Nous avons conçu une chambre de 0,5 . 0,3 . 0,5 m<sup>3</sup> (L . l . h) dont la structure et les deux panneaux latéraux sont réalisés en altuglas tandis qu'un film de polyéthylène, fixé par un ruban adhésif double face, recouvre le tout. La teneur en eau est fournie par un capteur d'humidité relative Vaisala (HMP 35A, Etoile Internationale, Paris, France) et la température est mesurée par un thermocouple cuivre constantan protégé du rayonnement solaire direct. Enfin deux ventilateurs situés sur chaque face latérale, au 2/3 de la hauteur de la chambre, assurent un circuit d'air rapide dans l'enceinte (l'air intérieur est mélangé environ 10 fois par minute). Une cellule au silicium située au dessus de la chambre mesure le PAR incident.

Une centrale d'acquisition 21X (Campbell, Leics, U.K.) stocke les valeurs fournies chaque seconde. Une validation du dispositif est présenté en annexe 2.

Avant chaque campagne de mesure, six embases métalliques étaient préalablement enfoncées dans le sol, deux sous le rang de gliricidia, à l'est et à l'ouest, deux dans l'inter-rang et enfin deux autres sur la parcelle de petit foin pur.

Les mesures s'effectuaient environ chaque heure, pendant deux ou trois jours consécutifs, à l'issue desquels la graminée présente dans les embases était prélevée pour la détermination de l'indice foliaire (voir chapitre II.3.).

## IV.4. Estimation de la transpiration de l'arbuste légumineux

Nous rappellerons d'abord la technique utilisée du bilan de chaleur pour l'estimation des flux de sève, et présenterons la validation effectuée sur des arbustes en pots. Ensuite nous présenterons le dispositif mis en place au champ, lors des quatre campagnes de mesures.

### IV.4.1. La mesure du flux de sève par la méthode du bilan de chaleur

Les méthodes thermiques pour l'estimation du flux de sève sont utilisées depuis de nombreuses années. Elles consistent à implanter une source de chaleur dans le flux de sève, ou à proximité, et à suivre les évolutions des températures à cet endroit. L'évolution des températures est alors fonction de l'importance des mouvements d'eau.

Les premières méthodes (Huber et Schmidt, 1937) consistaient à suivre le temps que met l'impulsion de chaleur introduite dans le flux de sève pour parcourir une distance donnée.



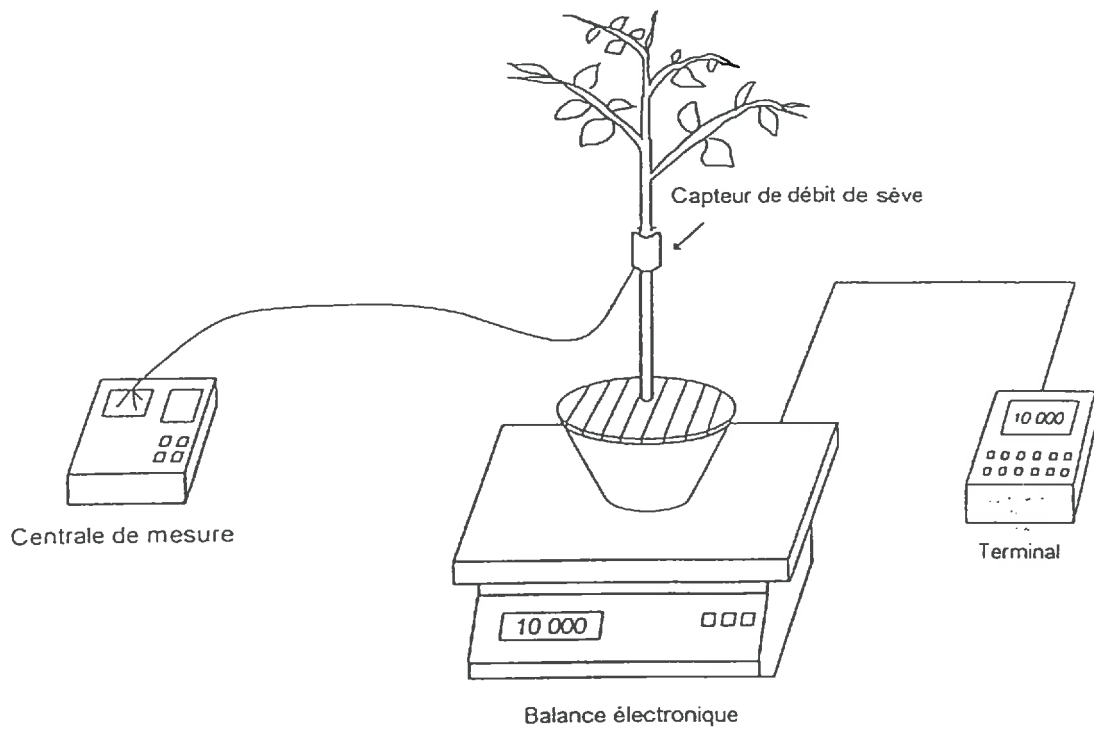


Figure IV.7. Schéma du dispositif mis en place pour l'étalonnage de la mesure de la transpiration de *Gliricidia sepium* par la méthode du bilan de chaleur (d'après Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993).

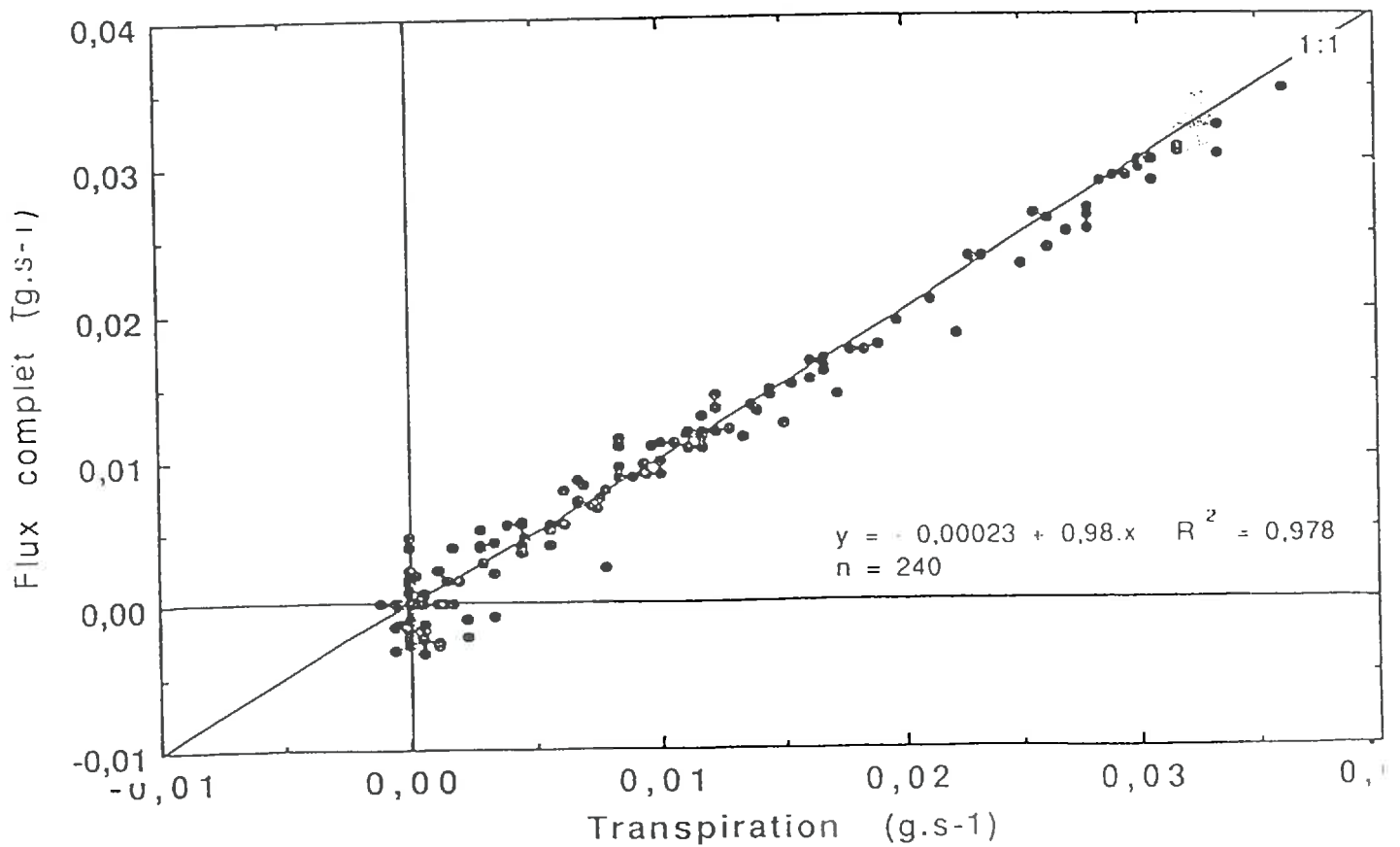


Figure IV.8. Validation de la mesure du flux de sève pour la mesure de la transpiration du *gliricidia* (d'après Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993).

Elles ont été perfectionnées en introduisant des coefficients empiriques reliant différence de température et transpiration, et en assurant un chauffage continu. Ces méthodes, relativement simples d'un point de vue acquisition des données nécessitent toutefois la connaissance précise de l'aire du bois conducteur et utilisent des capteurs relativement lourds à mettre en oeuvre. On les réserve aux arbres de gros diamètre (Granier, 1985, Valancogne et Granier, 1991).

Pour les plantes de plus faible développement, Sakuratani (1981) a mis au point une technique qui consiste à calculer le bilan de chaleur d'une section de végétal. Valancogne (Valancogne et Nasr, 1989, Valancogne et Granier, 1991) a testé et amélioré cette technique pour des arbres de faible diamètre.

Son principe repose sur la première loi de thermodynamique: la conservation de l'énergie. En soumettant une portion de tige à un chauffage constant, la puissance fournie ( $P_{in}$ ) est égale à la somme des pertes par conduction, qu'elles soient latérale ( $Q_r$ ), vers l'amont (down,  $Q_d$ ), ou encore vers l'aval (up,  $Q_u$ ), avec les pertes par convection engendrée par le flux de sève ( $Q_f$ ), et en tenant compte des variations de quantité de chaleur stockée dans le segment ( $Q_s$ ) (Figure IV.6). On a ainsi la formule générale, en considérant comme positifs les flux vers l'extérieur et vers le haut:

$$P_{in} = Q_d - Q_u + Q_r + Q_s + Q_f \quad (IV.23.)$$

Le détail des calculs nécessaires au calcul de chaque paramètre figure en annexe 3.

#### IV.4.2. Validation de la technique sur *G. sepium*

Avant d'utiliser cette technique, il était indispensable de la tester en milieu tropical et sur le gliricidia. En effet la quantité de chaleur fournie doit être suffisante pour être détectable quels que soient la température extérieure et le flux de sève, mais elle ne doit pas être trop forte non plus pour ne pas léser les tissus conducteurs. De plus il était indispensable de savoir si la présence de moelle interne pouvait influencer sur les coefficients de conductivité thermique et de chaleur volumique du bois.

Pour cela nous avons mené une campagne d'étude sur un arbuste en pot, destinée à comparer la transpiration estimée par la technique des flux de sève à celle mesurée à l'aide d'une balance de précision. Le dispositif présenté figure IV.7. était disposé sous serre du 23/08/91 au 27/08/91 sur une bouture d'un an (diamètre de 3 cm et surface foliaire de 1500 cm<sup>2</sup>) disposée dans un pot hermétique de six litres. L'acquisition des mesures électriques (température et voltage) s'effectuait toutes les 5 secondes et une moyenne était effectuée toutes les demi-heures.

Cette étude (Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993) a permis de trouver une excellente relation entre les flux estimés par la méthode des flux de sève et la transpiration ( $y = 0,00023 + 0,98x$ , avec  $r^2 = 0,978$  et  $n = 240$ ) (figure IV.8.). Le gliricidia, malgré la présence de moelle interne, ne nécessite pas de traitement particulier pour l'estimation du volume chauffé et/ou des coefficients de conductivité thermique. Cependant des divergences apparaissent tout de même en début et en fin de nuit, caractérisées par l'enregistrement de flux positifs ou négatifs aberrants. Ce phénomène est inhérent au mode de calcul: en effet, durant ces périodes, nous avons à la fois une quantité de chaleur dissipée ( $Q_f$ ) faible et une différence de température, entre l'amont et l'aval de l'élément chauffant, faible également. On peut alors aboutir au cas limite d'une division de 0 par 0 dans l'équation A.5. de l'annexe 3. Pour y remédier nous avons par la suite installé les thermocouples situés en aval du radiateur plus près de celui ci afin d'instaurer une dissymétrie et d'éviter ainsi un  $dT$  trop proche de zéro.

Cette étude nous a également permis de constater la dérive régulière du coefficient de conductivité latérale, due sans doute à une perte de qualité des matériaux isolants. provenant principalement de leur charge permanente en eau, elle même provoquée par la très forte humidité ambiante. Nous avons donc procédé à une estimation régulière de ces coefficients (tous les 2 jours).

EVAPOTRANSPIRATION (mm.h<sup>-1</sup>)

PETIT FOIN

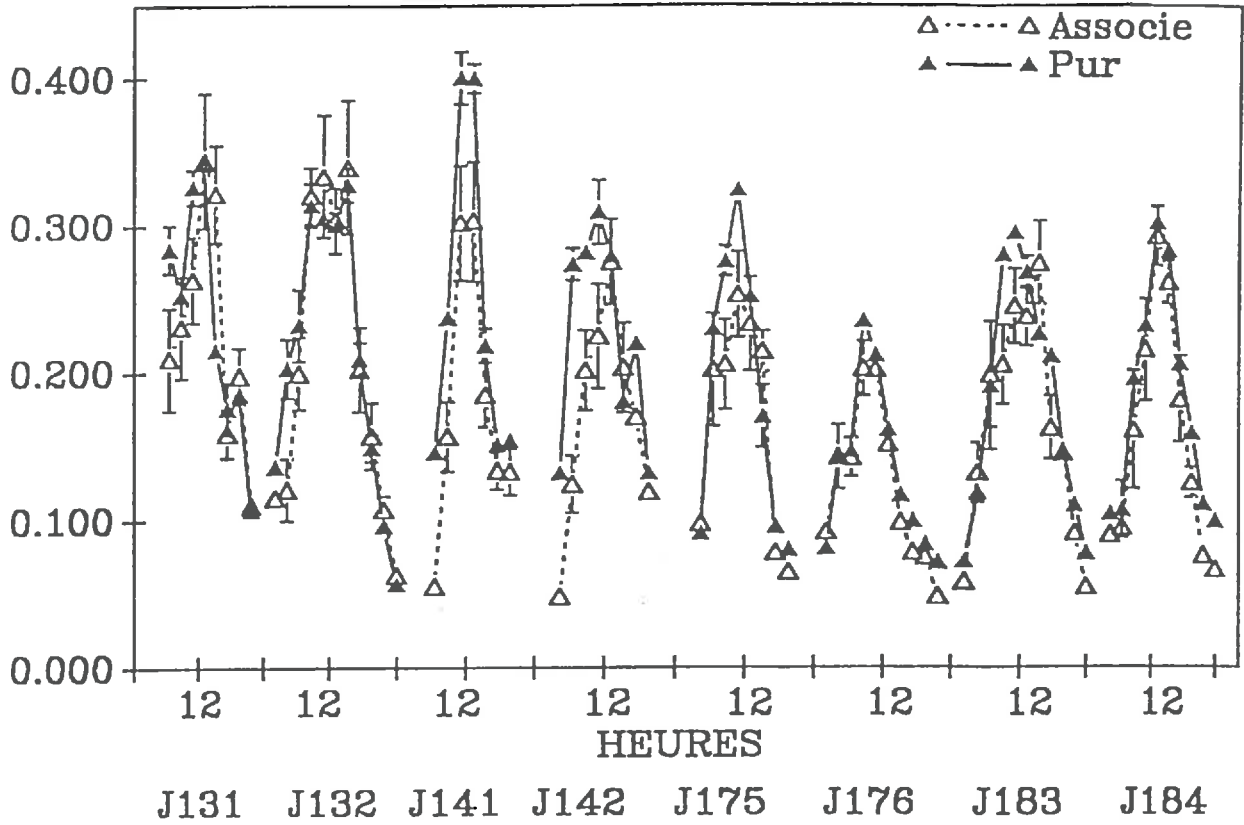


Figure IV.9. Cinétique journalière de l'évapotranspiration du petit foin pur (▲)et associé (△)

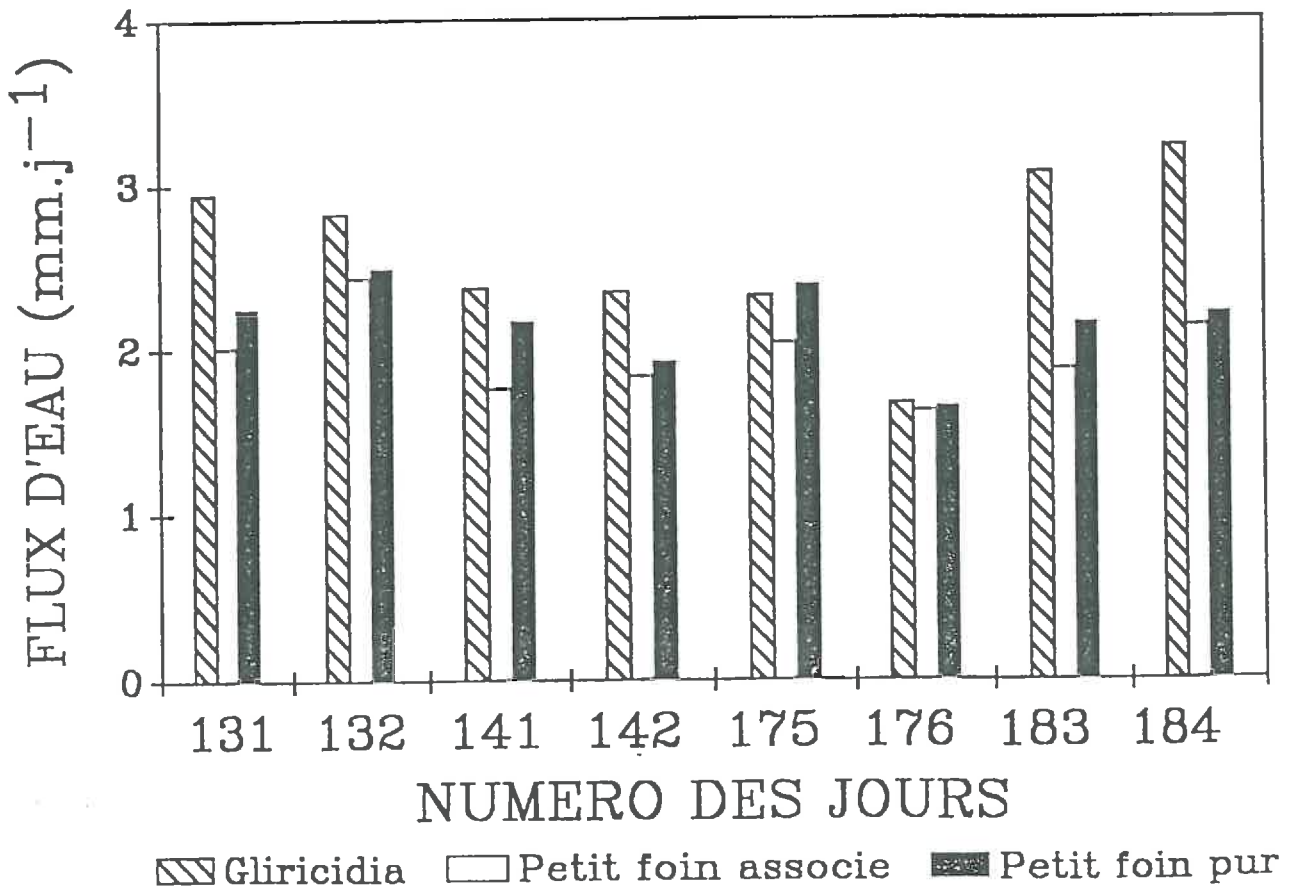


Figure IV.10. Transpiration journalière du gliricidia et évapotranspiration du petit foin associé et pur.

Enfin cette étude préliminaire a souligné le caractère corrosif des sécrétions du *G. sepium*, puisque, à plusieurs reprises, elles ont corrodé et coupé les éléments de constantan.

### IV.4.3. La mesure du flux de sève au champ

Pour la mise en place des capteurs nécessaires à la mesure des flux de sève au champ, nous avons deux soucis:

- d'une part, appareiller des arbres proches les uns des autres et près des zones de capteurs de rayonnement pour éviter les problèmes dûs à la variabilité de la profondeur du terrain et assurer une homogénéité des différentes mesures. Bien que visuellement la structure des arbres ne soit pas modifiée nous avons choisi de travailler sur une zone homogène ou la profondeur de sol mesurée à la tarière variait entre 0,4 et 0,6 m.
- d'autre part, avoir des arbustes dont la surface foliaire était représentative de la surface moyenne mesurée précédemment.

La plus grosse difficulté était de réunir cinq pieds (cinq étant un compromis entre la lourdeur d'acquisition des signaux, et la variabilité de la surface foliaire) ayant un tronc cylindrique sans départ de branches ou sans défauts majeurs. Sur les cinq arbres, deux ont été suivis durant les quatre campagnes, les trois autres ont été changés après les deux premières périodes de mesures, à cause de l'apparition de racines et de nécroses au niveau du capteur et/ou d'une perte de feuilles importante, peut-être due au capteur.

Après avoir abordé le modèle et les techniques de mesure de la transpiration, examinons les résultats.

## IV.5. Résultats et discussion

Ce paragraphe est scindé en deux parties, qui présentent respectivement les mesures de transpiration, et la comparaison mesures/modèle.

### IV.5.1. Les mesures de la transpiration

#### **IV.5.1.1. L'évapotranspiration petit foin**

L'estimation de l'ETR moyenne du petit foin a été établie à partir des mesures enregistrées sur les quatre embases disposées dans l'association.

L'ensemble des données n'étant pas toujours exploitables, nous n'avons conservé que les points issus des mesures où l'augmentation de l'humidité de la chambre était régulière durant plus de 30 secondes; nous obtenons une quarantaine de points. La figure IV.9. présente les évapotranspirations moyennes du petit foin associé et celles du petit foin pur. Dans ce dernier cas, la mesure présentée est la moyenne des mesures effectuées sur les deux embases.

La variabilité est plus importante pour les fortes transpirations et pour le *D. aristatum* associé. Elle peut s'expliquer principalement par:

- la différence de surface foliaire présente dans chaque embase (figure II.4.),
- la différence de rayonnement incident parvenant sur les différentes embases (figure II.9.),
- et peut être, par la variabilité de la disponibilité en eau due aux variations de profondeur du sol.

L'évapotranspiration du petit foin pur est assez voisine de celle du petit foin associé (figure IV.10). Par contre, si l'on calcule l'évapotranspiration par m<sup>2</sup> de feuille on constate alors que les flux d'eau du petit foin pur sont de l'ordre du double de ceux de l'associé, à cause des différences d'IF dans ces deux situations. Par contre nous ne pouvons pas faire distinction entre la transpiration et l'évaporation du sol.

JOUR 142

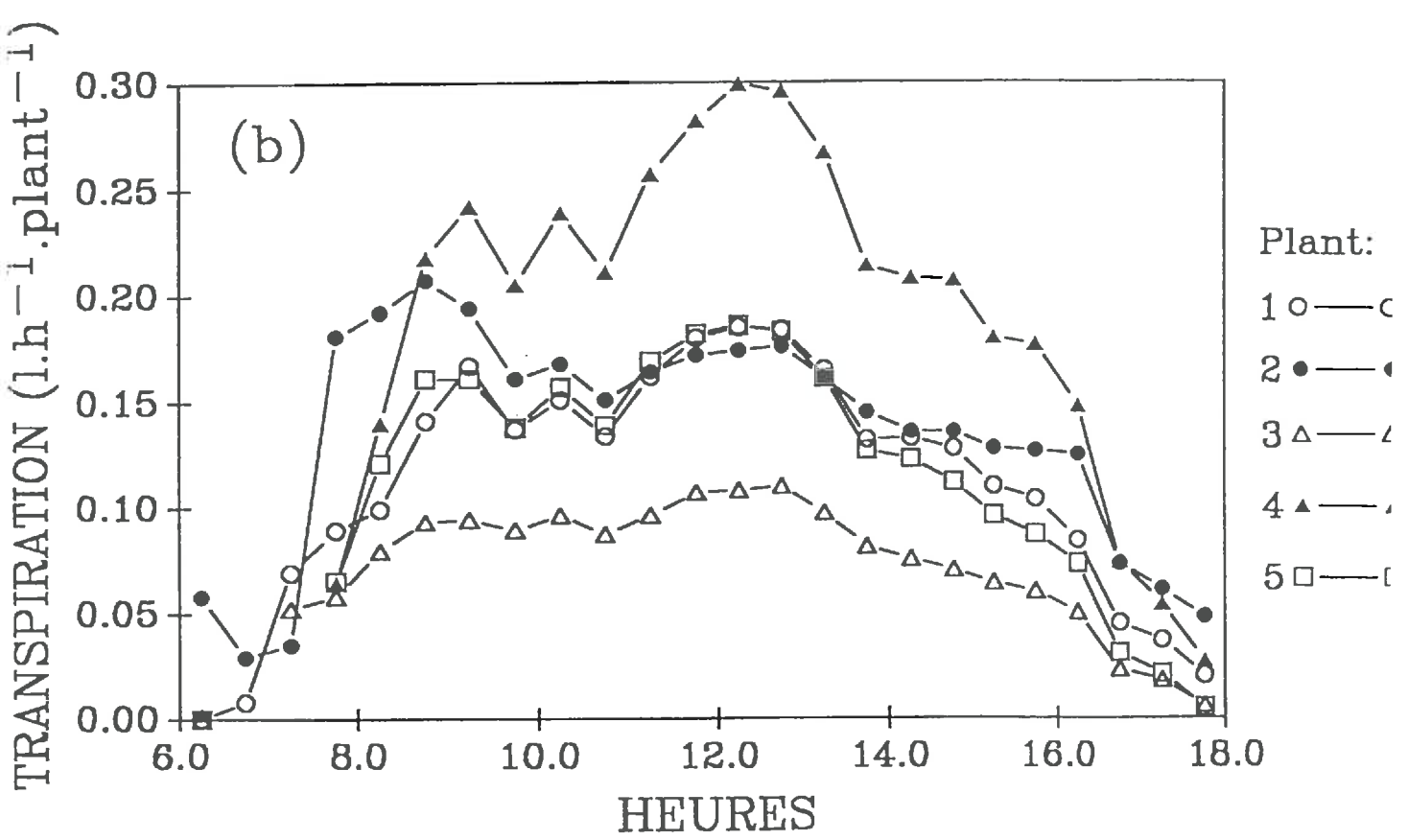
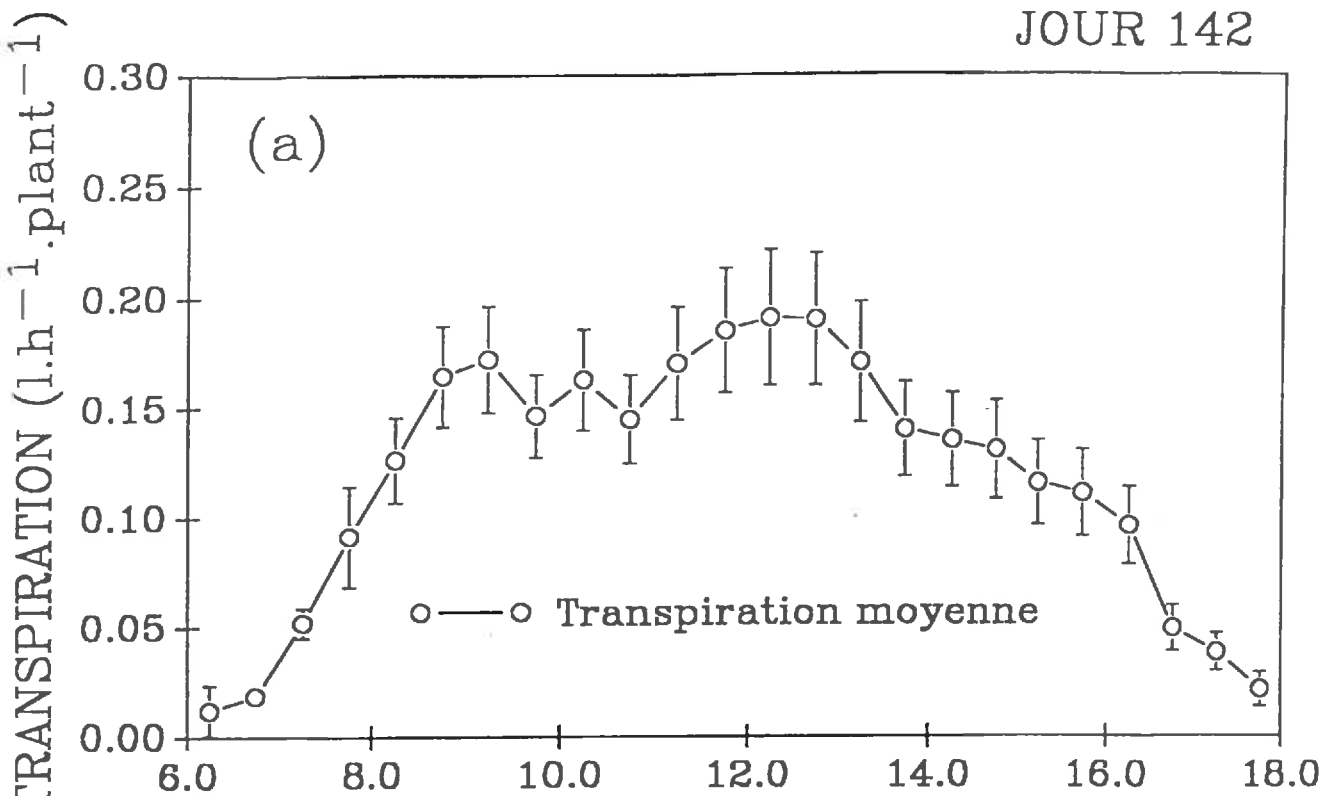


Figure IV.11. Exemple de cinétique de la transpiration de l'arbuste durant la journée 142: (a) moyenne et écart type de la mesure, (b) mesure de chacun des cinq arbres.

L'évapotranspiration journalière a été calculée en supposant que l'évapotranspiration mesurée était identique et stable durant la demi-durée entre le point précédent et le point suivant.

La figure IV.10. présente l'évapotranspiration journalière calculée pour le *Dichanthium aristatum*. Durant ces huit jours de mesures on remarque que la transpiration de la graminée est peu variable, donc peu dépendante de l'IF, et peu dépendante des conditions de rayonnement incident comme l'illustre la journée N° 176 où le rayonnement global était très inférieur à la moyenne. Durant cette journée c'est principalement le gliricidia qui a diminué sa transpiration.

Nous avons une illustration de l'effet pare-soleil de l'arbuste sur la graminée.

#### IV.5.1.2. La transpiration du gliricidia

La transpiration du gliricidia calculée chaque demi-heure est la moyenne des transpirations des cinq arbres appareillés.

La variabilité de la mesure est illustrée pour le jour 142, figure IV.11.a., qui correspond au développement maximal des arbustes (figure II.5.). La variabilité s'explique en partie par la différence des surfaces foliaires de chaque individu, mesurée le jour 143.

Le tableau IV.1. présente pour cette journée la transpiration de chaque arbre.

Tableau IV.1. Transpiration journalière des 5 gliricidias appareillés pour le jour N° 142, et surface foliaire.

Arbre N°	Surface foliaire (m <sup>2</sup> )	Transpiration (l.arbre <sup>-1</sup> .j <sup>-1</sup> )	Transpiration (l.m <sup>-2</sup> de SF)
1	1,18*	1,33	1,13
2	1,49**	1,60	1,07
3	1,01*	0,81	0,80
4	2,12*	2,00	0,94
5	1,05**	1,25	1,19
Moyenne±std	1,37±0,41	1,40±0,39	1,03±0,14

\*Surface estimée, \*\*Surface mesurée

Ce tableau illustre bien le fait que la transpiration est globalement proportionnelle à la surface foliaire.

Cependant, contrairement aux arbres de vergers (Angelocci et Valancogne, 1993) la relation surface/transpiration n'est pas aussi nette du fait de l'interaction des arbres entre eux, ainsi l'arbre N° 3, malgré une surface voisine de l'arbre N° 5, a une transpiration bien inférieure.

Pour expliquer les différences de la transpiration par m<sup>2</sup> de feuille on peut également invoquer, entre autres, le fait que la surface foliaire des arbres ait été imparfaitement appréhendée par notre relation allométrique, équation (II.12.).

Les contrôles effectués sur 4 arbres confirment le bien fondé de cette relation, comme on peut le voir sur le tableau IV.2.

Ainsi l'estimation des surfaces foliaires des arbres équipés pour les mesures de flux de sève peut être considérée comme assez fiable.

Tableau IV.2. Comparaison des surfaces foliaires de 4 arbres, estimées par une relation allométrique et mesurées au planimètre.

Arbres	S. estimée (m <sup>2</sup> )	S. mesurée (m <sup>2</sup> )	Ecart (%)
A	1,49	1,50	+ 0,7
B	1,05	1,07	+ 1,9
C	0,65	0,64	- 1,5
D	0,88	0,93	+ 5,4

La comparaison entre la surface foliaire moyenne des arbres équipés et la surface foliaire moyenne de la parcelle, prend alors tout son sens, comme l'illustre le tableau IV.3.

Tableau IV.3. Comparaison de la surface foliaire moyenne des arbres de l'association (SM) avec celle des arbres équipés pour la mesure de la transpiration (ST) (Surface en m<sup>2</sup>).

Série	1	2	3	4
SM	1,26	1,43	1,04	1,54
ST	1,23	1,37	1,00	1,08

Nous constatons que l'utilisation de la moyenne de la surface foliaire des cinq arbres équipés est, en général, en bonne relation avec la surface moyenne à l'exception des valeurs de la quatrième série où l'on note une différence d'environ 43 % entre les surfaces. Ceci est principalement causé par un arbre dépérissant qui diminue cette moyenne. En l'excluant nous trouvons une surface moyenne par arbre de 1,39 m<sup>2</sup> ce qui est toutefois encore assez divergeant (-11 %) de la surface moyenne.

Nous avons abordé la transpiration de chaque espèce, essayons d'analyser celle de l'association.

#### IV.5.1.3. La transpiration de l'association

La transpiration de l'association est simplement la somme de la transpiration des deux espèces. Les transpirations journalières, avec deux journées par série, sont consignées dans le tableau IV.4.

Nous voyons que la contribution de l'arbuste est toujours la plus importante. Lors des jours 183 et 184, la contribution de l'arbuste est maximale, de l'ordre de 60 % et c'est également durant ces deux jours que la transpiration est la plus proche de l'ETP.

Il faut également souligner la relative stabilité du pourcentage de la transpiration de l'association par rapport à l'évapotranspiration potentielle, calculée à partir du rayonnement global (Bastergue, 1988). L'utilisation de la formule plus complète d'estimation de l'ETP (prise en compte du vent par exemple) permettrait, peut être, un meilleur contrôle du rapport transpiration/ETP.

PETIT FOIN

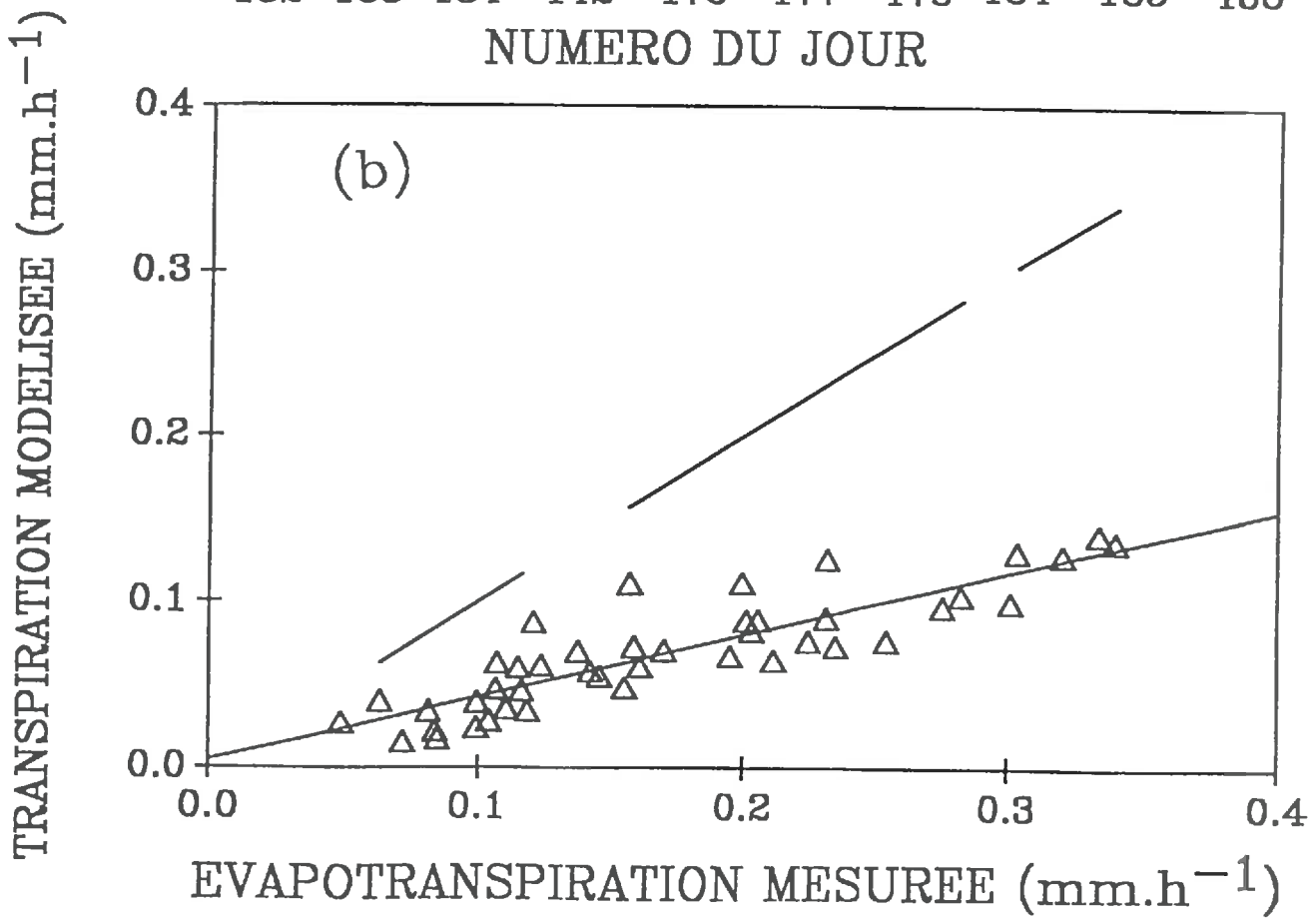
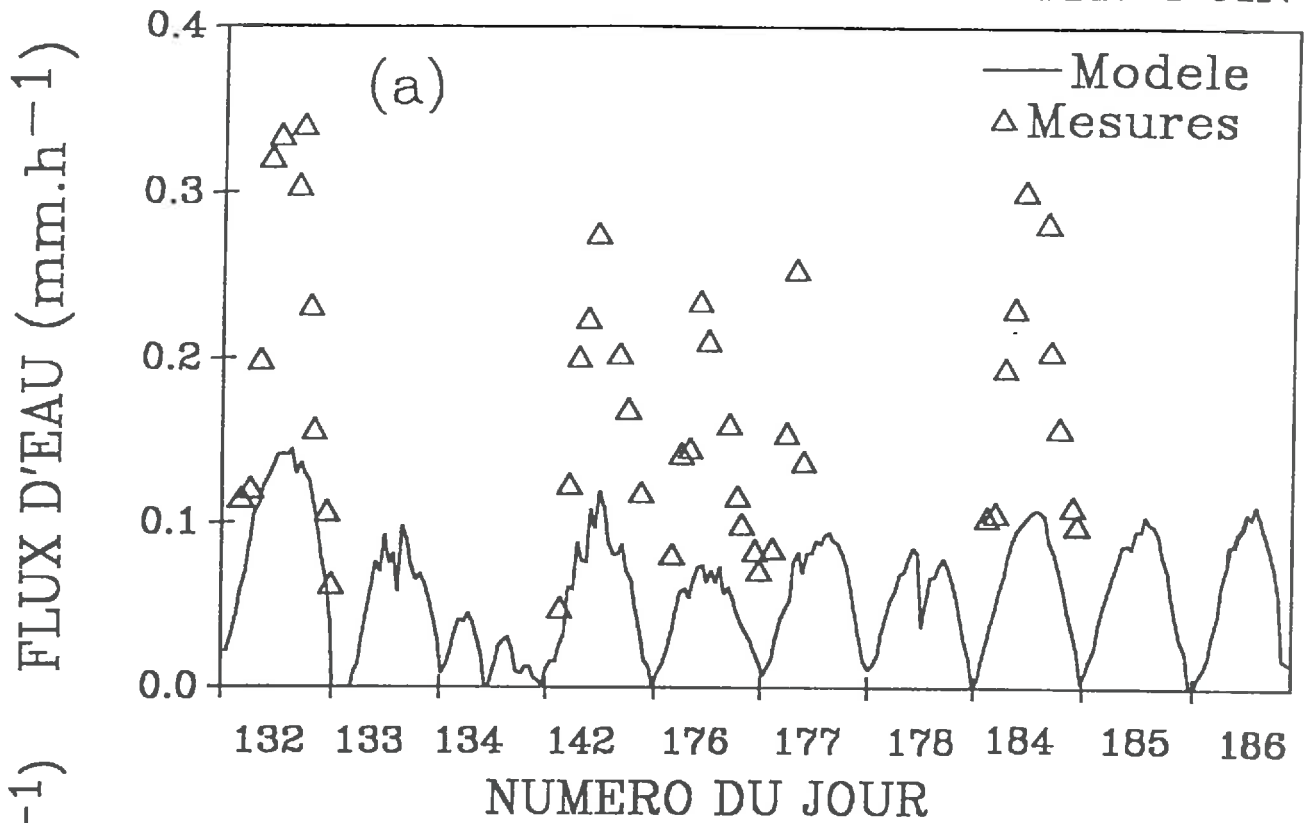


Figure IV.12. Comparaison de l'évapotranspiration mesurée et de la transpiration modélisée pour la graminée, (a) cinétique diurne (6h - 18h) et (b) régression.



Tableau IV.4. Transpiration journalière de l'association (mm.j<sup>-1</sup>) avec en pourcentage la contribution respective de l'arbuste et de la graminée, et comparaison avec l'ETP\*.

Jour N°	Tr Total	% arbuste	% graminée	% de l'ETP*
131	4,95	59,4	40,6	80
132	5,25	53,7	46,3	84
141	4,13	57,4	42,6	75
142	4,18	56,2	43,8	81
175	4,35	53,3	46,7	78
176	3,28	50,7	49,3	77
183	4,94	62,1	37,9	87
184	5,36	60,2	39,8	91

\*ETP calculée suivant la formule de Bastergue (1988):  $ETP = 0,24 \cdot R_g$

Il convient maintenant de comparer ces mesures à celles offertes par la modélisation.

#### **IV.5.2. Concernant la validation du modèle**

Nous allons pouvoir tester le modèle d'abord en comparant la transpiration simulée des deux composantes avec celle mesurée, mais également en rapprochant les températures simulées de surface des feuilles avec celles recueillies grâce au poromètre lors des mesures de conductance. De plus nous pourrions également confronter les rayonnements nets simulés et mesurés au niveau du petit foin et du gliricidia.

Pour aboutir aux simulations, nous avons d'abord utilisé le modèle de rayonnement qui fournit des fichiers de bases au modèle de transpiration. Dix jours complets de modélisation ont pu être effectués (tableau II.1.).

##### **IV.5.2.1. Validation par la transpiration**

###### **Transpiration de la graminée associée**

Les 240 points de simulation au pas de temps demi-horaire, ne peuvent être comparés qu'à une quarantaine de points de mesures, et l'écart entre les points est assez important (figure IV.12.a et b).

En effet le modèle simule la transpiration de la graminée, par contre, la mesure comptabilisait à la fois la transpiration de petit foin mais également l'évaporation du sol, dont on avait a priori sous estimé l'importance.

Le modèle complet sous-estime de l'ordre de 50 % les évapotranspirations mesurées avec la chambre.

Au pas de temps journalier, l'écart est conservé, comme le confirme le tableau IV.5.

Cette distorsion mesure/modèle a sans doute plusieurs origines qui peuvent être:

- une mauvaise représentativité des mesures effectuées, par rapport aux conditions moyennes de l'association,
- la contribution de l'évaporation du sol pris en compte dans la mesure avec la technique de la chambre,
- une mauvaise estimation de la température de surface du sol

Tableau IV.5. Comparaison des transpirations journalières du petit foin mesurées, et modélisées (mm.j<sup>-1</sup>).

Jour N°	Mesure	Modèle	Ecart
132	2,43	1,20	1,23
142	1,83	0,68	1,15
176	1,62	0,57	1,05
184	2,13	0,78	1,35

#### - Représentativité des mesures

Ce problème, s'il est envisageable, n'expliquerait pas de si grosses divergences, surtout dans la mesure où les sous-modèles du modèle de transpiration (PAR transmis, conductance stomatique, entre autres) sont satisfaisants.

#### - Quantification de l'évaporation du sol

La prise en compte du facteur évaporation du sol peut par contre jouer un rôle plus important. Les utilisateurs de chambre pour l'estimation des flux n'ont jamais été confrontés au type de problème de comparaison que nous rencontrons:

- soit, parce qu'ils comparaient les mesures "chambres" avec celles d'un lysimètre, dans ce cas là nous avons avec les deux techniques une estimation de l'ETR;
- soit, parce qu'ils utilisaient la chambre sur un matériel beaucoup plus développé, où dans ce cas là, la contribution de l'évaporation du sol peut être très réduite.

Pour notre part, avec des IF ne dépassant pas 1,6, on peut penser que l'évaporation du sol était importante (Ritchie et Burnett, 1971). Nous avons calculé quel pourrait être la contribution de l'évaporation du sol en la calculant à partir d'une relation empirique établie sur ce type de sol (Bussière, 1985) et à partir d'un bilan d'énergie estimé.

#### Evaporation d'un sol nu mulché

A titre de comparaison, l'évaporation d'un vertisol sous un mulch de canne à sucre d'IF 4 (Bussière, 1985) recalculée pour nos conditions d'ETP varierait de 1,48, 1,22, 1,05, 1,40 mm, lorsque le vertisol est au point de saturation, à 0,65, 0,53, 0,44, 0,61 mm lorsqu'il atteint le point de flétrissement, respectivement pour les quatre jours de comparaison. Ces ordres de grandeurs d'évaporation du sol encadrent assez bien nos écarts entre la mesure et le modèle, et permettent bien de penser que l'évaporation serait la cause des divergences mesure/modèle.

#### Bilan d'énergie du sol

Parallèlement nous avons également calculé quelle pourrait être l'évaporation du sol, en réalisant un bilan d'énergie à son niveau:

$$E_{sol} = (R_{nsol} + G_{sol} - H_{sol}) / \lambda \quad (IV.24.)$$

Nous avons calculé le R<sub>n</sub> du sol en calculant l'apport de l'atmosphère (premier terme de l'équation suivante) et des espèces (second terme) ainsi que le rayonnement solaire transmis (troisième avec les deux domaines de longueur d'onde), et en retranchant les pertes par émission (quatrième terme) et réflexion (dernier terme, avec les deux domaines de longueurs d'onde):

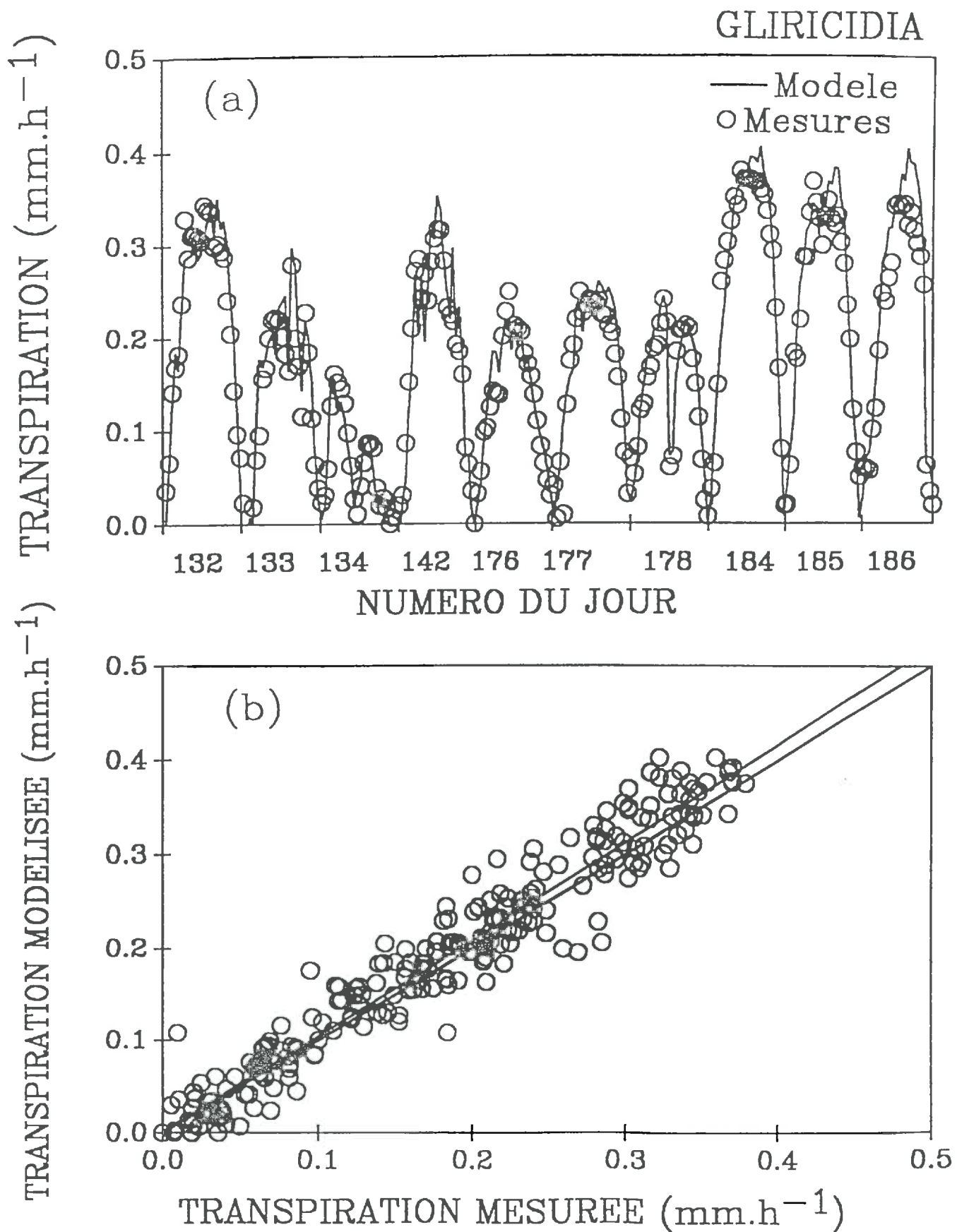


Figure IV.13. Comparaison entre la transpiration mesurée et celle modélisée pour l'arbust (a) cinétique diurne (6h - 18h), au cours des dix jours de simulation et (b) regression.

$$\begin{aligned}
R_{\text{sol}} &= R_{\text{atm}} \cdot \text{FIRT}_{\text{ciel,sol}} \\
&+ \sum_{i=1}^j \sum_{c=c}^o R_{\text{esp}_{ic}} \cdot \text{FIRT}_{ic,\text{sol}} \\
&+ (\text{TrsolPAR} \cdot R_g/2 + \text{TrsolPIR} \cdot R_g/2) \\
&- R_{\text{sol}} - (\sigma_{\text{solPAR}} \cdot R_g/2 + \sigma_{\text{solPIR}} \cdot R_g/2)
\end{aligned} \tag{IV.25.}$$

Pour le calcul du flux de chaleur sensible, nous avons supposé que la résistance sol atmosphère était identique à celle qui existe entre le petit foin et l'atmosphère (équation IV.11.).

$$H_{\text{sol}} = \rho C_p \cdot (T_{\text{sol}} - T_{\text{pfoin}}) / r_{\text{hsol}} \tag{IV.26.}$$

Le calcul du flux de chaleur du sol a été effectué de la manière suivante (Monteith et Unsworth, 1990):

$$G_{\text{sol}} = [\sqrt{2} A(0) k' \sin(\omega t + \pi/4)] / D \tag{IV.27.}$$

où  $A(0)$  représente l'amplitude de température à la surface du sol,  $k'$  la conductivité thermique du sol, estimé à partir de ses composants,  $\omega$  la pulsation du sol et  $D$  la profondeur d'amortissement.

A l'aide de ces éléments, nous obtenons une évaporation journalière d'environ 2,4 mm.

Cette évaporation est beaucoup trop forte, et plus forte que les mesures d'évapotranspiration.

Cette sur-estimation a sans doute comme origine une mauvaise estimation de la résistance au flux de chaleur, et une mauvaise estimation de la température de surface du sol.

### Influence de la température de surface du sol

Les vertisols, du fait de leur très faible conductivité thermique ont tendance à créer à leur surface une couche plus sèche (self-mulching), donc plus chaude. En simulant de nouveau l'évaporation du sol, en utilisant la température de surface + 5 °C dans l'équation IV.26., nous obtenons à l'échelle de la journée une évaporation de 1,2 mm, plus en rapport avec nos mesures (tableau IV.5.). Les conséquences de cette modification sur l'estimation de la transpiration sont de l'ordre de + 10 % pour le petit foin et de + 3 % pour le gliricidia.

Ces éléments permettent finalement de penser que le modèle n'est pas à remettre en cause. Il faudrait pour le valider soit:

- pouvoir réaliser une mesure correcte de la transpiration de la graminée, uniquement;
- ou inclure dans le modèle un module de calcul de l'évaporation du sol.

Cet élément serait tout à fait intéressant pour connaître les conséquences des associations sur l'importance de cette forme de perte d'eau. Ce module sera indispensable pour assurer un bon couplage des transferts sol/plante mais nécessite pour les sols de type vertique une meilleure connaissance des phénomènes de transferts.

### Transpiration de l'arbuste

Pour le gliricidia, l'acquisition des mesures de flux de sève étant automatiques, nous disposons d'autant de points simulés que de points mesurés. La figure IV.13. présente en (a) la cinétique de comparaison, tandis qu'en (b) elle reprend les données sous forme de régression. La régression mesure/modèle avec une pente de 1,04 et un  $r^2$  de 0,94 est tout à fait satisfaisante, surtout au regard de la variabilité inter-arbre, et au regard de la validation préalable où le flux était égale à 0,98 des pertes enregistrées par la balance.

Si l'on étudie les quatre séries individuellement c'est avec la série 4 que le décalage est le plus grand entre la mesure et le modèle, la pente de la régression atteignant 1,06 alors qu'elle est de 1,03, 1,01, 1,03 pour les séries 1, 2, 3 respectivement. Cette sur-estimation

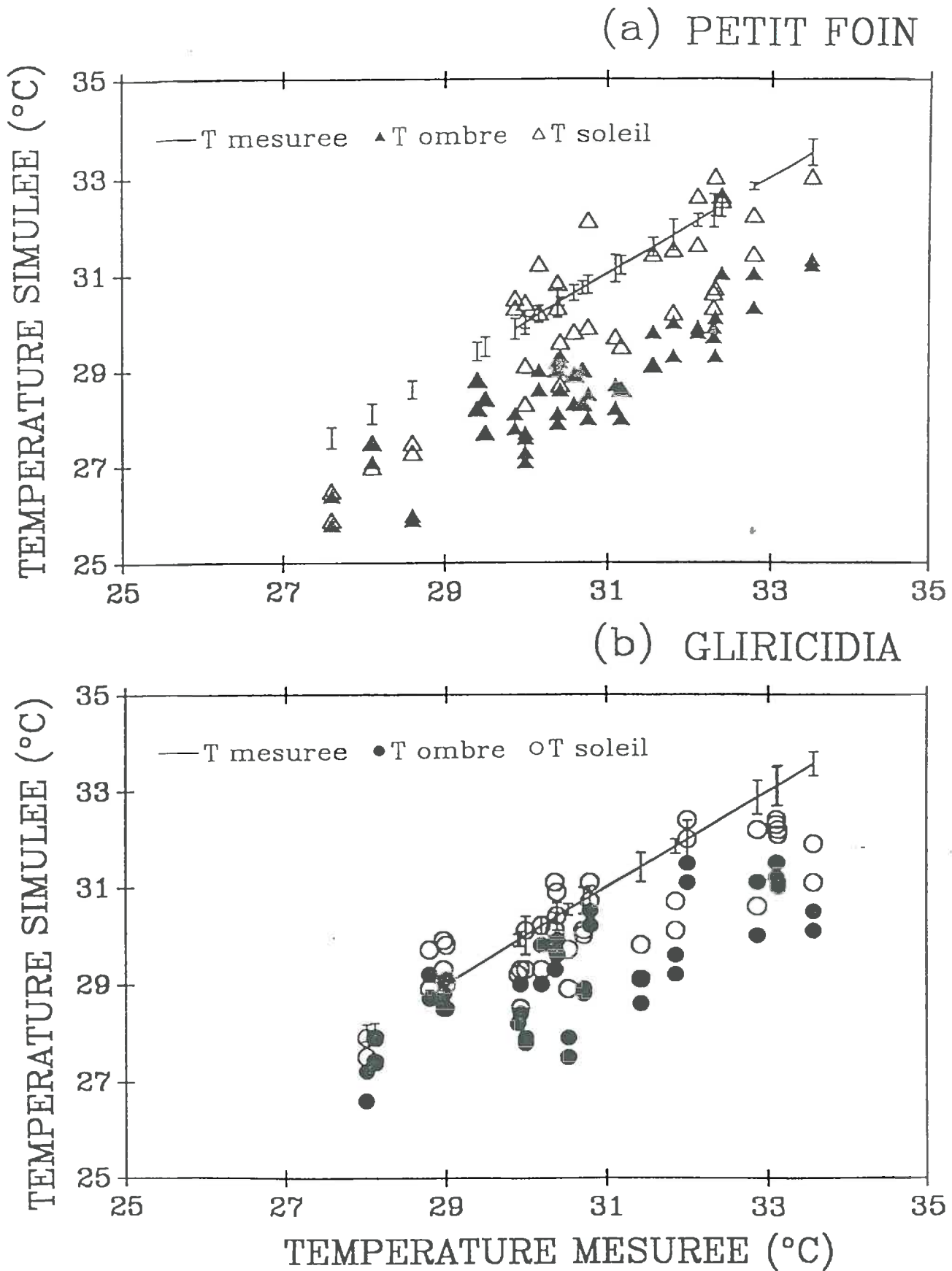


Figure IV.14. Comparaison des températures moyennes des feuilles, enregistrées avec le poromètre, avec celles simulées pour des feuilles à l'ombre ou au soleil. (a) pour la graminée et (b) pour l'arbuste.

du modèle vient plutôt de la sous-estimation de la transpiration mesurée, puisque la surface moyenne des arbres appareillés était inférieure à la moyenne de celle des arbres de l'association: différence de l'ordre de 11 %.

Nous avons vu que le modèle donne toute satisfaction, principalement pour le gliricidia, il faut cependant s'assurer de la cohérence des variables intermédiaires ( $R_n$ ) et des variables de calages. C'est l'objet des deux paragraphes suivants.

#### IV.5.2.2. Validation par les températures de surfaces

La figure IV.14. a et b compare les températures simulées des feuilles à l'ombre et au soleil à celles mesurées grâce au thermocouple qui équipe le poromètre. Nous constatons pour le petit foin (a) comme pour le gliricidia (b) des écarts assez importants, mais constants, et une bonne cohérence entre les mesures et les simulations. Les mesures sont presque systématiquement supérieures aux températures modélisée. La différence entre les températures provient sans doute de la faible représentativité de la mesure (8 à 16 feuilles) et peut être d'une mesure sur-estimée du fait qu'elle ait lieu à l'issue de la mesure de conductance c'est à dire après que la feuille soit restée entre 30 et 60 s dans la chambre du poromètre.

#### IV.5.2.3. Comparaison du rayonnement net mesuré et estimé

Le rayonnement net entre le niveau du gliricidia et celui petit foin a été estimé par seulement 2 bilanmètres, situés au milieu de l'inter-rang et entre deux arbustes dans le rang. A cause de l'hétérogénéité inhérente à la structure en rangs, il est audacieux d'utiliser la moyenne des deux appareils comme référence; par contre leur situation contrastée permet de les utiliser plutôt comme borne inférieure et supérieure à la valeur moyenne du  $R_n$ . La figure IV.15. présente les mesures des deux bilanmètres et le  $R_n$  moyen simulé par le modèle. Nous constatons une bonne cohérence, les données modélisés étant bien encadrés par les mesures.

## IV.6. Conclusion

La modélisation de la transpiration des différentes composantes de l'association a été effectuée en résolvant, pour chaque espèce, et pour les feuilles à l'ombre et celles au soleil, le bilan d'énergie. La résolution de ce bilan est possible grâce:

- au modèle de rayonnement (Sinoquet et Bonhomme, 1992) adapté à l'ensemble du rayonnement solaire qui fournit principalement les surfaces respectives de chaque espèce à l'ombre et au soleil, le PAR moyen qu'elles reçoivent, ainsi qu'un facteur de forme qui traduit l'influence des espèces les unes sur les autres.
- aux mesures micrométéorologiques réalisées à l'intérieur de chaque strate.
- à la modélisation de la conductance stomatique.

Cette simulation a été comparée à des mesures effectuées par la méthode des flux de sève pour l'arbuste, et par celle des enceintes fermées pour la graminée. L'automatisation des mesures sur le gliricidia est à ce sujet tout à fait intéressante. Les mesures sur le petit foin sont beaucoup plus coûteuses en main d'oeuvre et la fiabilité de la mesure reste encore relative, à cause, sans doute, du phénomène d'évaporation dont nous avons sous-estimé l'importance.

Le modèle prédit bien la transpiration de l'arbuste ( $r^2 = 0,94$  et  $a = 1,04$ ). Concernant les comparaisons pour la graminée, la contribution de l'évaporation du sol dans les mesures de transpiration semble être la cause des divergences, et elle empêche pour l'instant la validation complète du modèle.

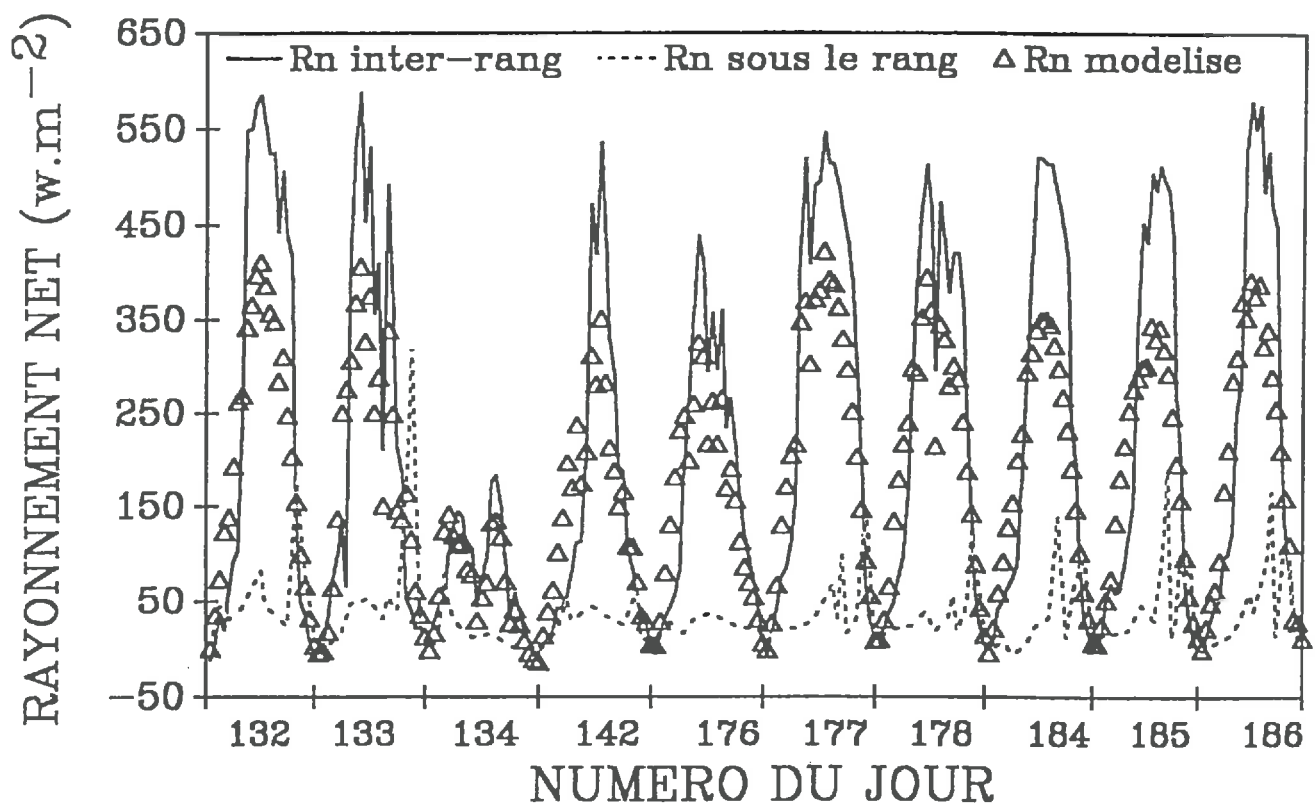


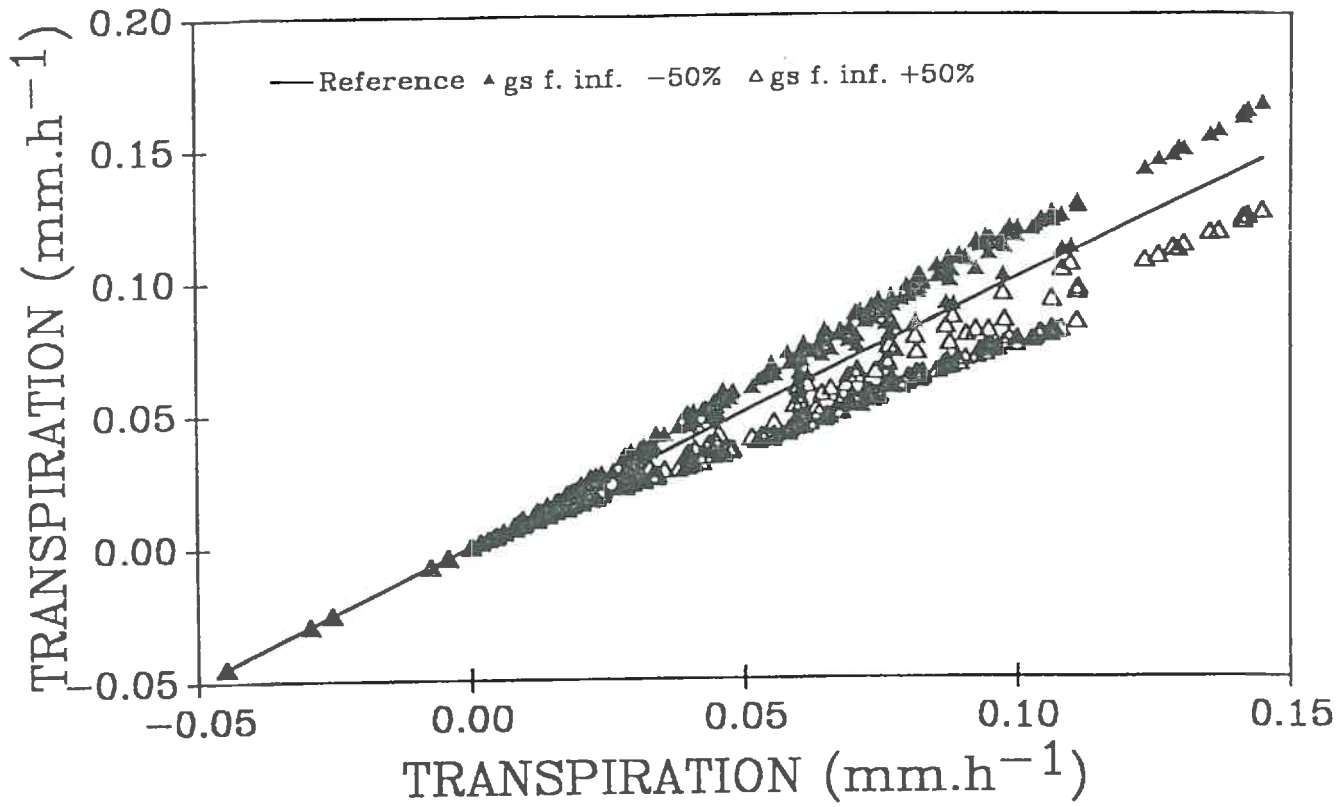
Figure IV.15. Comparaison entre les mesures des deux bilanmètres situés sous le rang et à l'inter-rang avec le rayonnement net simulé au dessus du couvert de la graminée.

Malgré tout, même s'il reste à valider plus complètement, notre modèle, semble être cohérent puisque les températures de surfaces générées sont en accords avec celles mesurées. Il reste à valider, plus finement, l'estimation du rayonnement net, car les deux mesures, mêmes si elles encadrent la valeur simulée, elles ne permettent pas une estimation suffisamment précise du rayonnement net moyen.

Malgré ces points à préciser, nous pouvons d'ores et déjà utiliser notre modèle comme un outil de prédiction et d'analyse, ce sera l'objet de la dernière partie.



(a) PETIT FOIN



(b) GLIRICIDIA

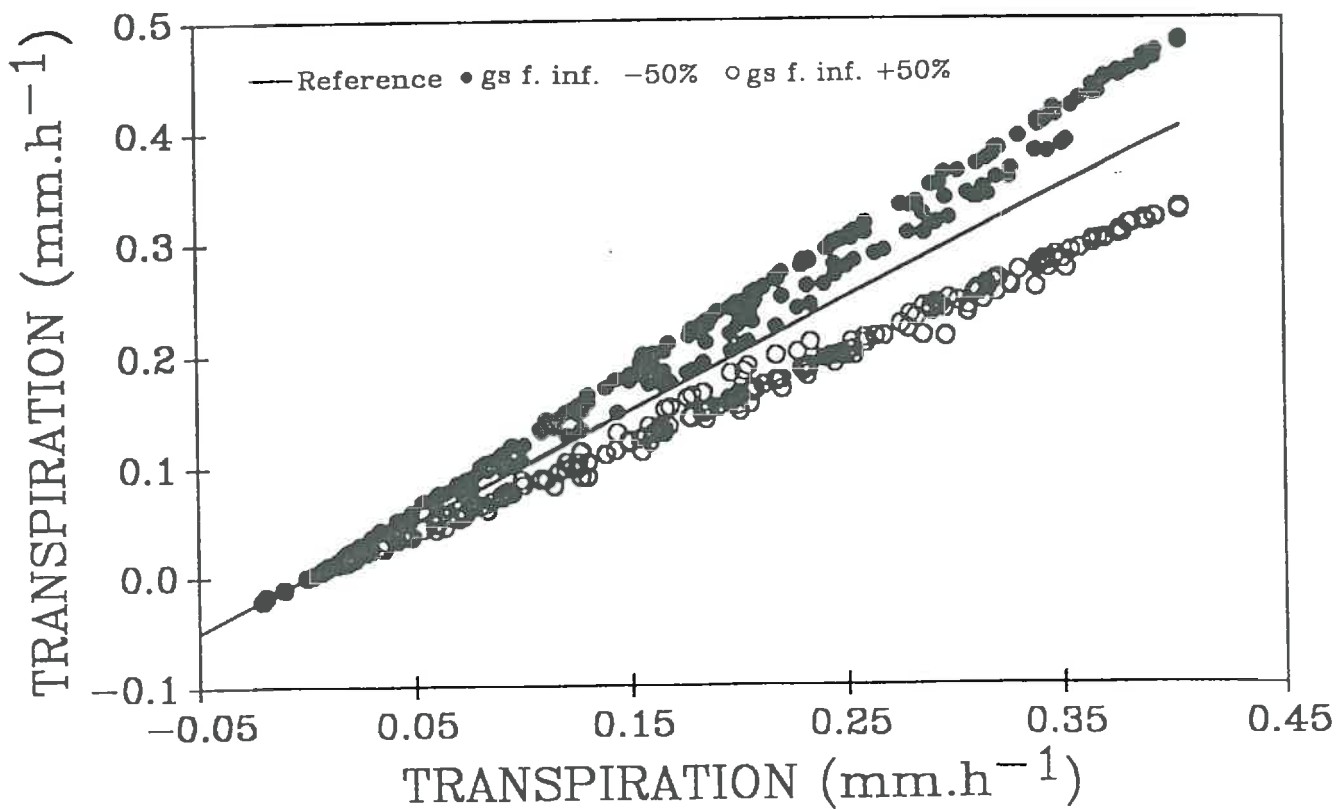


Figure V.1. Sensibilité de la transpiration (a) de la graminée et (b) de *Gliricidia* à une variation de la conductance stomatique des faces inférieures.

## V. SENSIBILITE DU MODELE ET APPLICATIONS

Nous proposons dans ce chapitre une réflexion autour de la sensibilité du modèle par rapport aux variables d'entrée, de sa simplification possible, ainsi que de son utilisation en tant qu'outil de prédiction.

### V.1. Sensibilité du modèle

Tester la sensibilité d'un modèle revient à analyser, dans la gamme de variation des variables d'entrée du modèle, leur influence sur les sorties fournies. Nous avons testé trois facteurs :

- l'IF des deux espèces en le considérant égal à 90 et à 110 % de sa valeur calculée.
- la conductance de la face inférieure en la faisant passer à 50 et à 150 % de sa valeur modélisée, ces extrêmes correspondant à la variabilité maximale du modèle de conductance stomatique.
- le Rn calculé par le modèle, équation IV.7., en le considérant égal à 90 et à 110 % de sa valeur calculée.

Ces gammes de variations des différents facteurs, notamment pour l'IF et le Rn sont faibles et illustrent seulement les conséquences d'un biais systématique des appareils de mesures. Elles permettent également d'avoir un ordre de grandeur des variations de transpirations au sein du couvert, variations liées à la variabilité du couvert, tant dans sa structure que dans son fonctionnement (stomates).

Les conséquences des variations des paramètres, autour de leurs valeurs mesurées ou estimées, sur la transpiration des composantes de l'association, sont résumés dans le tableau V.1. et sur la figure V.1.

Tableau V.1. Influence de la conductance de la face inférieure et du Rn sur la transpiration des composantes

Paramètres	Tr gliricidia	Tr petit foin
0,9 IF	-6 %	-7 %
1,1 IF	+6,4 %	+9 %
gs inf -50 %	+17 %	+16 %
gs inf +50 %	-19 %	-19 %
0,9 Rn	-4,2 %	-2,7 %
1,1 Rn	+4,2 %	+2,8 %

#### V.1.1. L'indice foliaire

Nous avons voulu tester l'influence d'une erreur systématique pour l'estimation de l'IF, sur la transpiration estimée par le modèle (tableau V.1.).

Concernant le gliricidia les écarts sont symétriques, et de l'ordre de 6 %.

Pour le petit foin la variation de plus ou moins 10 % de l'IF influe les transpirations de 9 et 7 % respectivement.

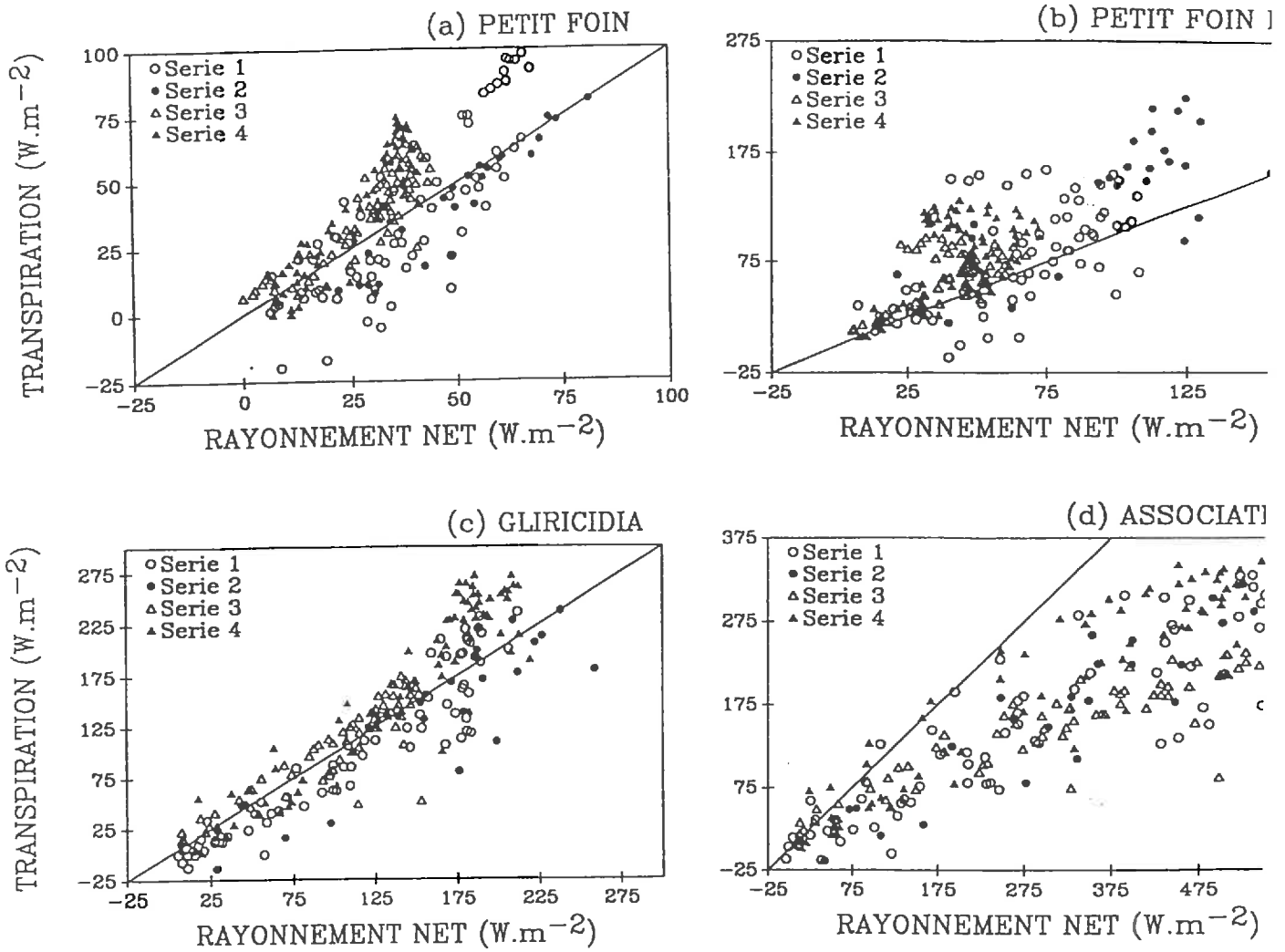


Figure V.2. Relation entre le rayonnement net et la transpiration de (a) la graminée associée (b) de la graminée pure, (c) de l'arbuste, et (d) de l'association.

Pour les deux espèces la surface ensoleillée est pratiquement identique pour les deux situations d'IF, c'est donc uniquement les surfaces à l'ombre qui évoluent. Ceci explique la différence entre la variation de surface (+ ou - 10%) et sa conséquence sur la transpiration (+ ou - 6 % pour l'arbuste et 8% pour la graminée).

### V.I.2. La conductance stomatique

La mesure ou la modélisation des conductances stomatiques sont soumises à des incertitudes de l'ordre de 10 % (Turner, 1991) ou plus. Nous avons voulu tester deux cas extrêmes, en supposant une erreur de 50 % sur la conductance de la face inférieure.

Elle entraîne un biais de moins de 20 % sur la transpiration (tableau V.1. et figure V.1.).

Comme des variations de 50 % peuvent intervenir au niveau d'une mesure, mais rarement au niveau d'une moyenne, sauf lorsqu'il y a un problème d'erreurs systématiques dues à l'appareil, et comme les écarts sont symétriques, nous pouvons dire que l'imprécision autour des mesures de conductances ne semble pas trop gênante.

Ainsi, la modélisation de la conductance stomatique prenant en compte d'autres facteurs, comme l'âge des feuilles, le déficit de saturation de l'air, n'apparaît donc pas indispensable dans un premier temps, même s'il reste souhaitable pour mieux comprendre les mécanismes de régulation stomatique.

### V.I.3. Le rayonnement net

Les variations imposées au  $R_n$ , qui pourraient avoir comme origine une erreur sur la mesure du rayonnement net au dessus de la culture, ou une imprécision des facteurs d'échanges n'est pas trop gênante (tableau V.1.). En effet l'erreur relative est assez faible moins de 3 % pour le petit foin et environ 4 % pour le gliricidia et symétrique autour de la moyenne.

Ainsi, même avec des données entachées d'incertitudes, le modèle offre une base assez solide de la modélisation de la transpiration.

Dans un prochain travail il restera à vérifier les effets d'une mauvaise estimation des paramètres microclimatiques (l'humidité relative, vent) sur la transpiration au sein du couvert.

## V.2. Simplifications du modèle

Dans un souci d'estimation plus rapide et plus simple de la transpiration, nous avons voulu rapprocher la transpiration de deux paramètres climatiques, le rayonnement net et le déficit de saturation.

Nous avons comparé le rayonnement net disponible au niveau du petit foin associé, et pur, et au niveau du gliricidia avec leur transpiration (figure V.2. a, b et c) et le rayonnement net au-dessus de la culture avec la transpiration totale de l'association (figure V.2. d).

Nous avons également confronter la transpiration de la graminée associée, de l'arbuste, et de l'association avec les déficits de saturation enregistrés à proximité (0,2 m, 0,7 m et 2 m, figure V.3. a, b, c et d). Pour le petit foin pur nous avons comparé sa transpiration au déficit de saturation enregistré à 2 m (figure V.3. b), en le considérant identique à celui mesuré au dessus du couvert du fait des alizés continuent.

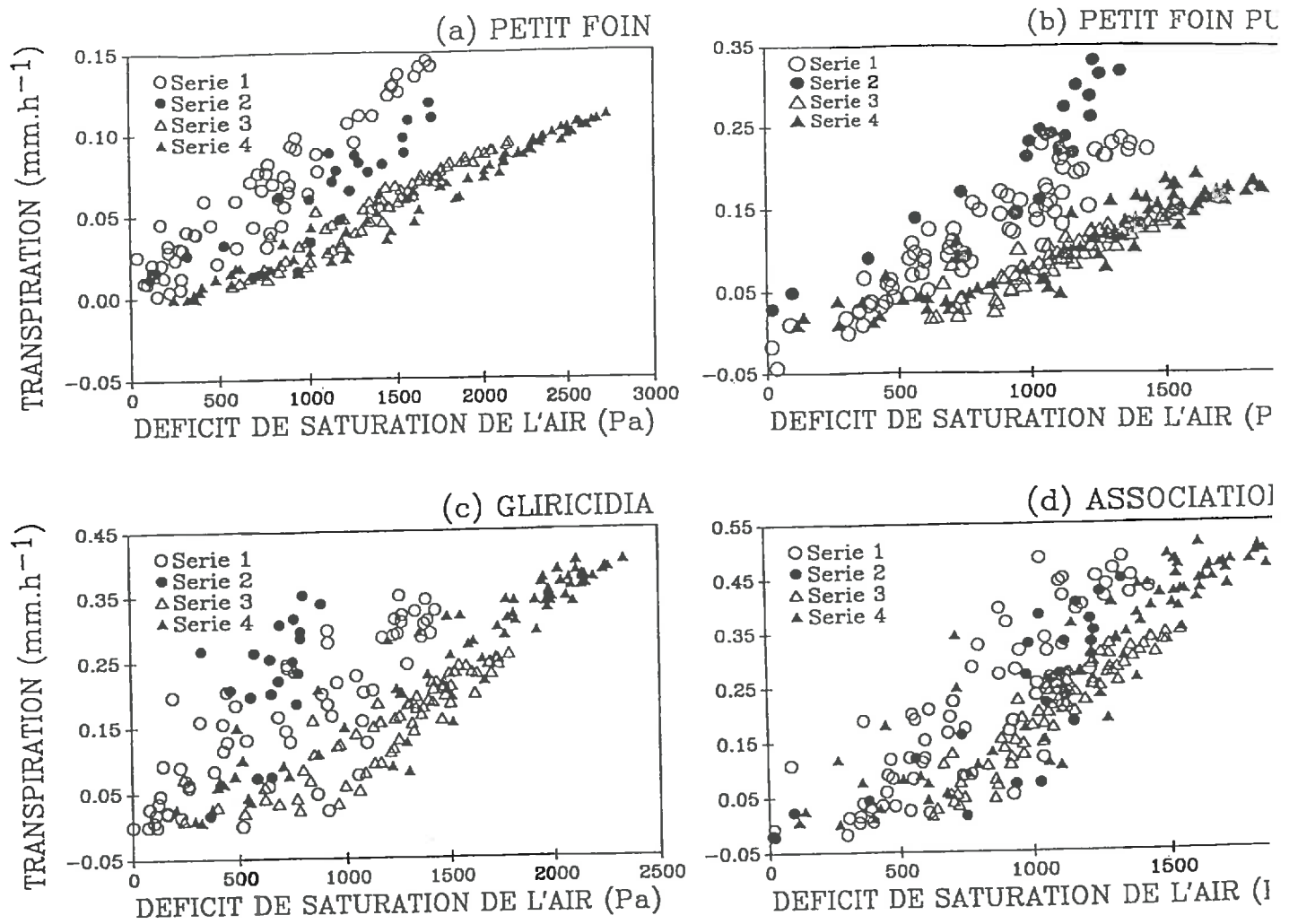


Figure V.3. Relation entre le déficit de saturation de l'air et la transpiration de (a) la graminée associée, (b) de la graminée pure, (c) de l'arbuste, et (d) de l'association.

### V.2.1. Transpiration et rayonnement net

Le rayonnement net est la composante principale du bilan d'énergie du couvert (Jones, 1992), et sa détermination est assez simple (équation IV.2.), c'est pourquoi il nous a semblé judicieux de le relier à la transpiration des espèces.

Les résultats sont assez intéressants (figure V.2.).

Pour le petit foin associé nous obtenons, avec l'ensemble des séries, un coefficient de corrélation de 0,77. Si l'on prend indépendamment chaque série, la corrélation varie de 0,83 pour la série 1, à 0,95 pour la série 2. La pente est plus forte pour les séries 3 et 4, et plus proche de 1.

Pour le petit foin pur, les relations sont plus lâches, ( $r^2$  maximum de 0,72 pour la série 2) et les pentes plus stables autour de 1,2 quelle que soit la série.

Pour le gliricidia la relation est très bonne, avec un  $r^2$  de 0,94 et une pente de 1,1. Les quatre séries ont toutes des pentes voisines ce que l'on pourrait traduire par un ratio rayonnement net/transpiration stable le long des 4 périodes d'études et donc une adéquation offre/demande durable.

Enfin, même la transpiration de l'ensemble de l'association semble bien en phase avec la mesure du rayonnement net mesuré au dessus de la culture. La pente est de 0,5 et les  $r^2$  compris entre 0,88 et 0,93 cachent tout de même une grosse variabilité. Cependant en première estimation cette relation est satisfaisante.

### V.2.2. Transpiration et déficit de saturation

Le déficit de saturation de l'air semble bien expliquer la transpiration de la graminée quelle soit associée ou bien pure (figure V.3. a et b). Les pentes diminuent significativement entre les périodes 1 & 2 et 3 & 4 et le déficit de saturation augmente, ce qui est tout à fait en accord avec la diminution de l'eau disponible pendant ces périodes et l'évolution des conductances stomatiques.

Pour le gliricidia les mêmes constatations peuvent être faites. Cependant la relation est beaucoup plus dispersée, jusqu'à 1700 Pa de déficit. Ceci traduit soit l'insensibilité du gliricidia au déficit, ou plus probablement l'action d'autres facteurs comme le rayonnement net pour contrôler sa transpiration.

Enfin, la transpiration de l'association, figure V.3. d est assez bien corrélée au déficit de saturation de l'air à 2 m. Dans un souci de modélisation simple, cette relation plutôt de type sigmoïde est intéressante.

Il ressort de ces deux paragraphes que la transpiration est bien corrélée au déficit de saturation et au rayonnement.

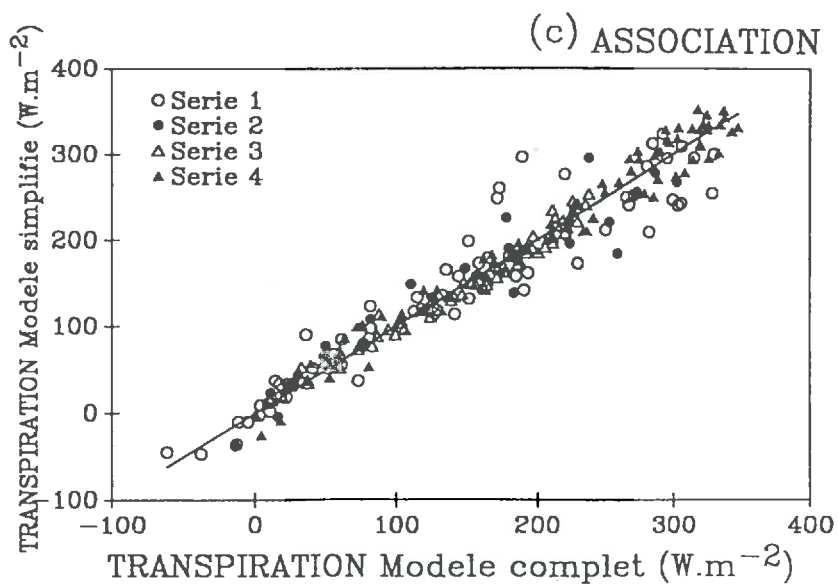
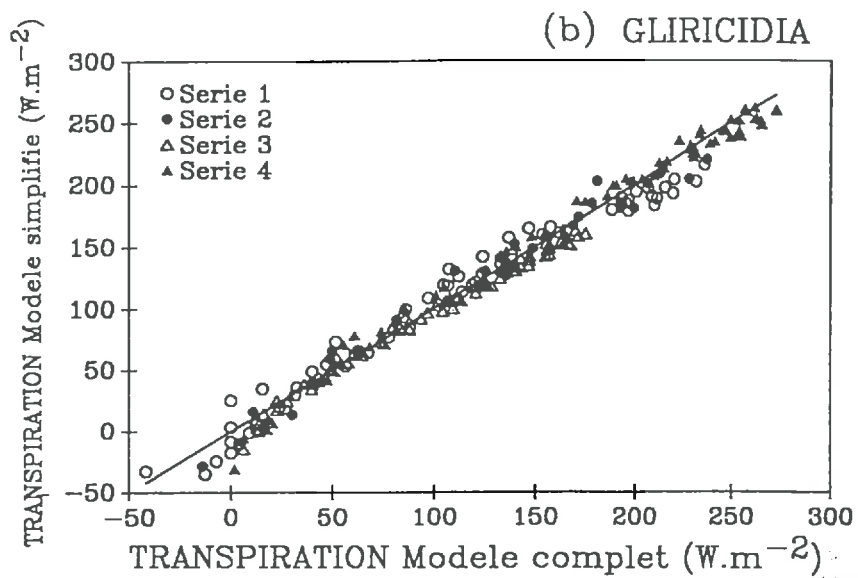
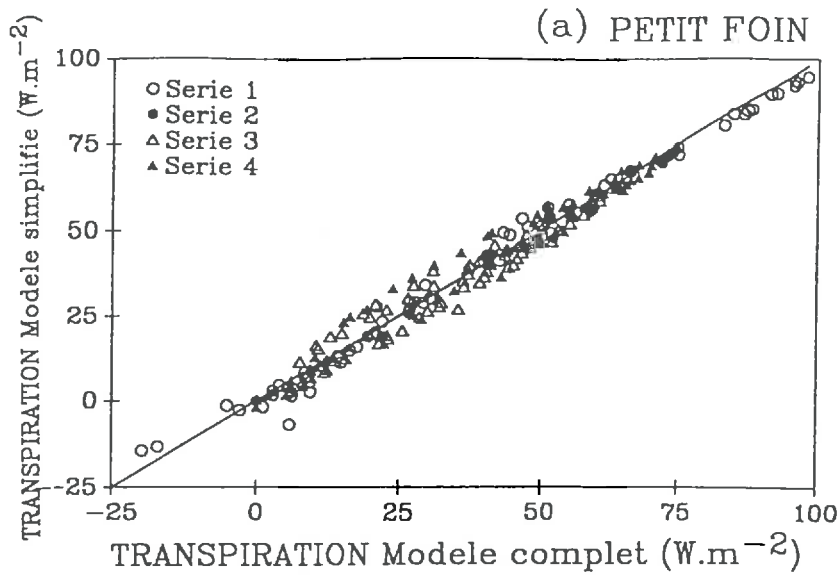
### V.2.3. Modèle simplifié

La prise en compte simultanée du rayonnement net, et du déficit de saturation conduit à une équation de type:

$$TR_i = a R_n + b D + k \quad (V.1)$$

où  $TR_i$  est la transpiration de l'espèce ou de l'association  $i$  ( $W.m^{-2}$ ),  $R_n$  le rayonnement net disponible au niveau de chaque strate ( $W.m^{-2}$ ),  $R_n$  le rayonnement net disponible au niveau de chaque strate ( $W.m^{-2}$ ),  $D$  le déficit de saturation de l'air (Pa), et  $k$  une constante. Nous obtenons une très bonne relation que ce soit au niveau du petit foin, du gliricidia ou de l'ensemble (figure V.4., a, b et c respectivement). Avec cette expression, nous retrouvons les variables de l'équation de Penman-Monteith (équation IV.3.), et ceci illustre donc la possibilité d'utiliser la formule dans le cas particulier de notre association.

Lorsque l'on individualise les périodes on constate que les relations sont meilleures pour les séries 3 et 4 ( $r^2 > 0,95$ ).



**Figure V.4.** Relation entre la transpiration estimée par le modèle complet et celle estimée à partir d'un modèle simplifié, tenant compte du rayonnement net et du déficit de saturation de l'air pour (a) le petit foin, (b) le gliricidia, et (c) l'association

Les coefficients a et b sont assez stables entre les différentes séries lorsque l'on modélise la transpiration du gliricidia, et pour le petit foin on retrouve des coefficients proches, respectivement pour les séries 1 & 2 et 3 & 4.

Bien sûr, l'utilisation d'un modèle simplifié de cette forme (équation V.1.) semble intéressante, mais elle ne peut s'envisager que dans des conditions stables, sur des pas de temps de l'ordre de la décade, et avec des phases de vérifications et de calages régulières.

De ces éléments (une seule et même condition de  $R_n$  et de  $D_{sat}$  pour chaque type de couvert) il ressort que l'on peut, peut-être, simplifier notre modèle en ne considérant qu'un seul type de feuillage "moyen", regroupant feuilles à l'ombre et celles au soleil.

Tout en gardant les mêmes principes les calculs de bilan d'énergie s'en trouveraient réduits et la précision peut être suffisante.

### V.3. Applications du modèle

La première partie de ce paragraphe illustre l'utilisation de la modélisation de l'interception du PAR, et la seconde aborde les aspects liés à la transpiration.

#### V.3.1. Interception du PAR

L'intérêt de la modélisation est de pouvoir simuler différentes hypothèses à partir des phénomènes mis en évidence dans une expérimentation. A partir des données de structure (développement de l'arbuste, densité de surface foliaire...) établis pour la série N° 1 (12 mai 1993) nous avons simulé plusieurs situations portant sur des orientations, des dates et des latitudes différentes pour l'association et les deux espèces séparément, comme si elles étaient conduites en pures. Ces situations dans lesquelles la composante du rayonnement diffus par rapport au rayonnement incident est de 30 %, peuvent être comparées à la simulation effectuée pour une journée où le rayonnement est uniquement diffus. Dans ce dernier cas de figure on comprend que l'ensemble des variables n'intervient pas. Les intégrations journalières des différents cas sont rassemblés dans le tableau V.2.

Tableau V.2. Simulation du PAR absorbé durant une journée, en pourcentage du PAR incident, en fonction de l'orientation des rangs, des conditions de ciel, de la latitude et de la date pour le petit foin et le gliricidia purs et associés (*D. D. aristatum*, *G. G. sepium*, et T. pour les parties ligneuses du gliricidia).

Orientation des rangs Nord-Sud							
	Espèces associées			Espèces pures			
	D.	G.	T.	D.	G.	T.	
Diffus	15,6	59,5	1,9	47,3	59,3	1,9	
EQ-eq*	15,0	57,2	2,1	42,4	57,1	2,1	
EQ-se*	15,3	58,2	2,0	44,4	58,0	2,0	
TN-se*	15,0	57,3	2,1	42,5	57,1	2,1	
TN-eq*	15,1	58,6	2,1	44,4	58,4	2,0	
TN-sh*	15,9	61,9	1,9	50,6	61,6	1,8	



Orientation des rangs Est-Ouest						
	Espèces associées			Espèces pures		
	D.	G.	T.	D.	G.	T.
Diffus	15,6	59,5	1,9	47,3	59,3	1,9
EQ-eq*	18,9	50,7	1,8	42,4	50,4	1,7
EQ-se*	16,3	57,1	1,8	44,4	56,9	1,8
TN-se*	17,4	53,0	1,8	42,5	52,8	1,8
TN-eq*	17,9	54,9	1,7	44,4	54,7	1,7
TN-sh*	13,6	66,3	2,2	50,6	66,0	2,2

\*EQ = Equateur, TN = Tropique Nord, se = solstice d'été, eq = équinoxe, et sh = solstice d'hiver.

Plusieurs enseignements peuvent être tirés de ce tableau V.2., nous en aborderons trois relatifs à:

- l'interception du rayonnement des différentes espèces dans l'association;
- la variabilité en fonction des modalités étudiées;
- la comparaison association/espèces pures.

Globalement 75 % du rayonnement incident est intercepté par l'association, 1/4 est intercepté par la graminée (IF = 1,1), et le reste (3/4) par l'arbuste (IF = 2,1).

#### Interception du PAR par les espèces de l'association

Les parties non photosynthétiques interceptent seulement 2 % du PAR. A titre de comparaison Caldwell et al. (1986) estiment pour un couvert de chênes kermès que l'interception des parties ligneuses concerne 25 % de l'atténuation du rayonnement, soit une interception de 10 % du rayonnement incident. Dans une forêt de mélèzes, Wang et Baldocchi (1989) mesurent une interception atteignant 40 % du PAR incident. Ces chiffres sont à relier aux structures respectives des formations, des arbustes de 1,5 m de hauteur dans notre cas, et des arbres de 23 m pour Wang et Baldocchi (1989).

La graminée associée intercepte en moyenne 16 % du PAR incident; étant donné les hétérogénéités, entre les rangs de gliricidia, certaines zones doivent recevoir un éclaircissement qui ne permet pas d'atteindre le point de compensation correspondant à environ 10 % du PAR incident moyen (Jones, 1992). Bien sur, à terme, le maintien de la graminée est en jeu, surtout que sous de faibles éclaircissements le coefficient d'allocation de la biomasse peut être modifié, au profit des parties aériennes et ainsi priver la graminée des réserves indispensables après la fauche ou le pâturage.

L'arbuste intercepte environ 60 % du PAR incident, ce qui est compatible avec les courbes d'efficacité d'interception du rayonnement établies pour d'autres espèces en cultures pures à l'effet de rang près (Varlet-Grancher et al., 1982).

#### Effets des différentes modalités sur l'interception du PAR

L'orientation Nord/Sud des rangs offre quelles que soient la latitude ou la période une interception du PAR beaucoup plus régulière, avec un écart maximal inférieur à 5 % pour le gliricidia et à 1 % pour le petit foin entre la situation à l'équateur durant l'équinoxe et celle dans le tropique nord, durant le solstice d'hiver.

L'orientation Est/Ouest, globalement plus favorable à la graminée, offre une interception très variable entre les lieux et les périodes (écart d'environ 16 % entre les deux situations les plus contrastées pour le gliricidia).

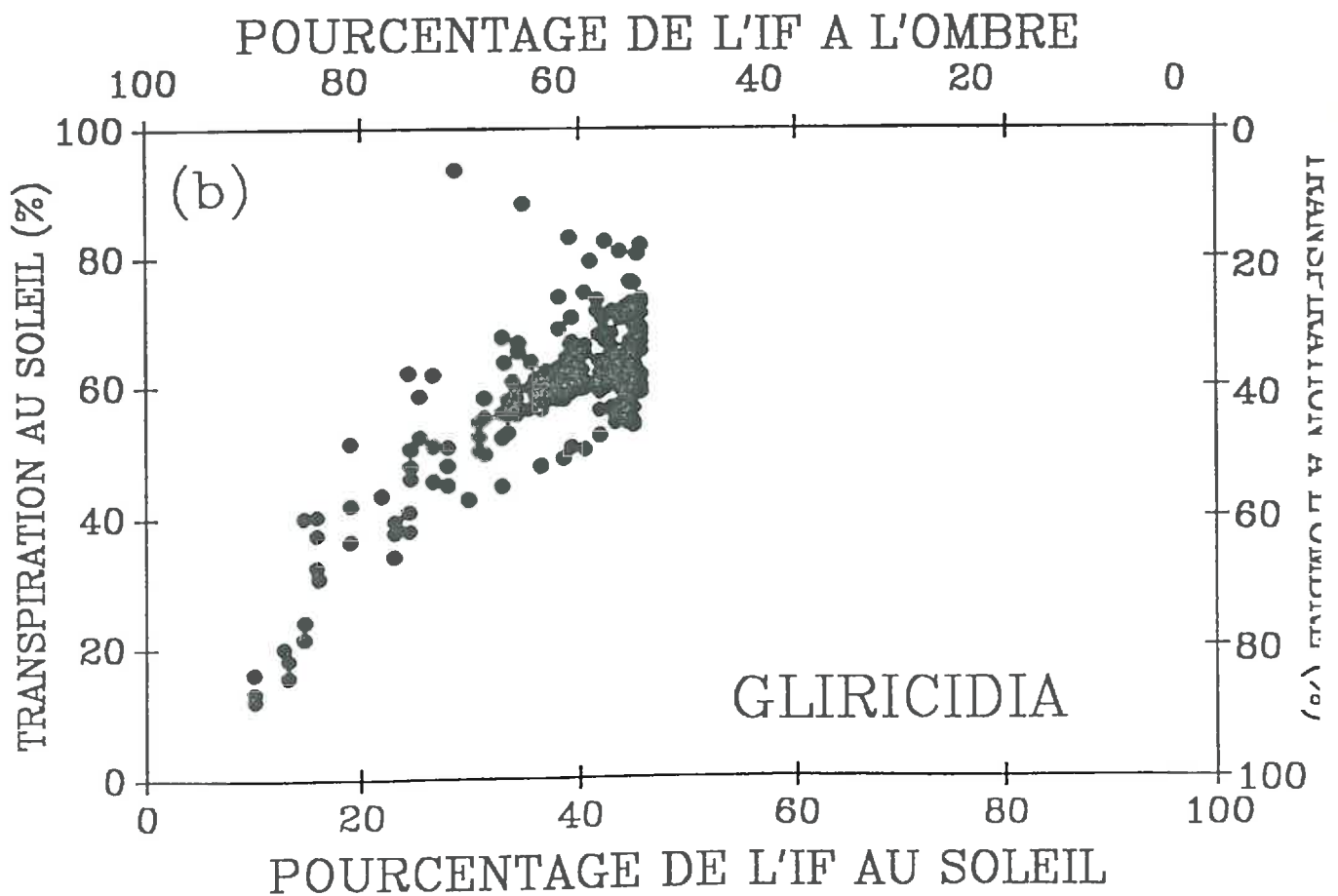
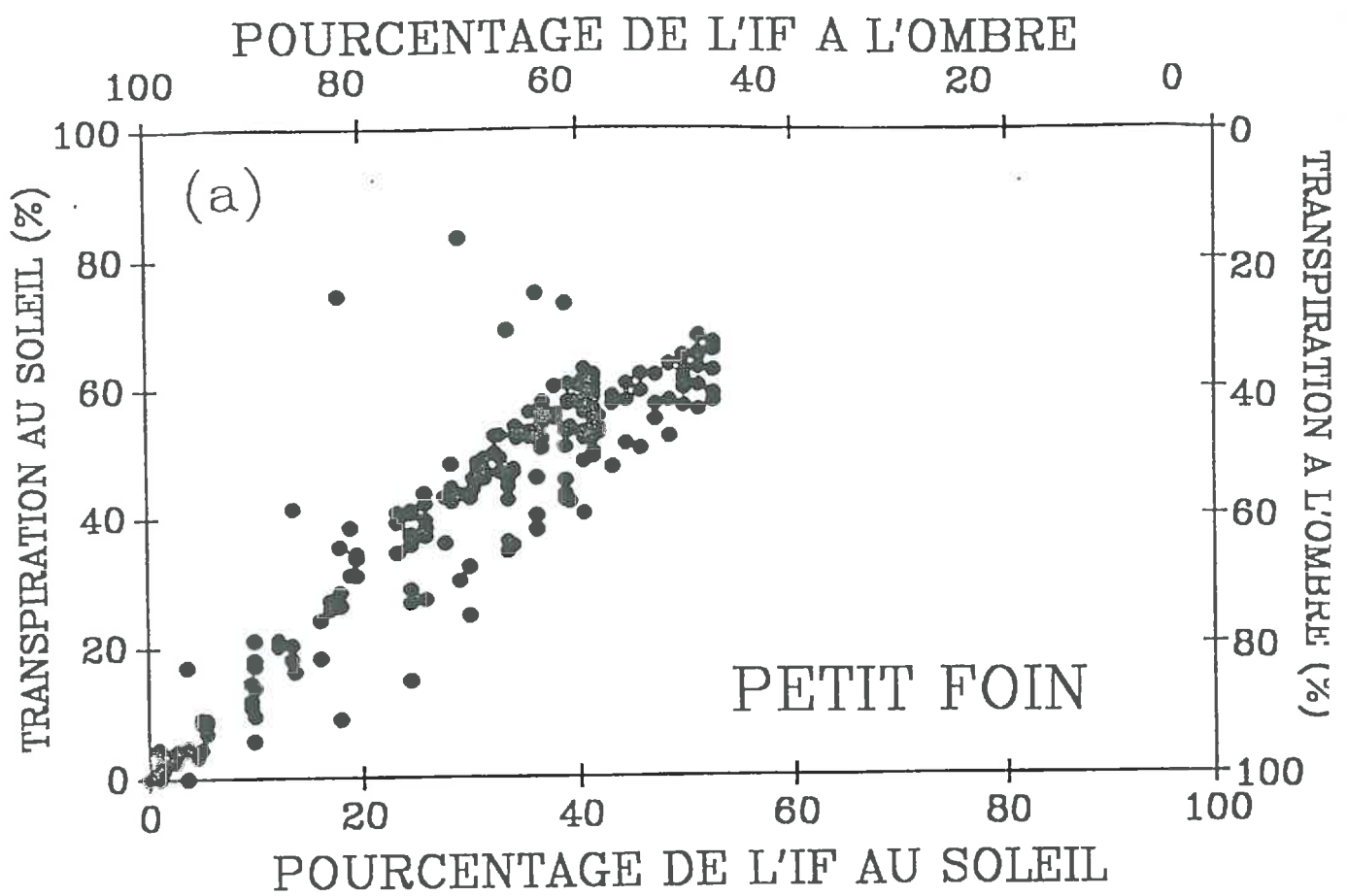


Figure V.5. Pourcentage de la transpiration des feuilles à l'ombre, et de celles au soleil en fonction du pourcentage d'IF à l'ombre ou au soleil, (a) pour le petit foin et (b) pour le gliricidia. Analyse regroupant l'ensemble des données demi-heuraire des 10 jours de simulation.

Pour les associations pérennes le choix de l'orientation peut dépendre de l'espèce que l'on souhaite privilégier. On peut tenir compte de l'aspect régularité du PAR intercepté, par exemple pour une association fourragère, ou au contraire, profiter d'une interception saisonnière différente qui peut être calée avec des besoins différents de la culture, ou du troupeau (gestation par exemple). Suivant la nature des espèces associées, la qualité des produits, et leur homogénéité (mûrissement des fruits, par exemple), sont autant d'atouts à prendre en compte (Mutsaers, 1980).

### Comparaison association/espèce pure

Les résultats de la simulation confirment l'hypothèse de Harris (1990), à savoir une meilleure utilisation du gisement lumineux par l'association par rapport aux simulations pour les espèces "pures".

En culture "pure", l'interception du gliricidia est à peine modifiée. Elle est légèrement inférieure dans ce cas, car nous n'avons pas la contribution du rayonnement réfléchi par l'ensemble graminée/sol. Le petit foin pur intercepte près de trois fois plus, que lorsqu'il est associé, mais le niveau d'interception ne dépasse pas 50 %.

Nous pouvons donc dire que le bénéfice d'interception de l'association correspond au rayonnement capté par la graminée. En terme d'utilisation du PAR, l'association intercepte près de 15 % de plus que le gliricidia en culture "pure".

Enfin il faut toutefois signaler que le terme "pur" n'est pas tout à fait approprié, puisque dans les simulations nous avons repris le même développement des composantes que dans l'association, en supprimant simplement l'une ou l'autre. Nous n'avons pas de renseignement relatif au développement de l'arbuste s'il avait vraiment été conduit seul sur la parcelle. Pour le petit foin, par contre, les indices foliaire de la culture pure sont toujours inférieurs à ceux de la culture associée (cf figure II.4), illustrant donc bien la meilleure efficacité d'interception des espèces associées.

## V.3.2. Transpiration

La mise au point d'un modèle de transpiration permet, sous réserve de connaissances relatives aux espèces, des analyses plus fines. Nous traiterons deux exemples permettant:

- de scinder la transpiration entre feuilles à l'ombre et feuilles au soleil,
- d'analyser la transpiration de l'association par rapport à celle de chacune de ces composantes si elles étaient cultivées en culture "pure".

### **V.3.2.1. Transpiration des feuilles à l'ombre et au soleil**

L'analyse des proportions de feuilles à l'ombre et au soleil, issue des dix jours de simulation, montre qu'environ 63 % et 76 % des feuilles de gliricidia et de petit foin sont à l'ombre. Malgré cette proportion importante, leur contribution à la transpiration n'est que de 37 % et 53 % respectivement pour l'arbuste et la graminée.

Petersen et al. (1992) avaient trouvé, pour du coton, que 21 à 33 % de la transpiration avait comme origine des feuilles à l'ombre.

Pour le gliricidia cette proportion de feuilles à l'ombre croît avec la surface foliaire, de 61 % pour les périodes 1 et 3 à 67 % pour la période 4, ainsi la surface ensoleillée est toujours la même. Pour le petit foin la surface ombragée dépend d'abord du développement de l'arbuste, et de son propre IF. Ainsi la surface à l'ombre varie de 66 % pour la série 3 (faible développement de l'arbuste et de la graminée) à 84 % pour la série 2 (fort développement de l'arbuste et de la graminée).

La figure V.5. a et b illustre bien la contribution de chaque modalité (ombragé ou ensoleillé) à la transpiration.

Pour le petit foin la pente moyenne, passant par zéro, est de 0,80 et 1,35 respectivement pour la contribution des feuilles à l'ombre et au soleil.

Pour le gliricidia les pentes sont de 0,65 et 1,54 ce qui traduit une transpiration des feuilles au soleil de plus du double de celles à l'ombre.

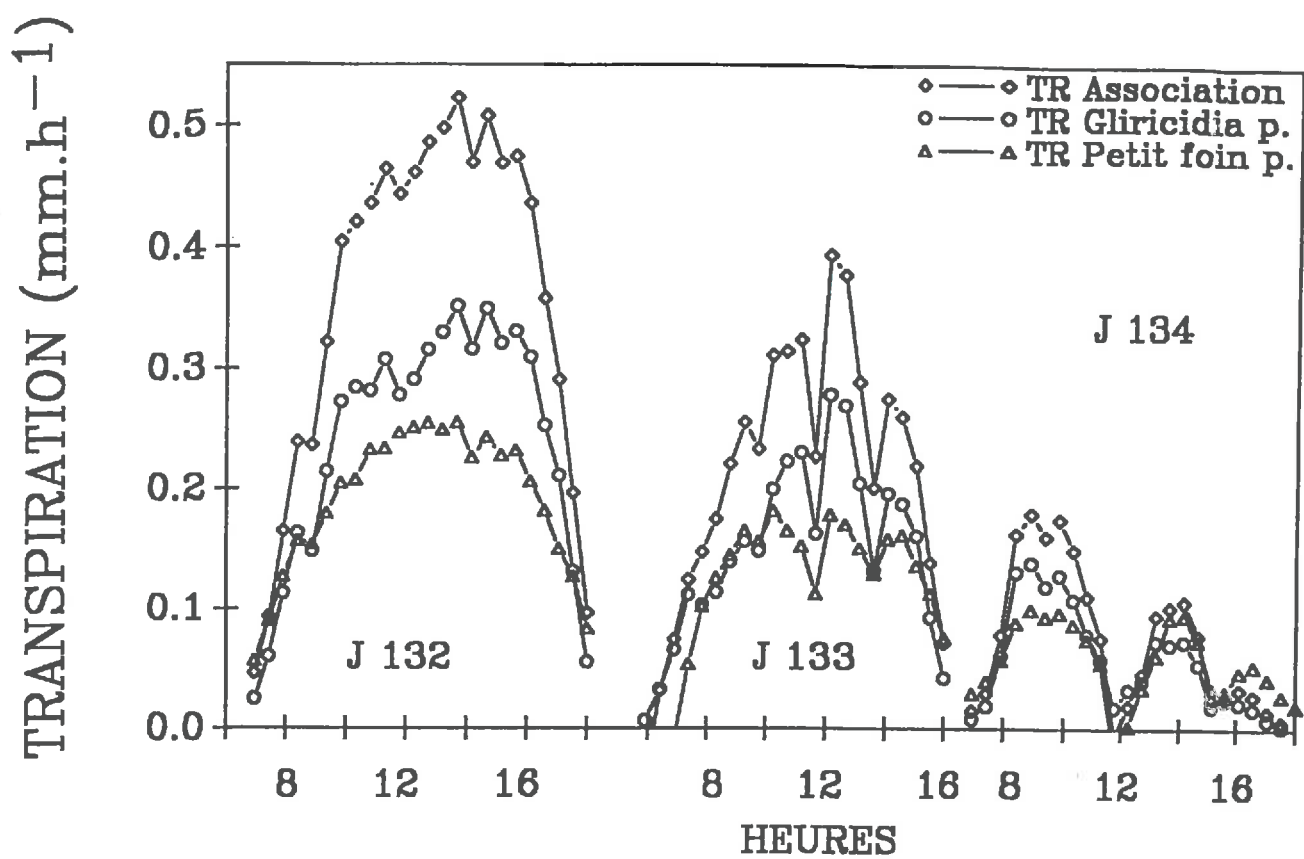


Figure V.6. Comparaison, durant trois jours de la transpiration simulée, de l'association (somme des deux composantes), du gliricidia pur, et du petit foin pur.

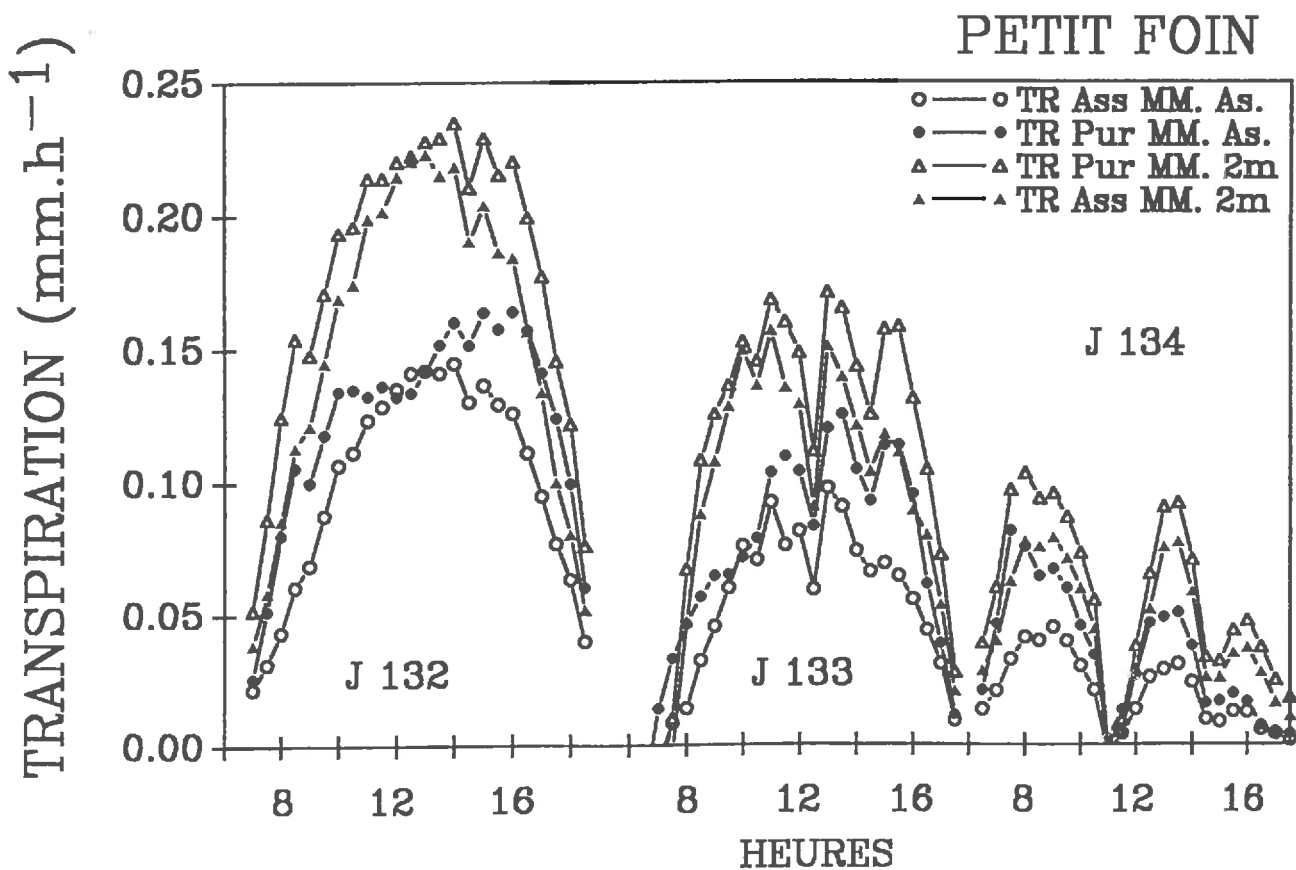


Figure V.7. Simulations de l'influence du gliricidia sur la transpiration du petit foin durant trois jours. Simulation des transpirations:

- du petit foin en association (rayonnement et micrométéorologie)
- du petit foin pur avec les conditions micrométéorologiques de l'association
- △ du petit foin pur avec les conditions micrométéorologiques ( $T^\circ$  et déficit de saturation) enregistrées à 2 m
- ▲ du petit foin associé avec les conditions micrométéorologiques de 2 m.

Ces différences de comportement sont principalement dues à l'effet de la diminution du  $R_n$ , du PAR et donc des conductances des parties ombragées, qui sont de l'ordre de la moitié de celles des parties ensoleillées.

### V.3.2.2. Transpiration de l'association et de ses composantes

Pour comparer la transpiration de l'association avec celle des composantes en pures, nous avons travaillé avec cinq cas de figures qui utilisent comme base les données relatives aux quatre séries d'expérimentation et aux dix jours de simulation.

Ces différents cas de figures correspondent:

- 1 - à l'association telle qu'elle a été décrite jusqu'à maintenant (complet);
- 2 - au gliricidia sans la graminée, que l'on peut qualifier de "pur", avec les mêmes conditions micrométéorologiques que précédemment;
- 3 - au petit foin "pur" avec les mêmes conditions micrométéorologiques que celles enregistrées dans l'association;
- 4 - au petit foin "pur" avec les conditions micrométéorologiques égales à celles enregistrées à 2 m;
- 5 - à l'association avec, pour le petit foin, les conditions micrométéorologiques enregistrées à 2m.

Ces différents cas de figures permettront d'une part d'analyser les transpirations des composantes, et pour la graminée, d'identifier les causes de la modification de la transpiration (amélioration des conditions micrométéorologiques, ou diminution du rayonnement).

La figure V.6. récapitule la transpiration de l'association du gliricidia et enfin celle du petit foin, estimée avec les paramètres micrométéorologiques enregistrés à 2 m.

L'association consomme plus d'eau que ses composantes, mais cela semble logique puisqu'elle rassemble les deux composants mais elle en utilise moins que la somme des deux composants cultivés en pur. Cette diminution de l'ordre de 20 % de la transpiration de l'association par rapport à la somme des deux composants est expliquée à 95 % par la diminution de la transpiration de la graminée lorsqu'elle est associée.

Le tableau V.3. et la figure V.7. récapitulent respectivement la transpiration moyenne journalière et la cinétique de transpiration du petit foin dans des environnements différents.

Tableau V.3. Transpiration journalière moyenne du petit foin dans 4 situations:

Ass MM associé = Petit foin associé et micrométéorologie du petit foin associé, Pur MM 2m = Petit foin pur et conditions micrométéorologiques égales à celles à 2 m, Pur MM associé = Petit foin pur et micrométéorologie du petit foin associé, Ass MM 2m = Petit foin associé avec les conditions micrométéorologiques égales à celles à 2m.

Cas de figure	Transpiration moyenne (mm.j <sup>-1</sup> )
Ass MM associé	0,68
Pur MM 2m	1,28
Pur MM associé	0,92
Ass MM 2m	0,95

Si l'on considère la transpiration de la situation pure avec les paramètres micrométéorologiques à 2 m comme référence nous pouvons constater que la diminution relative aux conditions microclimatiques est de l'ordre de 30 % (1,15 à 0,83) et celle relative à la diminution de rayonnement du fait de l'association de 25 %. Ces deux effets sont presque cumulatifs puisque l'on constate une diminution de 45% de la transpiration

dans le cas où la graminée est associée avec les conditions micrométéorologiques de l'association.

Ce type d'analyse peut permettre de mieux appréhender la transpiration dans des situations contrastées d'orientation où les proportions de surface foliaire ensoleillée ou non peuvent varier. Il peut également servir de base pour le choix des espèces à implanter, en fonction de leur architecture, de leurs besoins et de l'effet recherché, et enfin peut faciliter la compréhension des mécanismes mis en jeu par l'association.

#### V.4. Conclusions, et améliorations possibles du modèle

Couplé au modèle de rayonnement, le modèle de transpiration permet d'analyser de façon plus précise la répartition de la transpiration d'abord entre les différentes espèces d'une association mais également de distinguer la part de la transpiration issue des feuilles ensoleillées et de celles ombragées.

Deux aspects sont améliorables dans le modèle tel qu'il est conçu aujourd'hui:

– il semble nécessaire d'utiliser le modèle sur une journée complète en tenant compte des données nocturnes. Pour cela il faut prendre en considération les phénomènes de condensation, dans un premier temps en terme de présence absence, puis dans un second temps en terme de quantité. Ce phénomène est en effet particulièrement important et peut constituer une économie de consommation non négligeable notamment dans les zones à saison sèche marquée.

– il paraît souhaitable, dans un souci de simplification d'utilisation du modèle, d'utiliser uniquement les données météorologiques standard, recueillies à 2 m. Cet aspect semble difficile à mettre en place dans l'immédiat et nécessite encore des études du microclimat dans les cultures hétérogènes, notamment la turbulence.

## CONCLUSIONS, PERSPECTIVES

L'étude du partage de la transpiration entreprise dans ce travail s'inscrit dans un contexte plus large de connaissance du partage des ressources dans un milieu hétérogène.

Le formalisme adopté utilise les acquis du modèle d'interception du rayonnement utile à la photosynthèse dans les cultures associées (Sinoquet et Bonhomme, 1992) adapté à la gamme du rayonnement solaire, et consiste à résoudre le bilan d'énergie du feuillage ensoleillé ou ombragé de chaque espèce.

Les résultats des différentes confrontations mesure/modèle permettent de valider le modèle d'interception du PAR pour un nouveau type de couvert. Pour le modèle de transpiration, ils confirment les hypothèses préalables, à savoir, que la prise en compte des transferts plante atmosphère, et de deux conditions d'ensoleillement, sont suffisantes pour modéliser de façon satisfaisante la transpiration spécifique des composantes de l'association. Le désaccord mesure/modèle concernant la graminée semble provenir de l'évaporation du sol qui n'est pas pris en compte dans le modèle mais qui a été mesuré avec la technique des chambres de transpiration.

Actuellement nous pouvons déjà envisager une utilisation plus complète du modèle et ainsi vérifier quelques éléments, par exemple:

- vérifier l'intérêt de distinguer deux éléments de feuillage du couvert, alors qu'un seul est peut être suffisant
- essayer, au moins pour l'espèce "protégée" dans ce type d'association stratifiée de calculer une transpiration le long de bandes parallèles aux rangs d'arbustes, pour prendre mieux en compte l'hétérogénéité due à l'ombrage,
- de vérifier l'utilisation du modèle dans la phase nocturne, en comparant les quantités de rosées récoltées avec la quantité d'eau condensée simulée,
- vérifier sa validité dans d'autres types d'associations.

Là, nous nous heurtons au problème de validation, pour l'instant nous nous proposons de le tester sur des couverts de types canne à sucre/maïs, ou canavalia/sorgho. En effet, ils permettent une mesure de transpiration spécifique grâce notamment à la méthode des flux de sève.

De plus des voies d'améliorations du modèle restent nombreuses, et certaines semblent indispensables pour élargir encore son spectre d'utilisation, nous pouvons les regrouper en trois axes:

- prise en compte de l'évaporation;

Coupler au modèle un module de calcul d'évaporation du sol, comme celui de Bussière et Cellier (1994), permettrait une meilleure utilisation, dans des couverts où l'évaporation n'est pas négligeable, ou encore dans des cultures où la proportion de sol nu est importante (début d'installation, savanes...),

- intégration avec des modèles de transferts plus complet;

Il serait intéressant d'intégrer un modèle permettant la maîtrise du flux sol/racine, permettant une analyse plus précise des mécanismes d'extraction d'eau, une analyse plus fine des phénomènes de concurrence souterraine (Bray, 1954) totalement ignoré jusqu'à présent, ainsi qu'une meilleure approche de la régulation stomatique également contrôlée par le potentiel hydrique racinaire (Tardieu et al., 1992)

- simplifications des variables d'entrées;

Utiliser des variables d'entrées plus "communes" comme par exemple les données climatiques enregistrées à 2 m. Cette utilisation se heurte à notre méconnaissance des phénomènes de transferts dans les cultures hétérogènes et notamment ceux de type turbulent.

Notre modèle peut également en enrichir d'autres, réservés ou non, aux cultures hétérogènes (extraction racinaire, croissance) au sein desquels la connaissance de la demande climatique, et ou de la transpiration sont indispensables à la maîtrise de phénomènes plus globaux.



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen L. H., Sinclair T. R. et Lemon E. R., 1976.** Radiation and microclimate relationships in multiple cropping systems. In R. I. Papendick, P. A. Sanchez, E. B. Triplett Eds, "Multiple cropping". ASA Special Publication 27, Madison, pp. 171-200.
- Andrews D. J. et Kassam A. H. 1976.** The importance of multiple cropping in increasing world food supplies. In R. I. Papendick, P. A. Sanchez and E. B. Triplett Eds, "Multiple cropping". ASA Special Publication 27, Madison, pp. 1-10.
- Angelocci L. R. et Valancogne C., 1993.** Leaf area and water flux in apple trees. *Journal of Horticultural Science*, 68: 299-307.
- Baldocchi D. D., Luxmoore R. J. et Hatfield J. L., 1991.** Discerning the forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54: 197-226.
- Bastergue P., 1988.** Mesure et estimation de l'évapotranspiration à la Guadeloupe. Doc interne INRA, 28 p.
- Bégué A., 1991.** Estimation de la production primaire en zone sahélienne à partir de données radiométriques; cas d'un couvert discontinu :le mil. Thèse de l'Université de Paris VII, 139 p.
- Benjamin A., Shelton H. M. et Gutteridge R. C., 1990.** Shade tolerance of some tree legumes. In H. M. Shelton and W. W. Stür Eds, "Forages for plantation crops": Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Bali, Indonesia 27-29 june 1990. ACIAR Proceedings Series N°32: pp. 75-76.
- Berbigier P., Diawara A. et Loustau D., 1991.** Etude microclimatique de l'effet de la sécheresse sur l'évaporation d'une plantation de pins maritimes et du sous-bois. *Annales des Sciences Forestières*, 22: 157-177.
- Bonhomme R., 1974.** Détermination des profils d'indice foliaire et de rayonnement dans un couvert végétal à l'aide de photographies hémisphériques faites in situ. Thèse de l'Université d'Aix Marseille, 33 p.
- Boulard T., Baille A., Mermier M. et Villette F., 1991.** Mesures et modélisation de la résistance stomatique foliaire et de la transpiration d'un couvert de tomates de serre. *Agronomie*, 11: 259-274.
- Bradford R. J. et Hsiao T. C., 1982.** Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. *Plant Physiology*, 70: 1508-1513.
- Bray R. H., 1954.** *Soil Science*, 78: 9-22.
- Brewbaker J. L., 1990.** Arbres fixateurs d'azote utilisés comme fourrage et comme brout en Afrique. In B. T. Kang et L. Reynolds Eds, "La culture en couloir dans les tropiques humides et subhumides": Compte rendu d'un atelier tenu à Ibadan, Nigéria 10-14 mars 1986. Actes CRDI. pp. 60-78.

- Budelman A., 1988.** The decomposition of the leaf mulches of *Leucaena leucocephala*, *Gliricidia sepium* and *Flemingia macrophylla* under humid tropical conditions. *Agroforestry Systems*, 7: 33–45.
- Bussièrè F., 1985.** Etude comparée des évaporations de deux sols de Guadeloupe. Rapport de D.A.A., Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier, 19 p.
- Bussièrè F. et Cellier P., 1994.** Modification of the soil temperature and water content regime by a crop residue mulch. *Agricultural and Forest Meteorology*, 68: 1–28.
- Caldwell M. M., 1987.** Plant architecture and resource competition. In E. D. Schulze and H. Zwölfer Eds, "Ecological studies". Springer-Verlag, Berlin, 61: pp. 164–179.
- Caldwell M. M., Meister H. P., Tenhunen J. D. et Lange O. L., 1986.** Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, 1: 25–41.
- Catchpole D. W. et Blair G., 1990a.** Forage tree legumes. I. Productivity and N economy of *Leucaena*, *Gliricidia*, *Callandria* and *Sesbania* and tree/green panic mixtures. *Australian Journal of Agricultural Research*, 41: 521–530.
- Catchpole D. W. et Blair G., 1990b.** Forage tree legumes. II. Investigation of nitrogen transfer to an associated grass using a split-root technique. *Australian Journal of Agricultural Research*, 41: 531–537.
- Cavagnaro J. B. et Passera C. B., 1991.** Water utilization by shrubs and grasses in the Monte ecosystem, Argentina. Proceedings of IVth International Rangeland Congress, 22–26 Avril 1991, Montpellier, France, pp. 255–258.
- Chartier M., Bonchretien P., Allirand J.M. et Gosse G., 1989.** Utilisation des cellules au silicium amorphe pour la mesure du rayonnement photosynthétiquement actif (400–700 nm). *Agronomie*, 9: 281–284.
- Chen C. P. et Bong J. I., 1983.** Performance of tropical forages under the closed canopy of the oil palm. I. Grasses. *MARDI Research Bulletin*, 11: 248–263.
- Cochard H., 1988.** Utilisation d'un système de type "enceinte fermée" pour l'estimation de la transpiration journalière d'un sous-bois de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Mémoire de D.E.A., Université Paris-Sud, 35 p.
- Cohen S. et Fuchs M., 1987.** The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a shamouti orange hedgerow orchard. I. Leaf area and radiation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 40: 123–144.
- Mac Cree K. J., 1972.** Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agricultural Meteorology*, 10: 443–453.
- Cruz P. et Lemaire G., 1986.** Analyse des relations de compétitions dans une association de luzerne (*Medicago sativa* L.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). II. Effets sur la nutrition azotée des deux espèces. *Agronomie*, 6: 47–56.
- Cruz P., Moulia B. et Sinoquet H., 1989.** Extension d'une méthode d'analyse de la croissance d'un couvert végétal aux cultures associées: bases théoriques. Proceeding of the 25th Annual Meeting C.F.C.S., 1–6 July 1989, INRA Antilles-Guyane, Gosier, pp. 268–280.

- Cruz P., Munier-Jolain N. M., Tournebize R et Sinoquet H., 1993.** Growth and mineral nutrition in a *Dichantium aristatum* sward shaded by trees. XVIIIth International Congress of Grasslands, 8–21 February 1993, New Zealand, Keensland, Australia, sous presse.
- Daudet F. A., 1987.** Un système simple pour la mesure *in situ* des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. *Agronomie*, 7: 133–139.
- Day W., 1977.** A direct reading continuous flow porometer. *Agricultural Meteorology*, 18: 81–89.
- Denmead O. T., 1984.** Plant physiological methods for studying evapotranspiration: problems of telling the forest from the trees. *Agricultural Water Management*, 8: 167–189.
- Mac Dermitt D. K., 1990.** Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. *HortScience*, 25: 1538–1548.
- Dufrêne E. et Saugier B., 1993.** Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Functionnal Ecology*, 7: 97–104.
- Duncan W. G., Loomis R. S., Williams W. A. et Hanau R., 1967.** A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, 38, 4: 181–205.
- Eastham J., Rose C. W., Cameron D. M., Rance S. J. et Talsma T., 1988.** The effect of tree spacing on evaporation from an agroforestry experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 42: 355–368.
- Federer C. A., 1979.** A soil–plant–atmosphre model for transpiration and availability of soil water. *Water Resources Research*, 15: 555–562.
- Fernandez M. et Arias E., 1989a.** Estimacion del area foliar en plantas de cultivo. Parte I. *Boletin de Resenas, Suelos y Agroquimica*, 15 CIDA, La Habana, 48 p.
- Fernandez M. et Arias E., 1989b.** Estimacion del area foliar en plantas de cultivo. Parte II. *Boletin de Resenas, Suelos y Agroquimica*, 16 CIDA, La Habana, 35 p.
- Ford L. B., 1987.** Experiences with *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. in the Caribbean. In Nitrogen Fixing Tree Association eds, "*Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp.: management and improvement". Proceeding of a workshop CATIE, Turrialba, Costa Rica, 21–27, Juin 1987, Special publication, pp. 3–7.
- Fournet J. et Monestiez P., 1987.** Essai de caractérisation phytoécologique des formations herbacées pâturées de Grande-Terre (Guadeloupe). *Agronomie*, 7: 833–851.
- Fuchs M., 1993.** Radiative exchange and microclimate in vegetation canopies. In "Crop structure and light microclimate: characterization and applications". C Varlet–Grancher, R. Bonhomme, H. Sinoquet Eds. INRA Science Update, Paris: pp. 387–399.
- Garrity D. P., Sullivan C. Y. et Watts D. G., 1984.** Rapidly determining sorghum canopy photosynthetic rates with a mobile field chamber. *Agronomy Journal*, 76: 163–165.
- Gaudichau C., 1992.** Effet de l'ombrage sur la nutrition carbonée, minérale et hydrique d'une graminée fourragère tropicale. Mémoire de D.A.A., Institut National Agronomique Paris-Grignon, 35 p.
- Gausman H. W., 1985.** Plant leaf optical properties in visible and near-infrared light. Graduate studies N° 29, Texas Tech University, 78 p.

- Getahun A. et Jama B., 1984.** La culture en couloirs dans la région côtière du Kenya. In B. T. Kang et L. Reynolds Eds, "La culture en couloir dans les tropiques humides et subhumides": Compte rendu d'un atelier tenu à Ibadan, Nigéria; 10-14 mars 1986. Actes CRDI. pp. 178-185.
- Gillespie A. R., 1989.** Modelling nutrient flux and interspecies root competition in agroforestry interplantings. *Agroforestry Systems*, 8: 257-265.
- Granier A., 1985.** Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières*, 42, 81-88.
- Haegelin A., 1992.** Contribution à la modélisation de la conductance stomatique du petit foin (*Dichantium aristatum*) sous couvert d'une légumineuse arbustive, le *Gliricidia sepium*, en conditions tropicales. Mémoire I.T.A., ENITA de Bordeaux, 41 p. + annexes.
- Harper J. L., 1977.** Population Biology of plants. Academic Press, London, 892 p.
- Harris P. M., 1990.** Potato crop radiation use. A justification for intercropping. *Field Crops Research*, 25: 25-39.
- Heller R., 1984.** Physiologie végétale 1. Nutrition, 3ième ed. In "Abrégés" Masson Edt, Paris, 244 p.
- Huber B. et Schmidt E., 1937.** Eine Kompensations-methode zur thermoelktrischen Messung langsamer Saftströme. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 55:514-529.
- Huxley P. A., 1983.** Systematic designs for experimentation with multipurpose trees. International Council for Research on Agroforestry, Nairobi, Kenya.
- Idso S. B., Allen S. G., et Choudhury B. J., 1988.** Problems with porometry: measuring stomatal conductances of potentially transpiring plants. *Agricultural and Forest Meteorology*, 43: 49-58.
- Jackson J. E. et Palmer J. W., 1972.** Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. *Journal of Applied Ecology*, 9: 341-357.
- Jacquard P., 1977.** Relations entre espèces dans les associations graminée-légumineuse. *Le sélectionneur français*, 24: 3-22.
- Jarvis P. G., 1976.** The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 273: 593-610.
- Jones H. G., 1992.** Plant and microclimate, a quantitative approach to environmental plant physiology - 2nd ed. Cambridge University Press, 428 p.
- Kaligis D. A., Stür W. W. et Mamonto S., 1990.** Growth of tree legumes under coconuts in north Sulawesi. In H. M. Shelton and W. W. Stür Eds, "Forages for plantation crops": Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Bali, Indonesia 27-29 june 1990. ACIAR Proceedings Series N°32: pp. 72-74.
- Kim J. et Verma S. B., 1991.** Modeling canopy stomatal conductance in a temperate grassland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 55: 149-166.
- Kubelka P. et Munk F., 1931.** Ein Beitrag zur Optik der Farbenstriche. *Zeitschrift Fürtechn. Physick.*, 12: 593-601.

- Lang A. R. G., 1991.** Application of some of Cauchy's theorems to estimation of surface areas of leaves, needles and branches of plants, and light transmittances. *Agricultural and Forest Meteorology*, 55: 191–212.
- Lynn B. H. et Carlson T. N., 1990.** A stomatal resistance model illustrating plant vs. external control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 52: 5–43.
- Marshall B. et Willey R. W., 1983.** Radiation interception and growth in an intercrop of pearl millet/groundnut. *Field Crops Research*, 7: 141–160.
- Monsi M. et Saeki T., 1953.** Über den lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*, 14: 22–52.
- Monteith J. L., 1965.** Evaporation and environment. In "The state and movement of water in living organisms." G. E. Fogg ed, Symp. Soc. Exp. Biol., 19, Cambridge University Press, London, pp. 205–234.
- Monteith J. L. et Unsworth M.H., 1990.** Principles of environmental physics – 2nd ed. Edward Arnold, London, 291 p.
- Mac Murtrie R. et Wolf L., 1983.** A model of competition between trees and grass for radiation, water and nutrients. *Annals of Botany*, 52: 449–458.
- Mutsaers H. J. W., 1980.** The effect of row orientation, date and latitude on light absorption by row crops. *Journal of Agricultural Science*, 95: 381–386.
- Myneni R. B., 1991.** Modeling radiative transfer and photosynthesis in three-dimensional vegetation canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 55: 323–344.
- Nelder J. A., 1962.** New kinds of systematic designs for spacing experiments. *Biometrics*, 18: 283–307.
- Newman E. I., 1982.** Interactions between plants. In O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler Eds. "Encyclopedia of plant physiology", vol 12 C. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 679–710.
- Norman J. M., 1978.** Modeling the complete crop canopy. In B. J. Barfield, J. F. Gerber Eds, "Modification of the aerial environment of plants". ASAE Monograph N° 2: pp.249–277.
- Norman J. M. et Polley H. W., 1989.** Canopy photosynthesis. In W. R. Briggs Eds, "Photosynthesis". Allan R. Liss, New York, pp. 227–241.
- Nougier J. P., 1985.** Méthodes de calcul numérique. 2nd ed. Masson Ed., Paris, 325 p.
- Nurjaya M. G. O., Mendra I. K., Gusti M. O., Kaca I. N. et Sukarji W., 1990.** Growth of tree legumes under coconuts in Bali. In H. M. Shelton and W. W. Stür Eds, "Forages for plantation crops": Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Bali, Indonesia 27–29 june 1990. ACIAR Proceedings Series N°32: pp. 70–71.
- Onillon B., 1993.** Effets d'une contrainte hydrique édaphique sur la croissance de la fétuque élevée soumise à différents niveaux de nutrition azotée. Etude à l'échelle foliaire et à celle du couvert végétal. Thèse de l'Université de Poitiers, 122 p.
- Okigbo B. N. et Greenland D. J., 1976.** Intercropping systems in Tropical Africa. In R. I. Papendick, P. A. Sanchez, E.B. Triplett Eds, "Multiple cropping", ASA special publication N° 27, Madison, pp. 63–101.

- Ong C. K., Corlett J. E., Singh R. P. et Black C. R., 1991. Above and below ground interactions in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management*, 45: 45–57.
- Ovalle C. et Avendano J., 1988. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. II. Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu: microclimat et sol. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 9: 113–134.
- Ozier-Lafontaine H. et Tournebize R., 1993. Mesure des flux de sève par bilan thermique appliquée à l'estimation de la transpiration d'un arbuste (*Gliricidia sepium*) et d'un peuplement de canne à sucre (*Saccharum officinarum*). *Cahiers Agricultures*, 2: 197–206.
- Ozisik N. M., 1981. Radiative transfer. Wiley Intersc., New York, 575 p.
- Papendick R. I., Sanchez P. A. et Triplett E. B., 1976. Multiple cropping. ASA special publication N° 27, Madison, 378 p.
- Péché G., 1986. Mobile sampling of solar radiation under conifers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 37: 15–28.
- Penman H. L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil, and grass. *Proceedings of the Royal Society of London Serie A*, 193: 120–146.
- Petersen K. L., Fuchs M., Moreshet S., Cohen Y. et Sinoquet H., 1992. Computing transpiration of sunlit and shaded cotton foliage under variable water stress. *Agronomy Journal*, 84: 91–97.
- Radke J. K. et Hagstrom R. T., 1976. Strip intercropping for wind protection. In R. I. Papendick, P. A. Sanchez, E.B. Triplett Eds, "Multiple cropping", ASA special publication N° 27, Madison, pp. 201–222.
- Reicosky D. C. et Peters D. B., 1977. A portable chamber for rapid evapotranspiration measurement on field plots. *Agronomy Journal*, 69: 729–732.
- Reicosky D. C., Sharratt B. S., Ljungkull J. E. et Baker D. G., 1983. Comparison of alfalfa evapotranspiration measured by a weighing lysimeter and a portable chamber. *Agricultural Meteorology*, 28: 205–211.
- Reynolds L. et Atta-Krah A. N., 1990. La culture en couloirs associée à l'élevage. In B. T. Kang et L. Reynolds Eds, "La culture en couloir dans les tropiques humides et subhumides": Compte rendu d'un atelier tenu à Ibadan, Nigéria 10–14 mars 1986. Actes CRDI. pp. 30–40.
- Rimmington G. M., 1984. A model of the effect of interspecies competition for light and dry-matter production. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11: 277–286.
- Ritchie J. T. et Burnett E., 1971. Dryland evaporative flux in a subhumid climate: II. Plant influences. *Agronomy Journal*, 63: 56–62.
- Rollier, 1975. Etude des besoins en eau du tournesol. *Bulletin du CETIOM*, 45: 1–39.
- Ross J., 1981. The radiation regime and architecture of plants stands. Junk pub., The Netherlands, 391p.
- Ross P. J., Henzell E. F. et Ross D. R., 1972. Effects of nitrogen and light in grass-legumes pastures, a systems analysis approach. *Journal Applied Ecology*, 9: 535–556.

**Ryel R. J., Barnes P. W., Beyschlag W. Caldwell M. M. et Flint S. D., 1990.** Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. 1. Model development and influence of enhanced UV-B conditions on photosynthesis in mixed wheat and wild oat canopies. *Oecologia*, 82: 304-310.

**Sakuratani T., 1981.** A heat balance method for measuring water flow in the stem of intact plant. *J. Agr. Met.*, 37: 9-17.

**Sanchez G. A. et Payne L., 1987.** Survey of the cultural practices and uses of *Gliricidia sepium* by farmers in Costa Rica. In "*Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp.: management and improvement". Proceeding of a workshop CATIE, Turrialba, Costa Rica, 21-27 Juin 1987, Nitrogen Fixing Tree Association Special publication, pp. 8-13.

**Schemoul E., 1987.** Productivité primaire et morphogénèse d'un peuplement de Petit foin (*Dichantium sp.* Will) en Guadeloupe. Mémoire ENSA Montpellier, 56 p.

**Schoch P. G., 1978.** Différenciation numérique des stomates du *Vigna sinensis* L. et de quelques autres espèces. Thèse de l'Université d'Aix Marseille II, 77 p.

**Shuttleworth W. J. et Wallace J. S., 1985.** Evaporation from sparse crops - an energy combination theory. *Quart. J. R. Met. Soc.*, 111: 839-855.

**Sinclair T. R., 1990.** Theoretical considerations in the description of evaporation and transpiration. *Agronomy Monograph*, 30: 343-361.

**Singh B. et Szeicz G., 1980.** Predicting the canopy resistance of mixed hardwood forest. *Agricultural and Meteorology*, 21: 49-58.

**Sinoquet H., 1988.** Modélisation des échanges radiatifs de courte longueur d'onde dans certains couverts hétérogènes: cultures en rangs, cultures associées en rangs alternés. Thèse de l'Institut National Agronomique Paris Grignon, 80 p.

**Sinoquet H. et Andrieu B., 1993.** The geometrical structure of plant canopies: characterization and direct measurement method. In "Crop structure and light microclimate: characterization and applications". C Varlet-Grancher, R. Bonhomme, H. Sinoquet Eds. INRA Science Update, Paris: pp. 131-158.

**Sinoquet H. et Bonhomme R., 1991.** A theoretical analysis of radiation interception in a two-species plant canopy. *Mathematical Biosciences*, 105: 23-45.

**Sinoquet H. et Bonhomme R., 1992.** Modeling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 62: 219-240.

**Sinoquet H. et Cruz P., 1993.** Analysis of light interception and use in pure and mixed stands of *Digitaria decumbens* and *Arachis pintoi*. *Acta Oecologica*, 14 (3), sous presse.

**Sinoquet H., Moulia B., Gastal F., Bonhomme R. et Varlet-Grancher C. 1990.** Modeling the radiative balance of the components of a well-mixed canopy: application to a white clover-tall fescue mixture. *Acta Oecologica*, 11: 469-486.

**Sinoquet H., Varlet-Grancher C. et Bonhomme R., 1993.** Propriétés optiques de deux sols de Guadeloupe. Note interne INRA-A.P.C., 8 p.

**Smith H., 1982.** Light quality, photoreception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 481-518.

- Stannard D. I., 1993.** Comparison of Penman–Monteith, Shuttleworth–Wallace, and modified Priestley–Taylor evapotranspiration models for wildland vegetation in semiarid rangeland. *Water Resources Research*, 29: 1379–1392.
- Stewart J. B., 1984.** Measurement and prediction of evaporation from forested and agricultural catchments. *Agricultural Water Management*, 8: 1–28.
- Stigter C. J., 1985.** Traditionnal microclimate management and manipulation in Tanzanian agriculture. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 33: 303–305.
- Tan C. S., Black T. A. et Nnyamah J. U., 1978.** A simple diffusion model of transpiration applied to a thinned douglas–fir stand. *Ecology*, 56, 1221–1229.
- Tardieu F., Bruckler L. et Lafolie F., 1992.** Root clumping may affect the root water potential and the resistance to soil–root water transport. *Plant and Soil*, 140: 291–301.
- Tetens O., 1930.** Über einige meteorologische Begriffe. *Zeitschrift Geophysic*, 6: 297–309.
- Thomas M. D. et Hill G. R., 1945.** Photosynthesis under field conditions. In J. Franck, W. E. Loomis eds, "Photosynthesis in Plants" American Society of plant physiologists, pp 19–52.
- Thornton P. K., Dent J. B. et Caldwell R. M., 1990.** Applications and issues in the modelling of intercropping systems in the tropics. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 31: 133–146.
- Thorpe M. R., 1978.** Net radiation and transpiration of apple trees in rows. *Agricultural Meteorology*, 19: 41–57.
- Trenbath B. R., 1974.** Biomass productivity of mixtures. *Advances in Agronomy*, 26: 177–210.
- Turner N. C., 1981.** Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58: 339–366.
- Turner N. C., 1991.** Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54: 137–154.
- Valancogne C. et Granier A., 1991.** Intérêt des méthodes thermiques de mesure du flux de sève pour l'étude du bilan hydrique des savanes. Niamey, 18–22 février 1991. Soil water balance in the Soudano–Sahelian zone, AHS publication, pp. 3–14.
- Valancogne C. et Nasr Z., 1989.** Une méthode de mesure du débit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *Agronomie*, 9: 609–617.
- Varlet–Grancher C., 1975.** Variation et estimation de l'énergie d'origine solaire reçue sur des plans d'inclinaison et d'azimut variables. *Annales Agronomiques*, 26: 245–264.
- Varlet–Grancher C. et Bonhomme R., 1971.** Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de maïs. III. – Composition spectrale de la lumière dans la culture. *Annales Agronomiques*, 22: 515–525.
- Varlet–Grancher C. et Bonhomme R., 1974.** Utilisation de l'énergie solaire par une culture de *Vigna sinensis*. III. – Evolution du rendement énergétique pendant la phase végétative. *Annales Agronomiques*, 25: 811–819.
- Varlet–Grancher C., Bonhomme R., Chartier M. et Artis P., 1982.** Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 17: 3–26.



- Varlet-Grancher C., Moulia B., Sinoquet H et Russell G., 1993.** Spectral modification of light within plant canopies: how to quantify its effects on architecture of the plant stand. In C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme, H. Sinoquet Eds, "Crop structure and light microclimate: characterization and applications". INRA Science Update, Paris: pp. 427-451.
- Young A., 1989.** Agroforestry for soil conservation. Science and practice of agroforestry, N° 4. Nairobi: ICRAF, 276 p.
- Wagner S. W. et Reicosky D. C., 1992.** Closed-chamber effects on leaf temperature, canopy photosynthesis, and evapotranspiration. *Agronomy Journal*, 84: 731-738.
- Walsh J. W. T., 1961.** The science of daylight. Mac Donald, London, 285 p.
- Wang H., et Baldocchi D. D., 1989.** A numerical model for simulating the radiation regime within a deciduous forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 46: 313-337.
- Warren Wilson J., 1960.** Inclined point quadrat. *New Phytologist*, 58: 92-101.
- Willey R. W., 1979a.** Intercropping: its importance and research needs. I. Competition and yield advantages. *Field Crop Abst.*, 32: 1-10.
- Willey R. W., 1979b.** Intercropping: its importance and research needs. II. Agronomy and research approaches. *Field Crop Abst.*, 32: 73-85.
- Willey R. W., 1990.** Resource use in intercropping systems. *Agricultural Water Management*, 17: 215-231.
- Wilson J. R. et Ludlow M. M., 1990.** The environment and potential growth of herbage under plantations. In H. M. Shelton and W. W. Stür Eds, "Forages for plantation crops", Proceedings of a workshop, Sanur Beach, Bali, Indonesia 27-29 June 1990. ACIAR Proceedings Series N°32: pp. 10-24.
- de Wit C. T., 1960.** On competition. *Verls. landbouwk. Onderz.* 66. 8, 82 p.
- de Wit C. T., 1965.** Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Res. Rept.* N°663. Center for Agric. Publ. and Doc., Wageningen, 57 p.

## ANNEXE 1.: Indice stomatique du petit foin

La différence de comportement stomatique entre les deux faces est très importante, et nous avons voulu essayer de réunir quelques éléments susceptibles d'expliquer ces différences de conductance. Nous nous sommes intéressés à la graminée, dont les deux faces ne présentent pas de caractère visible permettant d'envisager des différences de comportement stomatique, contrairement à celles de la légumineuse arbustive.

La nature des deux faces d'une feuille de petit foin est visuellement la même, puisqu'elles ne présentent pas de propriétés optiques différentes (tableau II.3.). Cependant, nous avons voulu tester l'hypothèse suivant laquelle la différence de conductance aurait comme origine un nombre de stomates différents entre les deux faces. Pour cela nous avons procédé à des comptages de cellules pour calculer l'indice stomatique moyen des faces supérieures et inférieures des feuilles de petit foin ayant crû dans trois situations, sous le rang PFrang dans l'inter-rang, PFinter, et en pur PFpur.

### Méthodologie

Pour réaliser ces comptages de cellules nous avons réalisé des empreintes des faces supérieures et inférieures de la dernière feuille adulte de plants de différentes origines. La méthode consiste à enduire la face étudiée d'une mince pellicule de colle liquide transparente, puis après séchage de 1 à 2 minutes la réplique est décollée de la feuille. Ces empreintes sont ensuite montées sous microscope pour les différents comptages.

### Résultats

Le tableau suivant présente les numérations des deux faces dans ces différentes conditions.

Indices stomatiques des deux faces des feuilles de petit foin, en conditions naturelles (d'après Haegelin, 1992).

Conditions de milieu	Face	Indice $\pm$ écart type
PFrang	I	11,89 $\pm$ 2,51
	S	7,21 $\pm$ 2,31
PFinter	I	11,30 $\pm$ 1,70
	S	3,30 $\pm$ 1,48
PFpur	I	12,40 $\pm$ 2,18
	S	6,31 $\pm$ 1,34

Avec ce tableau, nous pouvons constater qu'il y a une différence significative au seuil de 5 % (Test de Student, comparaison de moyenne pour les petits échantillons) entre les faces.

### Commentaires

Le nombre de stomates des faces supérieures étant plus de deux fois plus faible que celui des faces inférieures.

Cette différence entre les deux faces peut donc expliquer, au moins en partie, la conductance plus faible de la face supérieure, mais même leur localisation au fond des sillons ne permet pas d'expliquer la constance de leur fonctionnement.

Le tableau permet également de constater:

– que pour la face inférieure, au seuil de 5 %, le nombre de stomates est le même quelle que soit l'origine de l'échantillon.

– que pour la face supérieure, il n'y a pas de différence significative au seuil de 5 % entre l'indice stomatique des feuilles de différentes origines, sauf pour le couple PFinter et PFrang ou la différence est significative au seuil de 0,1 % seulement.

Ces deux derniers éléments tendent à confirmer, sous réserve de la faiblesse de l'échantillonnage (entre 8 et 18 clichés), l'hypothèse de Schoch (1978) à propos de l'existence d'un programme génétique fixe de mise en place des stomates, quelles que soient les conditions de milieu chez les graminées.

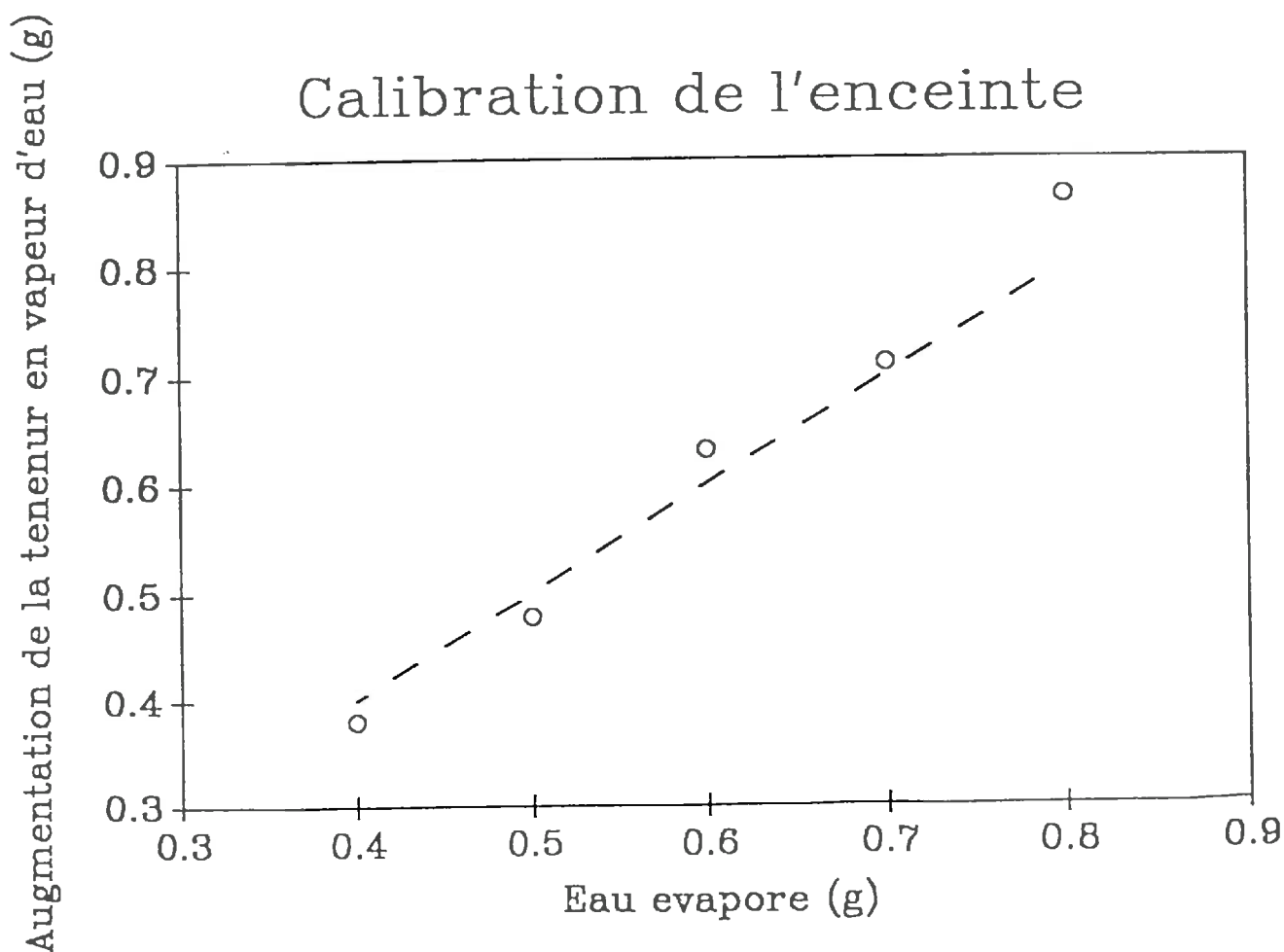
## ANNEXE 2.: Validation de l'enceinte fermée pour les mesures de transpiration

Un étalonnage physique (Cochard, 1988) à été effectué pour valider les mesures de flux d'eau avec notre enceinte.

L'étalonnage consistait à faire évaporé une quantité connue d'eau grâce à une résistance chauffante placée dans l'enceinte. Une fois l'eau évaporée la chambre atteint un nouvel état d'équilibre, et la différence entre la teneur en vapeur d'eau initiale et finale est comparée à la quantité d'eau pesée au préalable.

La figure ci-dessous, même si elle illustre un très bon fonctionnement des appareils de l'enceinte, ne garantie pas l'efficacité complète de ce type de système pour les mesures d'évapotranspiration.

### Calibration de l'enceinte



## ANNEXE 3.: Présentation de la méthode des flux de sève

L'équation générale du bilan d'énergie se décompose de la manière suivante:

$$P_{in} = Q_d - Q_u + Q_r + Q_s + Q_f \quad (A.1.)$$

Afin d'analyser comment chacun des termes de cette équation est fixé, ou calculé, il est nécessaire de revoir le type de montage (figure IV.6.).

Le dispositif de mesure comprend:

- un radiateur, fabriqué à partir d'un serpentin de constantan monté sur un film souple, sa hauteur doit être comprise entre 1.5 et 2 fois le diamètre, et la puissance dégagée par effet Joule est déterminée en divisant le carré de la tension fournie par la résistance de l'élément;
- un fluxmètre thermique, constitué d'une série de thermocouples (quinze paires dans notre cas) montés de part et d'autre d'une bande de néoprène, qui mesure la différence de température entre l'intérieur et l'extérieur du fluxmètre;
- une série de quatre thermocouples, dont deux sont disposés en amont de l'élément chauffant et deux autres en aval. Il permettent d'acquérir trois différences de température ( $dT_u$ , différence de température en aval de l'élément chauffant,  $dT_d$ , la différence en amont et  $dT_{ud}$  la différence de température de part et d'autre de l'élément chauffant);
- un thermocouple inséré au milieu du segment considéré et destiné à enregistrer les variations de température interne ( $T_{int}$ ) pour l'estimation du terme de stockage ( $Q_s$ ).

La détermination de  $Q_u$  et de  $Q_d$  s'effectue avec l'équation suivante:

$$Q_u = -K \cdot A_u \cdot (dT_u/dx_u) \quad Q_d = -K \cdot A_d \cdot (dT_d/dx_d) \quad (A.2.)$$

où,  $K$  est la conductivité thermique du tronc, en  $W \cdot m^{-1} \cdot ^\circ C^{-1}$ , peu variable d'une espèce à l'autre;  $A_u$ , et  $A_d$  sont les aires de la section moyenne aval, et amont de la tige, en  $m^2$ ;  $dT_u$ , et  $dT_d$  sont les différences de température entre les 2 thermocouples de l'élément chauffant ( $^\circ C$ );  $dx_u$  et  $dx_d$ , les distance entre les deux thermocouples aval ( $u$ ) et amont ( $d$ ) en  $m$ .

Pour le calcul de la quantité de chaleur perdue latéralement nous utilisons la formule suivante:

$$Q_r = K' \cdot dT_{lat} \quad (A.3.)$$

Où  $K'$  est le coefficient de conduction latérale dépendant principalement de la qualité des matériaux isolant, en  $W \cdot ^\circ C^{-1}$ .

$K'$  est fixé in situ lorsque le flux de sève est nul. Nous calculons  $K'$  en moyennant les valeurs obtenues entre 23 h et 4 h du matin dans notre cas.

La quantité de chaleur stockée, dans la portion de tige chauffée, est fonction de la température dans le volume considéré  $V$ :

$$Q_s = C_{bois} \cdot V \cdot dT_{cent}/dt \quad (A.4.)$$

Où  $C_{bois}$  est la chaleur volumique du bois humide ( $2,9 \text{ MJ} \cdot m^{-3} \cdot ^\circ C^{-1}$ );  $V$  le volume du segment ( $m^3$ );  $dT_{cent}$ , la variation de la température centrale du segment pendant l'intervalle de temps  $dt$ .

L'estimation du  $Q_s$  peut sembler inintéressante pour des tiges de faible diamètre, mais sa prise en compte évite une sous-estimation et une sur-estimation du débit de sève respectivement en début et en fin de journée (Valancogne et Nasr, 1989, Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993). En effet en début de journée par exemple, la quantité de chaleur stockée diminue, à cause de l'afflux d'eau plus fraîche du sol, et cet apport de chaleur doit

être ajouté à l'énergie fournie par l'élément chauffant pour le calcul du flux de sève. En ne prenant pas en compte cet apport supplémentaire on sous estimerait le flux de sève. Ce dernier, est calculé comme suit:

$$Df = Qf / (Ceau \cdot dT) \quad (A.5.)$$

Ou  $Ceau$ , est la chaleur volumique de l'eau ( $J m^{-3} \text{ } ^\circ C^{-1}$ );  
 $dT$ , la différence de température entre la base et le sommet du segment de tige ( $^\circ C$ ).  
On la calcule comme suit:

$$dT = dTud + (dT_u - dT_d) / 2 \quad (A.6.)$$

et  $Qf$  est calculé comme suit

$$Qf = Pin - Qs + Qu - Qd - Qr \quad (A.7.)$$

## ANNEXE 4.: Liste des symboles

a	: pente	
Ad	: aire de la section amont de la portion de la tige appareillée	(m <sup>-2</sup> )
a <sub>ik</sub>	: densité de surface foliaire de l'espèce j dans la cellule k	(m <sup>-2</sup> .m <sup>-3</sup> )
Au	: aire de la section aval de la portion de tige appareillée	(m <sup>-2</sup> )
A(z)	: amplitude de la température du sol à une profondeur z	(°C)
b	: ordonnée à l'origine (page 19)	
C <sub>A,B</sub>	: coefficient d'échange entre A, le diffuseur, et B, le receveur	
C <sub>bois</sub>	: chaleur volumique du bois frais	(J.m <sup>-3</sup> .°C <sup>-1</sup> )
C <sub>eau</sub>	: chaleur volumique de l'eau (4.18*10 <sup>6</sup> )	(J.m <sup>-3</sup> .°C <sup>-1</sup> )
cp	: chaleur massique de l'air	(J.kg <sup>-1</sup> .K)
D	: déficit de pression de vapeur	(kPa)
Df	: débit de sève	(m <sup>-3</sup> .s <sup>-1</sup> )
d <sub>car</sub>	: dimension caractéristique	(m)
dt	: interval de temps	(s)
dT <sub>ud</sub>	: différence de température entre les thermocouples amont et aval les plus proches de l'élément chauffant	(°C)
dT	: (= dT <sub>ud</sub> + (dT <sub>u</sub> + dT <sub>d</sub> ) / 2 ) différence de température entre l'amont et l'aval du volume V considéré	(°C)
dT <sub>d</sub>	: différence de température entre les deux thermocouples situés en amont de l'élément chauffant	(°C)
dT <sub>lat</sub>	: différence de température entre l'extérieur et l'intérieur, "coté tige", du fluxmètre	(°C)
dT <sub>u</sub>	: différence de température entre les deux thermocouples situés en aval de l'élément chauffant	(°C)
dxd	: distance entre les deux thermocouples situés en amont de la portion de tige considérée	(m)
dxu	: distance entre les deux thermocouples situés en aval de la portion de tige considérée	(m)
E	: flux d'eau massique	(g.s <sup>-1</sup> )
e <sub>a</sub>	: pression de vapeur dans la cavité stomatique	
e <sub>s</sub>	: pression de vapeur dans l'air	
ETP	: évapotranspiration potentielle	(W.m <sup>-2</sup> , mm.h <sup>-1</sup> )
ETR	: évapotranspiration réelle	(W.m <sup>-2</sup> , mm.h <sup>-1</sup> )
ε <sub>i</sub>	: efficacité d'interception d'une espèce	
ε <sub>max</sub>	: efficacité d'interception maximale	
gs	: conductance stomatique	(m.s <sup>-1</sup> )
G	: densité de flux de chaleur entre le système et le sol	(W.m <sup>-2</sup> )
H	: densité de flux de chaleur sensible	(W.m <sup>-2</sup> )
Hr	: humidité relative	
IF	: indice foliaire	
k	: coefficient d'extinction	
K	: coefficient de projection des surfaces foliaires	
K	: conductivité thermique de la tige	(W.m <sup>-1</sup> .°C <sup>-1</sup> )
K'	: coefficient de conduction du manchon isolant	(W. °C <sup>-1</sup> )
κ	: coefficient de diffusivité thermique	
LAD	: densité de surface foliaire	(m <sup>-2</sup> .m <sup>-3</sup> )
LER	: surface relative équivalente	
Lr	: longueur du rachis foliaire du gliricidia	(m)
M	: énergie stockée par les réactions biochimiques	(W.m <sup>-2</sup> )

Mi	: production de l'espèce i cultivée en monoculture	(T.ha <sup>-1</sup> )
Nu	: nombre de Nusselt	
Oi	: production de l'espèce i dans l'association	(T.ha <sup>-1</sup> )
P.A.R.	: rayonnement utile à la photosynthèse	(W.m <sup>-2</sup> )
Pin	: puissance fournie	(W)
P.I.R.	: proche infra-rouge	
P <sub>jk</sub>	: probabilité d'interception du rayonnement de l'espèce j dans la cellule k	
P0	: fréquence de trou	
Qd	: puissance dissipée, par conduction en amont de la portion de tige appareillée	(W)
Qf	: puissance associée au flux de sève	(W)
P <sub>jk</sub>	: probabilité d'interception de l'espèce j dans la cellule k	
Qr	: puissance dissipée radialement	(W)
Qs	: puissance stockée dans la portion de tige appareillée	(W)
Qu	: puissance dissipée, par conduction en aval de la portion de tige appareillée	(W)
R <sub>jk</sub>	: rayonnement total intercepté par l'espèce j dans la cellule k	
R <sub>bo</sub>	: rayonnement direct incident	(W.m <sup>-2</sup> )
rc	: résistance du couvert	(s.m <sup>-1</sup> )
R <sub>djk</sub>	: rayonnement diffus intercepté par l'espèce j dans la cellule k	
R <sub>do</sub>	: rayonnement diffus incident	(W.m <sup>-2</sup> )
reh	: résistance équivalente au transfert de chaleur sensible	
rew	: résistance équivalente au transfert de chaleur latente	
rg	: rayonnement global	(W.m <sup>-2</sup> )
R <sub>gm</sub>	: rayonnement transmis au sol	(W.m <sup>-2</sup> )
rh	: résistance au flux	(s.m <sup>-1</sup> )
R <sub>jk</sub>	: rayonnement intercepté par l'espèce j dans la cellule k	
Rn	: rayonnement net	(W.m <sup>-2</sup> )
rs	: résistance stomatique (1/gs)	(s.m <sup>-1</sup> )
rw	: résistance au transfert de vapeur	
RY	: rendement relatif	
RYT	: rendement relatif total	
S	: énergie stockée ou destockée par le système par variation de sa température	(W.m <sup>-2</sup> )
SA(x)	: Surface de l'association donnant la production x	(m <sup>2</sup> )
SLAM	: cellule de silicium amorphe	
SF	: surface d'une feuille	(m <sup>-2</sup> )
SP(x)	: surface de culture pure donnant la production x	(m <sup>2</sup> )
Tint	: température du volume considéré V	(°C)
Ts	: température de surface	(°K)
u	: vitesse du vent	(m.s <sup>-1</sup> )
V	: volume considéré pour le calcul du bilan de chaleur	(m <sup>-3</sup> )

## SYMBOLES GRECS

$\alpha$	: inclinaison des feuilles	(°)
$\theta$	: azimuth	(°)
$\Phi_{S_k}$	: longueur du rayon dans la cellule k	(m)
$\gamma$	: constante psychrométrique	
$\delta$	: taux d'évolution de la pression de vapeur saturante en fonction de la température	
$\epsilon$	: émissivité	
$\lambda$	: chaleur latente de vaporisation de l'eau	(j.g <sup>-1</sup> )
$\lambda$	: longueur d'onde, ou domaine de longueur d'onde	
$\mu$	:	
$\Omega$	: direction	



$\sigma$	: constante de Stefan-Boltzman ( $5,67.10^{-8}$ )	( $W.m^{-2}.K^{-4}$ )
$\sigma_i$	: réflectance de l'espèce i	
$\sigma_s$	: réflectance du sol	
$\rho$	: masse volumique de l'air	( $g.l^{-1}$ )
$\psi$	: potentiel hydrique	(MPa)
$\nu$	: coefficient de viscosité de l'air	
$\omega$	: pulsation du sol, fréquence angulaire d'oscillation	