

## Simulation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une phytocénose sahélienne du Sénégal

S. Rambal

Centre d'Étude Phytosociologique et Écologique Louis-Emberger,  
C. N. R. S., route de Mende, B. P. 5051, 34033 Montpellier, Cedex France.

et A. Cornet

Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer,  
24, rue Bayard, 75008 Paris, France.

### RÉSUMÉ

Situé dans la zone sahélienne du Sénégal, le site étudié est une formation herbeuse sur sol sableux, dominée par des annuelles, graminées  $C_4$  associées avec des légumineuses. Le modèle ARFEJ utilise les caractéristiques les plus pertinentes du système afin de prédire l'état hydrique du sol et la production végétale, sous l'hypothèse que l'eau est le facteur limitant. Les trois coefficients du modèle sont identifiés à partir des données de 1975 et 1976. La validation utilise les données de 1977 et 1978. Les résultats montrent (a) l'effet de la distribution des précipitations sur l'évaporation du sol nu. L'évaporation moyenne est de 28 % (étendue 22-34 %) de l'évapotranspiration réelle totale, (b) pendant la période de croissance rapide, le rapport de la quantité de matière sèche produite à l'eau transpirée est de 0,88 g MS./kg  $H_2O$ .

MOTS-CLÉS : Modélisation - Utilisation de l'eau - Production primaire -  
Zone sahélienne - Sénégal.

### ABSTRACT

Located in the sahelian zone of Senegal, the investigated site consists of grassland on sandy soil, dominated by annuals,  $C_4$  grasses with associated legumes. The ARFEJ model described, uses simplified characteristics of the system to predict soil water and plant production, under the assumption that water is the limiting factor. Three model coefficients were calculated with the data of 1975 and 1976. Model was then tested using the 1977 to 1978 data. The results show (a) the effect of rainfall distribution on evaporation from bare soil. The mean of this evaporation was 28 % (range 22-34 %) of total actual evapotranspiration, (b) during the short period of fast growth, the ratio of produced dry matter to transpired water was about 0.88 g dry matter/kg  $H_2O$ .

KEY-WORDS: Modelling - Water use - Primary production - Sahelian zone - Senegal.

### INTRODUCTION

La production primaire des écosystèmes est affectée par de nombreux facteurs interagissants. En zone aride et semi-aride, il est d'usage de considérer l'eau comme un facteur majeur contrôlant la croissance et la survie des plantes. La quantité annuelle de précipitation permet d'expliquer une grande part de la production végétale (LE HOUÉROU & HOSTE, 1977). Cependant à cause de la variabilité des

B 3351 ex 1

N° 3351 ex 1  
Cote B

précipitations, la recherche statistique de liaisons entre le climat, l'état hydrique du sol et la biomasse épigée ne peut se faire que sur des échantillons de taille suffisante. Faute de pouvoir disposer de longues séries d'observations, la modélisation et la simulation nous aident à clarifier ces liaisons et nous permettent d'évaluer la production végétale pour différentes quantités et distributions de précipitations.

Dans le présent travail, nous présentons un modèle simulant la dynamique de l'état hydrique du sol et celle de la biomasse épigée de la végétation. Ce modèle est validé avec des observations acquises sur une formation herbeuse du Nord du Sénégal. Du fait de la simplicité des entrées du modèle, ce dernier présente un certain potentiel de généralisation. Il peut permettre de générer, à partir de longues séries d'observations météorologiques, un échantillon de valeurs de production végétale susceptible d'une analyse fréquentielle et ainsi d'aider à la décision dans le contexte d'un aménagement rationnel des parcours de la zone sahélienne.

### DESCRIPTION DU MILIEU

La station d'étude se situe dans le Centre de Recherches Zootechniques de Dahra (15°20 N, 15°27 O) de l'Institut Sénégalais de Recherches Agronomiques (I. S. R. A.). Le climat est tropical aride, il appartient à la sous-région sahélo-sénégalaise du domaine sahélien de la classification d'AUBREVILLE (1949). Les précipitations sont concentrées sur une brève période humide : juillet, août et septembre. Estimé sur la période de 1934-1978, le module pluviométrique annuel de 484 mm (coefficient de variation  $CV = 0,30$ ) est réparti en 25 jours de pluie, en moyenne. Août est le mois le plus arrosé avec 36 % du total des précipitations, septembre 27 % et juillet 21 %.

L'évapotranspiration potentielle journalière *ETP* est déterminée à partir de l'évaporation du bac enterré, type O. R. S. T. O. M., selon la méthode utilisée par RYOU (1975) en Afrique Centrale et pour laquelle THOM *et al.* (1981) proposent un développement théorique. Pour la période d'expérimentation, de 1975 à 1978, le total annuel moyen atteint 2 350 mm. Cette évapotranspiration potentielle atteint un maximum, en mai, de 270 mm et un minimum, en septembre, de 130 mm.

Le sol très sableux est de type brun rouge subaride. Aucune variation texturale importante n'est décelée par analyse granulométrique classique. Le taux d'argile se situe aux environs de 3 %, celui de sable aux environs de 95 %.

La végétation a fait l'objet d'une description détaillée par CORNET (1981 *a*). Physiologiquement, il s'agit d'une formation herbeuse sahélienne. La strate herbacée, essentiellement composée d'annuelles, peut atteindre 70 cm de hauteur. Elle est dominée par des graminées  $C_1$  : *Brachiaria xantholeuca* (Hack. ex Schinz) Stapf., *Dactyloctenium aegyptium* (L.) P. Beauv., *Digitaria horizontalis* Willd. et *Cenchrus biflorus* Roxb. et des légumineuses : *Tephrosia purpurea* (L.) Pers., *Indigofera aspera* Perr. ex Dc., *Cassia mimoides* L. La contribution spécifique moyenne, calculée à partir du nombre de présences, atteint 57 % pour les graminées  $C_1$  et 21 % pour les légumineuses. La densité des espèces ligneuses est faible. Le système racinaire se localise principalement dans les 100 premiers centimètres, 5 % seulement de la masse racinaire se situent au-delà. 75 % de cette masse colonisent la strate 0-30 cm.

### MÉTHODES DE RÉCOLTE DE DONNÉES

L'évolution de la biomasse végétale épigée est suivie dans une parcelle mise en défense. Les mesures ont été effectuées sur 20 séries de parcelles appariées, selon la méthode décrite par CORNET (1981 *b*). Les parcelles, d'une surface de 0,25 m<sup>2</sup>, sont réparties au hasard dans une zone représentant de façon homogène le groupement végétal. Les mesures commencent en début de saison des pluies et se poursuivent avec un pas de temps de 7 à 14 jours jusqu'en octobre, fin de la période de production. Les échantillons sont séchés à 85° C puis pesés. La biomasse épigée est connue avec un intervalle de confiance au seuil 0,05, de 19 %.

L'état hydrique du sol est caractérisé par son profil de teneur volumique en eau. La teneur volumique en eau est obtenue par le produit de la densité apparente du sol sec et de la teneur pondérale

en eau. Cette dernière est obtenue par thermogravimétrie d'échantillons de sol prélevés à la tarière à main. Pour chaque date de mesure, 3 profils de prélèvement sont choisis au hasard. Pour chaque profil, 9 échantillons répartis entre 0 et 300 cm sont prélevés. La teneur en eau à une profondeur est la moyenne des 3 valeurs obtenues.

L'intervalle de confiance de l'estimation de la teneur volumique en eau, au seuil 0,05, est de 14 %. La fréquence des prélèvements, définie en fonction des disponibilités matérielles, est variable selon la saison. Elle est de 1 prélèvement tous les 10-15 jours en saison de pluies, et de 1 prélèvement par mois en saison sèche.

### LE MODÈLE ARFEJ

Le modèle ARFEJ a été mis au point avec des données acquises sur une steppe à *Rhantherium suaveolens* Desf. du sud de la Tunisie (RAMBAL, 1980; FLORET *et al.*, 1982). Il ne prend en compte que les caractéristiques du système sol- plante atmosphère, jugées pertinentes pour simuler la croissance de la végétation et l'évolution de l'état hydrique du sol, en zone aride et semi-aride. Les espèces végétales sont regroupées, dans les 2 classes proposées par EVENARI *et al.* (1975), en fonction du synchronisme des précipitations et de leurs pousses. Les espèces du premier groupe ont leurs périodes d'assimilation chlorophyllienne en phase avec la saison des pluies. Elles ne portent pas de tissus photosynthétiquement actifs pendant la saison sèche. Elles sont appelées : arido-passives. Les aridoactives ont leurs périodes d'activités maximales retardées par rapport à celles du groupe précédent. Elles maintiennent une certaine activité pendant la saison sèche. Ces 2 classes sont prises en compte séparément dans le modèle. Les variables d'entrées du modèle sont des données météorologiques journalières standard pour pouvoir appliquer le modèle à d'autres cas. Le niveau trophique du sol et la teneur en dioxyde de carbone de l'atmosphère ne sont pas pris en compte.

Le diagramme de flux de ce modèle est présenté figure 1. Les processus retenus et modélisés sont les suivants :

- Les flux d'eau dans le sol lors de l'infiltration et de la redistribution;
- L'évaporation à partir du sol nu;

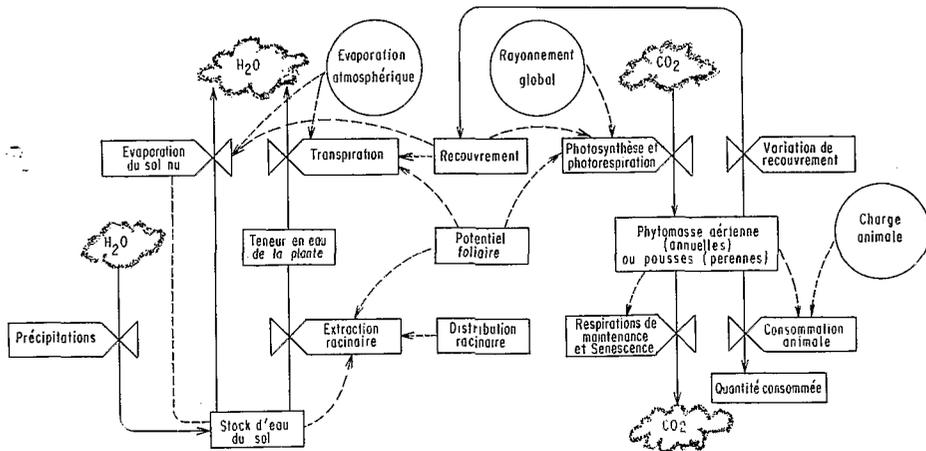


FIG. 1. — Diagramme de flux du modèle ARFEJ. Les rectangles sont utilisés pour symboliser les variables mesurables dont la valeur à un instant donné décrit l'état du système à cet instant. Les rectangles sont connectés entre eux par des lignes continues qui présentent les flux de matière (H<sub>2</sub>O et CO<sub>2</sub>). Les valves correspondent aux processus qui contrôlent l'utilisation et la redistribution de la matière. Ces processus peuvent être affectés par des flux d'informations concernant l'état des variables qu'ils contrôlent ou tout autre état de variables auxiliaires, représentées par des cercles, qui relèvent de l'environnement du système (extrait de RAMBAL, 1980).

- La transpiration des végétaux et l'extraction de l'eau par les systèmes racinaires;
- La photosynthèse, la respiration et la sénescence;
- La lignification des pousses.

Les prélèvements de matière végétale par les animaux ne sont pas présentés dans ce développement.

#### LES FLUX D'EAU

Dans l'équation du bilan hydrique d'une strate de sol nous écrivons que sa variation de stock est égale à la différence entre les entrées et les sorties. Les entrées sont soit, les précipitations journalières  $P$  pour la première strate, soit pour une strate quelconque le drainage de la strate précédente. Les sorties sont la participation de la strate à l'évapotranspiration réelle et son drainage vers la strate sous-jacente.

#### Le bilan hydrique du sol

Le sol est découpé en strates, indicées  $i$ , d'épaisseur  $e_i$ , en centimètres. Le transfert d'eau de la strate  $i$  vers la strate  $i + 1$  (ou le drainage de la dernière strate) est supposé ne se produire que lorsque son stock d'eau,  $S_i$ , exprimé en millimètres, dépasse un seuil : la capacité au champ,  $CC_i$ , également exprimé en millimètres. Le flux de drainage,  $D_i$ , en  $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ , est alors égal à :

$$\begin{aligned} D_i &= (S_i - CC_i)/T_i & \text{si } S_i > CC_i \\ D_i &= 0 & \text{si } S_i < CC_i \end{aligned} \quad (1)$$

$T_i$  est la constante de temps des processus d'infiltration et de redistribution, en jours.

L'état hydrique du sol est caractérisé par le vecteur d'état  $s = |S_i|$  qui obéit au système différentiel suivant :

$$\dot{s} = \frac{ds}{dt} = |D_{i-1} - ETR_i - D_i| \quad \text{avec} \quad D_0 = P \quad (2)$$

Ce système différentiel est appelé : le bloc dynamique  $EAU$ . Le vecteur  $s$  est borné inférieurement par  $s^*$ .  $s^*$  correspond à un potentiel hydrique de 1 500 bars, c'est-à-dire en état d'équilibre avec l'air sec. Le terme général du vecteur évapotranspiration réelle  $ETR_i$  se compose de deux parties :

$$etr = |ETR_i| = |E_i + TR_{ij}| \quad (3)$$

—  $E_i$  est le flux évaporatif de la  $i^{\text{ème}}$  strate, en  $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ . Il est calculé par le bloc statique <sup>(1)</sup>  $EVAP$ .  $e = |E_i|$  est appelé le vecteur d'évaporation;

—  $TR_{ij}$  est la participation de la  $i^{\text{ème}}$  strate de sol à la transpiration du groupe d'espèces  $j$ , en  $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ . Pour les aridopassives,  $j$  est égal à 1. Il vaut 2 pour le groupe des aridoactives.  $tr = |TR_{ij}|$  est appelé matrice d'extraction racinaire. Elle correspond à la sortie du bloc statique  $TRANS$ .

#### L'évaporation à partir du sol nu : le bloc $EVAP$

L'évaporation potentielle  $EP$ , en  $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ , est estimée à partir de l'évapotranspiration potentielle  $ETP$ , en faisant l'hypothèse que la quantité maximale d'énergie disponible à la surface du sol est proportionnelle au recouvrement du sol nu (CAMPBELL et HARRIS, 1977). Ce dernier est le complément à l'unité du recouvrement de la végétation  $RC$ , exprimé en pour-cent. L'approche utilisée diffère de celle de РИТСНІЕ (1972) qui traite séparément les composantes de rayonnement et d'advection de l' $ETP$ . Nous aurons donc :

$$EP = (1 - RC)ETP \quad (4)$$

Le recouvrement de la végétation  $RC$  est obtenu en cumulant les recouvrements  $RC_j$  des 2 groupes

(1) Par opposition à un bloc dynamique qui est constitué d'équations différentielles ordinaires un bloc statique ne fait intervenir que des équations algébriques.

d'espèces. Pour un groupe donné,  $RC_j$  est estimée à partir de sa biomasse épigée  $BM_j$ , en  $kg MS. ha^{-1}$  :

$$RC_j = 1 - e^{-\beta_j BM_j} \quad (5)$$

$\beta_j$  est un paramètre caractéristique du groupe d'espèces considérées.

Le taux d'évaporation du sol nu  $E$  est contrôlé par l'état hydrique  $S_0$  de la première strate du sol (VACHAUD *et al.*, 1981); sa valeur potentielle est atteinte lorsque  $S_0$  atteint la capacité au champ, elle vaut alors  $EP$ . Si le vecteur d'état  $s$  est mis sous la forme adimensionnelle  $s'$ , tel que  $s'$  varie entre 1, lorsque le stock d'eau du sol atteint la capacité au champ, et 0, pour sa valeur limite inférieure  $s^*$ , le terme général  $S'_i$  du vecteur  $s'$  a pour expression :

$$S'_i = \frac{S_i - S_i^*}{CC_i - S_i^*} \quad (6)$$

et, la relation mathématique entre le rapport  $E/EP$ , appelé conductance de l'horizon de surface  $C$ , et l'état hydrique de cet horizon, déduite des travaux de VAN KEULEN (1975) et valable pour un grand nombre de types granulométriques de sol, s'écrit alors (fig. 2) :

$$C = E/EP = 0,075 + 1,2e^{-0,3/S'_0} \quad (7)$$

Lorsque le stock d'eau de l'horizon de surface atteint sa valeur minimale,  $S_0$  est nul et  $C$  tend vers une valeur constante, conformément aux résultats de la bibliographie (voir par exemple IDSO *et al.* 1974). L'évaporation  $E$  est répartie sur tout le profil de sol au moyen d'un coefficient d'extinction  $f_i$ , tel que :

$$E = \sum_i E_i \quad \text{et} \quad E_i = f_i E \quad (8)$$

Ce coefficient est fonction de l'état hydrique, de l'épaisseur et de la profondeur des strates. Dans un premier temps, nous définissons  $f'_i$  tel que :

$$f'_i = S'_i (e^{-k_e z_i} - e^{-k_e z_{i+1}}) \quad (9)$$

et

$$z_{i+1} = z_i + e_i \quad \text{avec} \quad z_0 = 0$$

$z_i$  est la profondeur de la partie supérieure de la strate  $i$ ,  $z_{i+1}$  celle de la partie inférieure et  $k_e$  un coefficient d'extinction. Afin que la somme des pourcentages de participation de chaque strate à l'évaporation totale ne dépasse pas l'unité,  $f_i$  est normalisé.

$$f_i = f'_i / \sum_i f'_i \quad (10)$$

*La transpiration de la végétation : le bloc TRANSP.*

La part d'évapotranspiration potentielle non utilisée pour définir l'évaporation potentielle du sol fixe la borne supérieure de la transpiration. Pour le groupe  $j$ , ce niveau  $TRP_j$  est atteint pour un potentiel hydrique de la végétation égal à zéro, c'est-à-dire lorsqu'elle est bien alimentée en eau.

$$TRP_j = RC_j ETP \quad (\text{mm. j}^{-1}) \quad (11)$$

Quand l'alimentation hydrique diminue, les végétaux ferment progressivement leurs stomates. La transpiration,  $TR_j$ , dépend de la conductance stomatique globale du couvert  $CS_j$ .

$$TR_j = CS_j . TRP_j \quad (\text{mm. j}^{-1}) \quad (12)$$

VAN BAVEL (1967) relie linéairement  $CS_j$  à la conductance stomatique des feuilles.  $CS_j$  est fonction du potentiel hydrique foliaire moyen journalier  $\bar{\Psi}_{ff}$ , en bars. Exprimée en pourcentage de sa valeur maximale, la conductance stomatique peut être approchée par l'expression (fig. 3) :

$$CS_j = 1 / (1 + (\bar{\Psi}_{ff}/a_j)^n) \quad (13)$$

La valeur numérique du coefficient de calage  $a_j$  est inconnue à ce stade de la procédure de modélisation. Lorsque le potentiel foliaire est égal à  $a_j$ , la conductance stomatique ne vaut plus que 50 % de sa valeur maximale. L'exposant  $n$  est choisi égal à 5 afin d'assurer, pour une large plage de  $a$ , la cohérence de la relation (13) avec des données de la bibliographie (BEGG et TURNER, 1976).

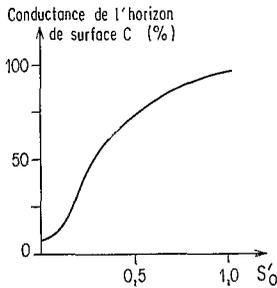


FIG. 2.

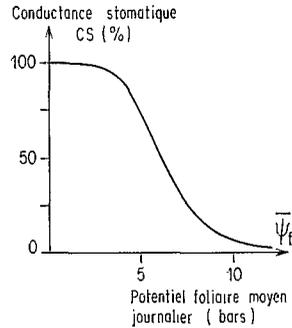


FIG. 3.

FIG. 2. — Relation entre la conductance de l'horizon de surface, exprimée en % de la conductance maximale, et sa teneur en eau adimensionnelle.

FIG. 3. — Relation entre la conductance stomatique globale du couvert, exprimée en % de sa conductance maximale et son potentiel foliaire moyen journalier, pour une valeur du coefficient de calage  $a$  égale à 6 bars (éq. (13)).

Pour satisfaire la demande  $TR_j$ , les racines extraient une certaine quantité d'eau de chaque strate du sol. Pour la strate  $i$ , l'extraction racinaire  $TR_{ij}$  est proportionnelle à la différence de potentiel entre le sol  $\phi_i$  et les feuilles  $\bar{\Psi}_{fj}$  et inversement proportionnelle à la résistance aux transferts d'eau (VAN DER HONERT, 1948). Cette résistance se situe dans la plante elle-même et à l'interface sol-racine. Nous négligeons cette dernière (NEWMAN, 1969 *a* et *b*).

$$TR_{ij} = \frac{\bar{\Psi}_{fj} - \phi_i}{R_{ij}} \quad \text{si} \quad \bar{\Psi}_{fj} > \phi_i \quad (14)$$

$$TR_{ij} = 0 \quad \text{si} \quad \bar{\Psi}_{fj} < \phi_i$$

Le potentiel hydrique du sol  $\phi_i$ , en bars, est la somme des potentiels gravitationnel, osmotique et matriciel. Ce dernier est calculé à partir des teneurs en eau et des courbes de rétention de l'eau. La résistance totale de la plante,  $R$ , prise arbitrairement égale à une valeur constante de  $1,03 \text{ bar} \cdot \text{j} \cdot \text{mm}^{-1}$  est répartie, dans chaque strate, inversement proportionnellement au pourcentage de la biomasse racinaire (SAUGIER, 1974) :

$$R_{ij} = \frac{\text{masse totale de racine de } j \text{ dans tout le profil}}{\text{masse de racine de } j \text{ dans la strate } i} R$$

Le potentiel hydrique foliaire  $\bar{\Psi}_{fj}$  est inconnu. Nous faisons l'hypothèse que la végétation ajuste son potentiel de manière à ce que la transpiration réelle soit égale à la somme des extractions racinaires. Numériquement, la recherche du potentiel foliaire  $\bar{\Psi}_{fj}$  est faite en résolvant l'équation implicite :

$$TR_j(\bar{\Psi}_{fj}) = \sum_i (\bar{\Psi}_{fj} - \phi_i) / R_{ij} \quad (15)$$

## LES FLUX DE CARBONE

Le processus de production végétale est envisagé comme un simple bilan entre l'apport des produits bruts de la photosynthèse et les pertes par sénescence et par respiration à la lumière et à l'obscurité :

$$\frac{dB M}{dt} = \text{gain} - \text{perte} \quad (\text{kg MS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}) \quad (16)$$

*La photosynthèse*

Pour une feuille isolée, lorsque le rayonnement photosynthétiquement actif est faible et que les stomates sont ouverts, tous les photons absorbés par les pigments chlorophylliens sont utilisés par les systèmes photosynthétiques. L'entrée du dioxyde de carbone dans les chloroplastes est proportionnelle au rayonnement. La saturation par la lumière résulte d'une limitation enzymatique dans l'utilisation du  $\text{CO}_2$ , chez les espèces  $\text{C}_4$ , et d'une limitation par la diffusion du  $\text{CO}_2$  chez les espèces  $\text{C}_3$ , aux concentrations de  $\text{CO}_2$  habituelles. La réponse instantanée de la photosynthèse au rayonnement est décrite par une fonction homographique dont l'asymptote correspond à l'activité photosynthétique maximale de la feuille.

Au niveau d'un couvert bien alimenté en eau, la photosynthèse potentielle journalière ne présente plus de palier de saturation. Sa relation avec la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif absorbé est linéaire lorsque l'indice foliaire n'est pas trop élevé (DE WIT, 1965). Cette déformation de la relation est d'une grande importance lors de l'élaboration d'un modèle (O'NEILL, 1979). Nous ne pourrions appliquer, sans adaptation, pour un niveau d'organisation donné une relation décrivant un processus qui intervient à un autre niveau.

Le rayonnement photosynthétiquement actif disponible au niveau du toit de la végétation ne représente qu'environ la moitié du rayonnement global (SZYCZ, 1974). On aura donc :

$$PP_j = 0,5 \cdot \alpha_j \cdot RC \cdot RG \quad (17)$$

$RG$  est l'irradiation globale journalière, en  $\text{J} \cdot \text{m}^{-2}$ ;  $PP_j$  est la photosynthèse potentielle journalière du groupe  $j$ , en  $\text{kg CH}_2\text{O} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ ;  $RC_j$  est le recouvrement du groupe  $j$  (éq. (5)) et  $\alpha_j$  est un facteur de conversion.

Lors d'une diminution de l'ouverture des stomates, le flux de dioxyde de carbone qui pénètre dans les chloroplastes est contrôlé par les processus physiques de la diffusion en phase gazeuse, à travers les stomates, et, en phase dissoute, entre les parois cellulaires et les chloroplastes. Pour GAASTRA (1959) ce flux est proportionnel à la différence de concentration en  $\text{CO}_2$  entre l'air extérieur et les chloroplastes et inversement proportionnel à la résistance à la diffusion du  $\text{CO}_2$ . Cette résistance se compose de trois parties : la résistance de la couche limite, la résistance en phase gazeuse ou stomatique et celle en phase dissoute ou du mésophylle. Les résistances de la couche limite et des stomates sont prises ici égales à leurs valeurs correspondantes pour la vapeur d'eau multipliée par l'inverse du rapport des diffusivités moléculaires des 2 gaz. Ce modèle de la photosynthèse d'une feuille est approximativement valide pour un couvert végétal (JONES, 1976). Des mesures de SINCLAIR *et al.* (1975) montrent que l'évolution, au niveau d'un couvert végétal, du rapport de la quantité d'eau consommée à celle de  $\text{CO}_2$  fixé, en fonction de l'ouverture des stomates est conforme à la prédiction du modèle « simple feuille ». La vraisemblance des prédictions augmente lorsque, en climat aride et pour de faibles indices foliaires, la résistance aérodynamique devient négligeables devant les 2 autres résistances (JONES, 1976; FISCHER & TURNER, 1978). La photosynthèse du couvert est approchée par l'expression :

$$P_j = \frac{\Delta \text{CO}_2}{1,64 RS_j + RM_j} \quad (18)$$

Lorsque l'alimentation hydrique est satisfaisante, la résistance stomatique  $RS_j$  tend vers sa valeur minimale  $RS_j^*$  et  $P_j$  vers sa valeur potentielle  $PP_j$ .

$$PP_j = \frac{\Delta \text{CO}_2}{1,64_j^* + RM_j} \quad (19)$$

d'où

$$P_j = \frac{1,64RS_j^* + RM_j}{1,64RS_j + RM_j} PP_j \quad (20)$$

avec

$$RS_j = RS_j^*/CS_j$$

Pour de nombreuses espèces, la valeur  $RS^*$  est voisine de  $1 \text{ s. cm}^{-1}$  (KÖRNER *et al.*, 1979). Celle de la résistance du mésophylle  $RM_j$  de  $4,4 \text{ s. cm}^{-1}$  pour les espèces  $C_3$  et 10 fois moindre pour les espèces  $C_4$ .

#### Respiration à la lumière, à l'obscurité, sénescence et lignification

MCCREE (1970) propose un modèle dans lequel la respiration à l'obscurité se compose de deux termes, le premier correspond à l'activité respiratoire associée à la croissance, et le second, au coût de l'entretien.

$$R_j = (1 - y)P_j + k_j y BM_j \quad (21)$$

$y$  est l'efficacité de la croissance et  $k_j$  le coût de l'entretien, en  $\text{jour}^{-1}$ . Ce coût augmente avec la température. L'efficacité de la croissance est peu modifiée par la température, elle est voisine de 0,75. Cependant, BYRNE (1973) utilise avec succès l'équation (21) en faisant comme si  $k_j$  était indépendant de la température. Nous adopterons cette hypothèse simplificatrice.

La photorespiration est prise égale à une fraction constante de la photosynthèse. Ce taux, de l'ordre de 35 à 45 % pour les plantes  $C_3$ , est négligeable pour les  $C_4$ . La sénescence est fonction du potentiel hydrique foliaire et de la vitesse d'apparition des nouvelles feuilles. Faute d'une information suffisante sur ces liaisons nous supposons le taux de sénescence constant. Il en est de même pour celui de lignification de certaines espèces aridoactives. Le modèle complet, décrit par le bloc dynamique CARBON, est donc le suivant :

$$\frac{dBM_j}{dt} = P_j - (1 - y + pr_j)P_j - (k_j y + s_j)BM_j \quad (22)$$

$$\frac{dBM_j}{dt} + (k_j y + s_j)BM_j = (y - pr_j)P_j \quad (23)$$

La photosynthèse brute  $P_j$  est donnée par l'équation (20);  $pr_j$  représente le pourcentage de cette photosynthèse utilisée par la photorespiration;  $k_j$  et  $s_j$  sont respectivement les taux de respiration d'entretien et de sénescence, en  $\text{jour}^{-1}$ .

Dans le cas des aridoactives ( $j = 2$ ), ce dernier terme tient compte de la lignification. Le produit  $\alpha_j$  (éq. (17)) par  $y - pr_j$  représente pour une végétation dont le recouvrement est total, la photosynthèse nette, par unité d'énergie rayonnante. Ce produit correspond au coefficient de calage  $b_j$  et  $k_j y + s_j$  au coefficient  $c_j$ . Pour un groupe d'espèces végétales donné, aridopassives ou aridoactives,  $a_j$  (éq. (13)),  $b_j$  et  $c_j$  sont les seuls coefficients de calage du modèle. Il conviendra de leurs affecter une valeur numérique lors de l'étape identification. L'équation finale est donc :

$$\frac{dBM_j}{dt} + c_j BM_j = 0,5 b_j R c_j R G \frac{1,64 RS_j^* + RM_j}{1,64 RS_j^* [1 + (\frac{F_j}{a_j})^n] + RM_j} \quad (24)$$

#### MISE EN ŒUVRE DU MODÈLE

Le modèle est écrit en FORTRAN IV. Son programme, y compris les cartes commentaires, comporte approximativement 700 cartes. Le pas de temps des données météorologiques : précipitation, rayonnement global et évapotranspiration potentielle est le jour. Les calculs de la simulation sont exécutés avec des pas de temps qui varient de 2 à 24 heures. Exécuté sur l'ordinateur MITRA 125 de l'Écothèque Méditerranéenne

néenne du Centre National de la Recherche Scientifique, le temps de calcul et d'impression des résultats, pour une période de simulation qui débute le 1<sup>er</sup> juin et se termine le 1<sup>er</sup> décembre est de 60 secondes environ.

Du fait de la composition floristique de la végétation seule la partie du modèle relative au fonctionnement des groupes des espèces aridopassives est utilisée. Dans ce cas le modèle n'a plus que 3 coefficients de calage à identifier.

### Les paramètres du modèle

Les paramètres nécessaires à la simulation des transferts d'eau sont reportés dans le tableau I. Les constantes de temps des processus d'infiltration et de redistribution  $T_i$  sont prises égales à 0,0083 jour/cm de sol, pour toutes les strates (éq. (1)). Ces valeurs sont compatibles avec les vitesses d'infiltration et redistribution observées sur sol DIERI, au Sénégal, par VACHAUD *et al.* (1978). Le coefficient d'extinction  $k_e$  conserve la valeur proposée par VAN KEULEN (1975) de  $0,125 \text{ cm}^{-1}$  (éq. (9)). Il vaut  $0,135 \text{ cm}^{-1}$  pour un sol argilo-limoneux (RAMBAL, données non publiées).

TABLEAU I

Paramètres relatifs à la simulation des transferts d'eau.

Strate.....	1	2	3	4
Épaisseur (cm).....	2	28	70	200
Capacité au champ <sup>(1)</sup> CC (mm).....	1,72	24,1	69,9	164
Potentiel hydrique à CC (mbars).....	37	37	86	57
Limite inférieure du stock d'eau $S^*$ (mm) .	0,08	1,1	1,4	10
Courbe de rétention teneur en eau $\theta$ ( $\text{cm}^3$ . $\text{cm}^{-3}$ )-potentiel hydri- que $\Psi$ (bars).....	$\Psi = 8,2 \cdot 10^{-6} \Theta^{-3,43}$		$\Psi = 1,7 \cdot 10^{-4} \Theta^{-2,55}$	$\Psi = 8,9 \cdot 10^{-6} \Theta^{-3,51}$
Pourcentage de bio- masse racinaire.....	0	0,75	0,20	0,05
Résistance de la plante (bars.j.mm <sup>-1</sup> ).....	$\infty$	1,97	5,15	20,06

(<sup>1</sup>) D'après CORNET (1980).

Au niveau de la végétation, le paramètre  $\beta$  de la relation entre la biomasse épigée  $BM$  et son recouvrement  $RC$  (éq. (5)) est de  $0,004 \text{ ha} \cdot (\text{kg MS})^{-1}$  (fig. 4). La résistance du mésophylle, prise égale à  $2,1 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$ , tient compte de la composition floristique moyenne : 57 %  $C_4$ , 43 %  $C_3$ .

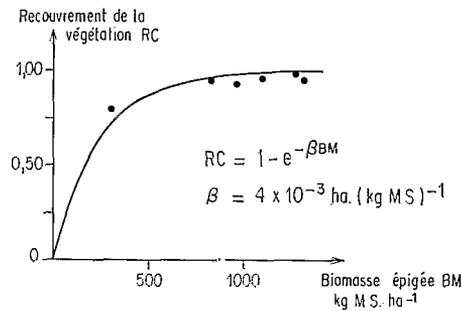


FIG. 4. — Relation entre le recouvrement de la végétation et sa biomasse épigée.

#### Identification des coefficients

Les observations des années 1975 et 1976 sont utilisées pour identifier les 3 coefficients de calage  $a$ ,  $b$ ,  $c$ . Celles de 1977 et 1978 sont réservées à la validation du modèle. Dans des travaux précédents, tous les coefficients du modèle étaient identifiés simultanément. Une méthode globale d'identification : la méthode de ROSENBROCK, servant à initialiser un algorithme de filtrage non linéaire (RAMBAL *et al.*, 1977; AGUILAR-MARTIN & RAMBAL, 1979). Dans le cas présent nous avons décomposé cette étape en 2 parties. La première concerne l'identification du seul coefficient  $a$ . L'évolution observée de la biomasse épigée est prise en compte comme une entrée du modèle, au même titre que les données météorologiques. La valeur optimale de  $a$  minimise un critère quadratique de distance, la trace  $f$  de la matrice de dispersion entre les vecteurs de teneurs en eau adimensionnelles observées  $\hat{s}'$  et calculées  $s'$  (équ. (6)) :

$$f = E \{ (\hat{s}' - s')^T (\hat{s}' - s') \} \quad (25)$$

Dans la deuxième partie de la procédure d'identification, la valeur numérique de  $a$  est fixée à sa valeur optimale. Le couple  $(b, c)$  minimise la distance quadratique entre les valeurs observées et calculées de biomasse épigée. Dans les 2 parties, la méthode d'identification utilisée est celle de ROSENBROCK. Les valeurs numériques ainsi obtenues sont de respectivement 6 bars ;  $0,858 \cdot 10^{-3} \text{ mg MS} \cdot \text{Joule}^{-1}$  et  $0,035 \text{ jour}^{-1}$  pour les coefficients  $a$ ,  $b$  et  $c$ .

### RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

L'état hydrique du sol simulé, en fixant la valeur numérique du coefficient  $a$  à sa valeur optimale, est comparé aux mesures dans les figures 5 et 6. Compte tenu de la simplicité du modèle mis en œuvre : le bloc dynamique EAU n'a qu'un coefficient de calage, et de l'intervalle de confiance de mesures, les simulations sont bonnes. La critique la plus importante concerne l'excédent d'eau dans la strate 30-100 cm, en particulier en 1975 et en 1976. Nous retiendrons plusieurs causes à ce surplus. La première est l'incertitude introduite en décrivant la dynamique de l'eau dans le sol à l'aide du concept de capacité au champ. La seconde, le fait qu'il n'y a pas proportionnalité entre la masse racinaire et la densité des racines actives du point de vue de l'extraction de l'eau. Et enfin, la dernière, la non-prise en compte de la crois-

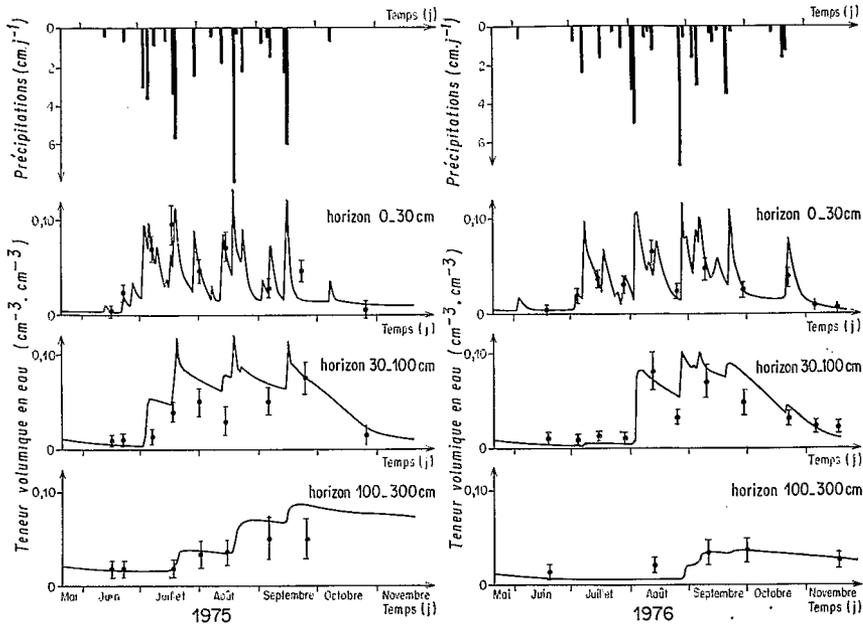


FIG. 5. — Évolution simulée de la teneur volumique en eau dans les horizons de sol 0-30 cm, 30-100 cm et 100-300 cm en 1975 et 1976. Les points et les barres verticales représentent les valeurs mesurées et leurs intervalles de confiance à 95 %.

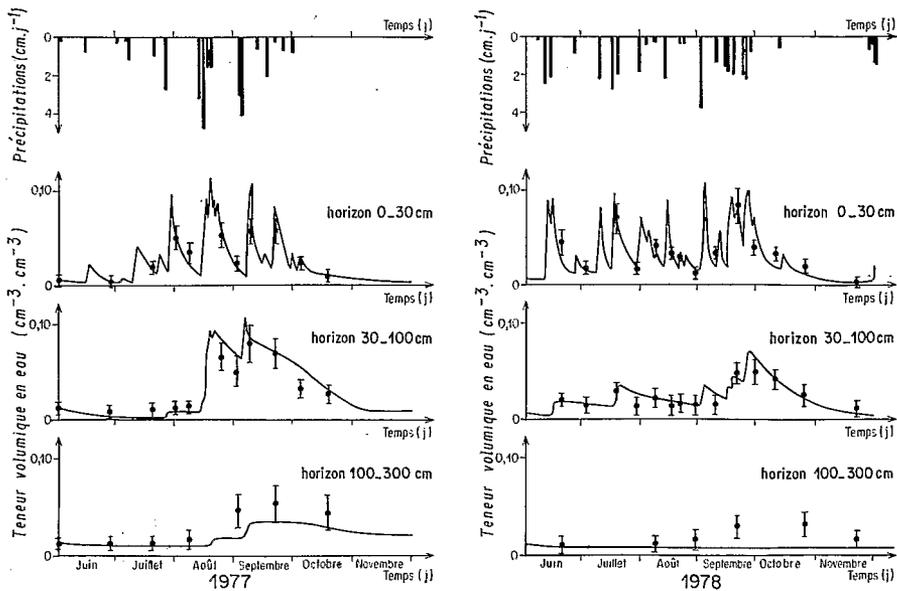


FIG. 6. — Évolution simulée de la teneur volumique en eau dans les horizons de sol 0-30 cm, 30-100 cm et 100-300 cm en 1977 et 1978. Les points et les barres verticales représentent les valeurs mesurées et leurs intervalles de confiance à 95 %.

sance de cette partie souterraine. En effet, nous utilisons une distribution racinaire constante, estimée à la maturité de la végétation, et négligeons la période comprise entre la germination et ce stade de développement.

Ces simulations révèlent des modalités auparavant inobservables et résultant de la dynamique interne du système. Ainsi, la part de l'évaporation du sol nu dans l'évapotranspiration réelle est estimée à 24, 33, 34 et 22 % du 1<sup>er</sup> juin au 1<sup>er</sup> décembre, pour les quatre années d'observation, soit une valeur moyenne de 28 % (coefficient de variation  $CV = 0,22$ ) (tableau II). Le pourcentage est à rapprocher des 24 % estimés pour du blé d'été, par FISCHER & TURNER (1978), pour la période juin-novembre. HANKS *et al.* (1969) situent le rapport  $E/ETR$  entre 20 et 40 % pour du sorgho, de juin à octobre. La sensibilité de ce rapport aux variations du coefficient  $a$  est faible. Lorsque  $a$  passe de 6 à 10 bars le rapport  $E/ETR$  moyen augmente de 28 à 30 %. La faible sensibilité à cette caractéristique physiologique de la végétation confirme le rôle prépondérant de la distribution temporelle et de l'intensité des précipitations dans la perte d'eau par évaporation.

TABLEAU II

Bilan hydrique de la saison humide (1<sup>er</sup> juin au 1<sup>er</sup> décembre) pour les 4 années d'observations. Les valeurs d'évapotranspiration réelle, de transpiration et d'évaporation sont calculées par le modèle.

	1975	1976	1977	1978
Précipitation (mm).....	487	383	304	363
Évapotranspiration potentielle (mm) .	924	1 082	1 068	1 254
Évapotranspiration réelle (mm) .....	375	352	284	357
Transpiration (mm) .....	285	237	187	278
Évaporation à partir du sol nu (mm) ..	90	115	97	79
$E/ETR$ .....	0,24	0,33	0,34	0,22

Si nous utilisons la différence de biomasse épigée entre le moment où elle est maximale et celui où elle est minimale, dans le cycle saisonnier, comme une estimation biaisée de la production nette  $\Delta BM$  (GOUNOT & YU, 1980), nous pouvons calculer l'efficacité de l'eau pour la production végétale  $WUE$ . Définie comme le rapport de la production nette à la quantité d'eau transpirée  $TR$ , pendant la période considérée elle est de 0,83; 0,84; 0,68; et 1,16 g  $MS.(kg H_2O)^{-1}$ , de 1975 à 1978 (tableau III), soit une moyenne de 0,88 g  $MS.(kg H_2O)^{-1}$  ( $CV = 0,23$ ). Les efficacités, calculées à l'aide du même modèle, pour une steppe du sud de la Tunisie de 1971 à 1977, sont de 0,87.g  $MS.(kg H_2O)^{-1}$  ( $CV = 0,52$ ) pour le groupe aridopassif, constitué par les plantes annuelles et *Plantago albicans* L. et 1,53 g  $MS.(kg H_2O)^{-1}$  ( $CV = 0,33$ ) pour le groupe des plantes pérennes aridoactives, largement dominé par *Rhantherium suaveolens* Desf. (RAMBAL, 1980). A partir des éléments présentés dans le tableau III, nous pouvons calculer les valeurs prises par le paramètre  $m$  du modèle de DE WIT (1958) :

$$\Delta BM = m TR/E_0 = WUE.TR \quad (26)$$

$E_0$  représente l'évaporation moyenne journalière du bac d'eau libre, sur la période

prise en compte pour le calcul de  $\Delta BM$  et de  $TR$ , en  $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ . Les valeurs de  $m$  sont de 47; 54; 47 et 80  $\text{kg MS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ , soit une moyenne de 57  $\text{kg MS} \cdot \text{ha}^{-1}$  ( $CV = 0,28$ ). Au même degré que  $WUE$ ,  $m$  présente une valeur élevée en 1978.

TABLEAU III

Éléments du calcul de l'efficacité de l'eau pour la production végétale et du facteur de proportionnalité du modèle de DE WIT (1958).

Année	$\Delta BM$	$\Delta t$	$TR$	$WUE$	$E_0$	$m$
1975	1 670	90	201	0,83	5,7	47,4
1976	1 278	90	153	0,84	6,4	53,5
1977	1 058	100	156	0,68	6,9	46,8
1978	1 396	80	120	1,16	6,9	80,3

$\Delta BM$  Production nette ( $\text{kg MS} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) ( $\Delta BM = \text{Max. } BM(t) - \text{Min. } BM(t)$ ).

$\Delta t$  Intervalle de temps entre  $\text{Max. } BM(t)$  et  $\text{Min. } BM(t)$  (jours).

$TR$  Transpiration pendant  $\Delta t$  (mm).

$WUE$  Efficacité de l'eau pour la production végétale ( $\text{g MS} \cdot \text{kg H}_2\text{O}^{-1}$ ).

$E_0$  Évaporation moyenne journalière du bac d'eau libre, sur la période  $\Delta t$  ( $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ ).

$m$  Facteur de proportionnalité du modèle de DE WIT (1958) ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ ), tel que

$$\Delta BM = m TR \cdot E_0^{-1}.$$

Cette augmentation n'est pas la conséquence d'un report interannuel de réserve hydrique mais d'un développement anormalement précoce et abondant d'*Aristida stipoides* Lem., une graminée  $C_4$ . Cette dernière, ainsi que la plupart des espèces de type  $C_4$ , possède une efficacité de l'eau pour la production végétale supérieure à celle des espèces  $C_3$  (BLACK, 1971; BROWN & SIMMONS, 1979). Cependant, la faiblesse des valeurs moyennes, tant au niveau de  $WUE$  que de  $m$ , laisse présumer de la pauvreté trophique du sol. PENNING DE VRIES *et al.* (1978) estime que par l'apport de fertilisant, la production peut être multipliée par 3 à 5. Dans le cas, l'efficacité se situerait dans l'intervalle proposé par DOWNES (1969) et LUDLOW & WILSON (1972), borné inférieurement par  $1,5 \text{ g MS} \cdot (\text{kg H}_2\text{O})^{-1}$ , correspondant à l'efficacité moyenne des espèces  $C_3$ , et, supérieurement par  $3 \text{ g MS} \cdot (\text{kg H}_2\text{O})^{-1}$ , correspondant à celle des graminées  $C_4$ .  $m$  sera alors compris entre 110-140 et 200  $\text{kg MS} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ , limites relatives aux espèces  $C_3$  et  $C_4$ . Rappelons que ce bas niveau trophique est une constante des pays du Sahel. L'utilisation de l'équation de régression, proposée par LE HOUÉROU & HOSTE pour la zone sahélienne, reliant la production nette, en  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ , aux précipitations annuelles  $P$ , en millimètres :

$$\Delta BM = 2,58 P + 105$$

nous conduit à des évaluations qui sous-estiment la production nette de 20 % en moyenne.

En ce qui concerne la simulation de l'évolution de la biomasse épigée, les valeurs calculées se situent généralement dans l'intervalle de confiance à 95 % des obser-

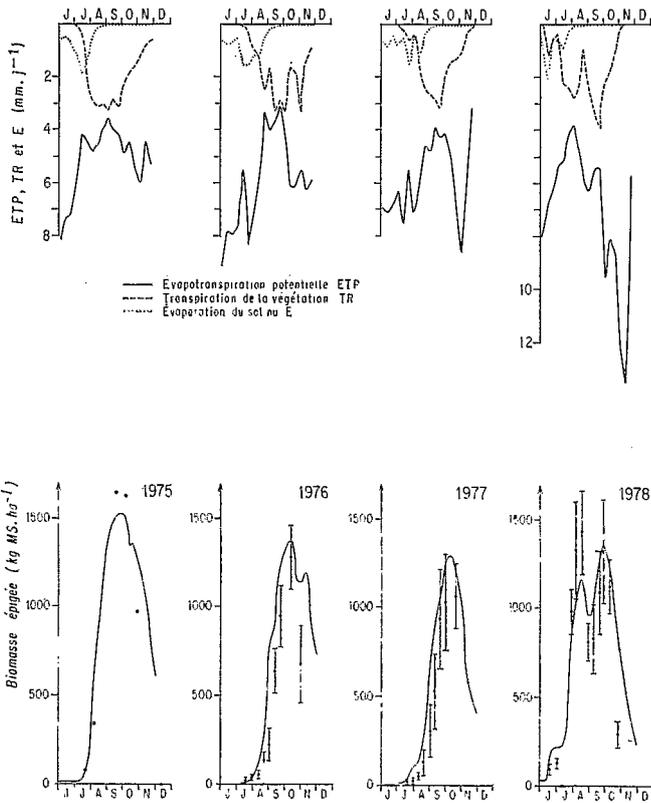


FIG. 7. — Évolution simulée de la transpiration, de l'évaporation et de la biomasse épigée de 1975 à 1978. Les points et les barres verticales représentent les valeurs mesurées de biomasse et leurs intervalles de confiance à 95 %. En 1975, les données de BILLE (1977) n'ont pas d'estimation de leur intervalle de confiance. L'évapotranspiration potentielle est également figurée.

vations (fig. 7). Ces simulations appellent deux commentaires relatifs à la qualité des hypothèses émises lors de la construction du bloc dynamique CARBON. La première insuffisance conduit à une mauvaise reproduction de la phase décroissante de l'évolution de la biomasse épigée, elle s'explique par le haut degré de simplification de la partie relative à la respiration à l'obscurité et à la sénescence. La seconde concerne le déphasage entre les phases ascendantes simulées et observées. Ce déphasage peut atteindre une quinzaine de jours, il est la conséquence d'une initialisation insuffisante du modèle en début de simulation. Cette initialisation serait améliorée par la prise en compte du processus de germination et de la dynamique racinaire associée. Les valeurs numériques des coefficients de calage qui ont conduit à ces simulations sont de respectivement  $0,858 \cdot 10^{-3} \text{ mg MS. Joule}^{-1}$  pour la photosynthèse nette par unité d'énergie rayonnante  $b$  et un taux de respiration sénescence de  $0,035 \text{ jour}^{-1}$ . Les valeurs correspondantes de  $b$ , obtenues lors de l'identification du modèle dans le sud tunisien sont de  $0,568 \cdot 10^{-3}$  et  $0,554 \cdot 10^{-3}$  pour les aridopassives et les aridoactives. Une telle différence dans le taux de photosynthèse par unité d'énergie rayonnante,

favorable à la végétation sahélienne, s'explique par sa composition floristique. Si l'on fait l'hypothèse que ce taux est voisin de  $0,56 \cdot 10^{-3}$  pour les espèces  $C_3$  et que la végétation est composée, en moyenne, de 57 % de  $C_4$ , nous obtenons un taux de  $1,08 \cdot 10^{-3}$  pour les espèces  $C_4$  de ce groupement. Le rapport entre ces 2 valeurs est conforme aux résultats de LUDLOW & WILSON (1972) et de SINGH *et al.* (1974). Cette capacité de rendement de la conversion photosynthétique du rayonnement n'est plus apparente au niveau de la production végétale, et par conséquent au niveau de l'efficacité de l'eau, car le taux de respiration-sénescence est ici de  $0,035 \text{ j}^{-1}$ . Le taux n'est que de 0,009 et 0,0103 pour les groupes aridopassifs et aridoactifs du sud tunisien. Cette différence s'explique par le rôle de la température dans le coût de la maintenance. Le coût est plus faible pour des températures basses. L'existence d'un  $Q_{10}$  de l'ordre de 2 explique, en valeurs relatives, ces taux. Les températures moyennes journalières pendant la croissance sont de respectivement  $12^\circ \text{C}$  et  $18^\circ \text{C}$  pour les aridopassives et les aridoactives du sud tunisien. Cette température atteint  $30^\circ \text{C}$  pour le groupement étudié.

L'ensemble de ces résultats va dans le sens de l'hypothèse émise par EVENARI *et al.* (1975) et reprise par FISCHER & TURNER (1978). Ces auteurs suggèrent que, toutes choses égales par ailleurs, c'est-à-dire compte tenu des pertes d'eau par évaporation du sol nu et des différences  $C_3$ - $C_4$ , l'efficacité de l'eau pour la production végétale n'est pas largement affectée par le type biologique et est probablement très stable à l'intérieur d'un même type. Cette hypothèse implique l'indépendance de l'efficacité et de la transpiration. Elle contredit l'idée largement répandue que les xérophytes équilibrent leur économie d'eau aux dépens de la productivité, c'est-à-dire qu'un accroissement d'efficacité se traduit par une diminution de la productivité et par conséquent de la transpiration (éq. (26)). Or, si une fermeture des stomates consécutives à un déficit de saturation de l'air élevé est défavorable à une forte efficacité instantanée, sur un pas de temps journalier, des régulations de la transpiration peuvent conduire, dans certains cas, à une augmentation de l'efficacité (COWAN & FARQUHAR, 1977). De ce fait, il n'y a semble-t-il aucune raison, qu'à l'échelle de la période de croissance, l'augmentation de  $WUE$  affecte la transpiration. Ainsi, ce conflit sous-jacent entre économie d'eau et productivité fait oublier une réalité essentielle : l'eau non transpirée est perdue en terme de productivité. Un comportement prodigue se justifie car il permet d'accroître conjointement  $TR$ , en réduisant les pertes par évaporation, et  $WUE$ , la pousse s'effectuant généralement pendant la période où le déficit de saturation de l'air est faible (COHEN, 1970). Un tel raisonnement fait référence à une stratégie qui favorise la productivité, au détriment de stratégies qui garantissent le bon déroulement de la reproduction.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions BERGER A., ESCARRE J., LEPART J. et ROY J., pour leurs commentaires.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR-MARTIN J. & RAMBAL S., 1979. — Identification of an ecological model by non linear filtering: application to a simplified model of plant growth in arid region. I. F. I. P. Working Conference on Simulation and the Environment, Bangor, U. K., 18-20 septembre 1979, 35 p. ronéo.
- AUBREVILLE A., 1949. — *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Soc. Ed. Géogr. Maritimes et Coloniales, Paris, 351 p.

- BEGG J. E. & TURNER N. C., 1976. — Crop water deficits. *Advances in agronomy*, **28**, 161-217.
- BILLE J. C., 1977. — Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. Travaux et Doc. O. R. S. T. O. M., Paris, 82 p. + 1 carte.
- BLACK C. C., 1971. — Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. *Adv. Ecol. Res.*, **7**, 87-114.
- BROWN R. H. & SIMMONS R. E., 1979. — Photosynthesis of grass species differing in CO<sub>2</sub> fixation pathways. I. Water use efficiency. *Crop Sci.*, **19**, 375-379.
- BYRNE G. F., 1973. — An approach to growth curve analysis. *Agric. Meteorol.*, **11**, 161-168.
- CAMPBELL G. S. & HARRIS G. A., 1977. — Water relations and water use patterns for *Artemisia tridentata* Nutt. in wet and dry years. *Ecology*, **58**, 652-659.
- COHEN D., 1970. — The expected efficiency of water utilization in plants under different competition and selection regime. *Isr. J. Bot.*, **19**, 50-54.
- CORNET A., 1980. — Observations sur la capacité de rétention, ses relations avec les valeurs de potentiel et la texture des sols sableux du Nord Sénégal. *Cah. O. R. S. T. O. M. Sér. Biol.*, **42**, 53-59.
- CORNET A., 1981 a. — *Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal*. Thèse Docteur-Ingénieur, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 353 p.
- CORNET A., 1981 b. — Mesure de biomasse et détermination de la production nette aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux de la zone sahélienne au Sénégal. *Acta Oecologica, Ecol. Plant.*, **2** (16), 251-266.
- COWAN I. R. & FARQUHAR G. D., 1977. — Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **31**, 471-505.
- DE WIT C. T., 1958. — Transpiration and crop yields. *Versl. Landbouwk Onderz.*, **64**, 6, 1-88.
- DE WIT C. T., 1965. — Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Res. Rep.*, Wageningen, Pudoc, 57 p.
- DOWNES R. W., 1969. — Differences in transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. *Planta*, **88**, 262-273.
- EVENARI M., SCHULZE E. D., KAPPEN L., BUSCHBOM U. & LANGE O. L., 1975. — Adaptive mechanisms in desert plants. In: *Physiological Adaptation to the Environment*, VERNBERG F. J., ed., 111-129, New York, Intext Educ. Publishers.
- FISHER R. A. & TURNER N. C., 1978. — Plant productivity in the arid and semi-arid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **29**, 277-317.
- FLORET Ch., PONTANIER R. & RAMBAL S., 1982. — Measurement and modelling of primary production and water use in a south tunisian steppe. *J. Arid. Environ.*, **5**, 77-90.
- GAASTRA P., 1959. — Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landb. hogesch.*, **59**, 13, 1-68.
- GOUNOT M. & YU O., 1980. — Recherches sur l'évaluation de la productivité primaire épigée des graminées prairiales. *Acta Oecologia, Ecol. Plant.*, **15**, 81-102.
- HANKS R. J., GARDNER W. R. & FLORIAN R. L., 1969. — Plant growth evapotranspiration relations for several crops in the central Great Plains. *Agron. J.*, **61**, 30-34.
- IDSO S. B., REGINATO R. J., JACKSON R. D., KIMBALL B. A. & NAKAYAMA F. S., 1974. — The three stages of drying of a field soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **38**, 831-836.
- JONES H. G., 1976. — Crop characteristics and the ratio between assimilation and transpiration. *J. Appl. Ecol.*, **13**, 605-622.
- KÖRNER Ch., SCHEEL J. A. & BAUER H., 1979. — Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, **13**, 45-82.
- LE HOUÉROU H. N. & HOSTE C. H., 1977. — Rangeland production and annual rainfall relations in the mediterranean basin and in the african sahel-soudanian zone. *J. Range Manag.*, **30**, 181-198.
- LUDLOW M. M. & WILSON G. L., 1972. — Photosynthesis of tropical pasture plants. IV. Basis and consequences of differences between grasses and legumes. *Aust. J. Biol. Sci.*, **25**, 1133-1145.
- MCCREE K. J., 1970. — An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: *Prediction and Measurement of photosynthetic productivity*, SETLIK I., ed., Wageningen, Pudoc.
- NEWMAN E. I., 1969 a. — Resistance to water flow in soil and plant. I. Soil resistance in relation to amounts of root: Theoretical estimates. *J. Appl. Ecol.*, **6**, 1-12.

- NEWMAN E. I., 1969 *b.* — Resistance to water flow in soil and plant. II. A review of experimental evidence of the rhizosphere resistance. *J. Appl. Ecol.*, **6**, 261-272.
- O'NEILL R. V., 1979. — Transmutations across hierarchical levels. In: *Systems Analysis of Ecosystems*, INNIS G. S. & O'NEILL R. V., eds., Statistical Ecology Series, **9**, 59-78.
- PENNING DE VRIES F. W. T., KRUL J. M. & VAN KEULEN H., 1978. — Productivity of Sahelian rene-gelands in relation to the availability of nitrogen and phosphorus from the soil. Workshop « Nitrogen cycling in west African ecosystems », I. I. T. A., Ibadan, Nigeria, 11-15 décembre 1978, 26 p.
- RAMBAL S., 1980. — *Modélisation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une steppe à Rhantherium suaveolens Desf. de la zone aride sud Tunisienne*. Thèse Docteur-Ingénieur, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 188 p.
- RAMBAL S., ROMANE F. & AGUILAR-MARTIN J., 1977. — Modélisation de la production de biomasse végétale de la steppe sud tunisienne par une méthode globale d'estimation des paramètres et par filtrage non linéaire. In: *Modélisation et maîtrise des systèmes techniques, économiques et sociaux*. Actes Congrès A. F. C. E. T., tome **1**, Hommes et Techniques, éd., 536-549.
- RIOU C., 1975. — La détermination pratique de l'évaporation. Application à l'Afrique Centrale. Mém. O. R. S. T. O. M., **80**, 236 p.
- RITCHIE J. T., 1972. — A model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. *Water Resour. Res.*, **8**, 1204-1213.
- SAUGIER B., 1974. — *Transport de CO<sub>2</sub> et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère*. Thèse Docteur d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 156 p. + annexes.
- SINCLAIR T. R., BINGHAM G. E., LEMON E. R. & ALLEN L. H. J. R., 1975. — Water use efficiency of field-grown maize during moisture stress. *Plant. Physiol.*, **56**, 245-249.
- SINGH M., OGREN W. L. & WIDHOLM J. M., 1974. — Photosynthetic characteristics of several C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plant species grown under different light intensities. *Crop Sci.*, **14**, 563-566.
- SZEICZ G., 1974. — Solar radiation for plant growth. *J. Appl. Ecol.*, **11**, 617-636.
- THOM A. S., THONY J. L. & VAUCLIN M., 1981. — On the proper employment of evaporation pans and atmometers in estimating potential transpiration. *Quart. J. R. Met. Soc.*, **107**, 711-736.
- VACHAUD D., DANCETTE C., SONKO S. & THONY J. L., 1978. — Méthode de caractérisation hydro-dynamique *in situ* d'un sol non saturé. Application à deux types de sol du Sénégal en vue de la détermination des termes du bilan hydrique. *Ann. Agro.*, **29**, 1-36.
- VACHAUD G., VAUCLIN M. & COLOMBANI J., 1981. — Bilan hydrique dans le sud tunisien. I. Caractérisation expérimentale des transferts dans la zone non saturée. *J. Hydrol.*, **49**, 31-52.
- VAN BAVEL C. H. M., 1967. — Changes in canopy resistance to water loss from alfalfa induced by soil water depletion. *Agric. Meteorol.*, **4**, 165-176.
- VAN DER HONERT T. H., 1948. — Water transport in plants as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.*, **3**, 146-153.
- VAN KEULEN H., 1975. — *Simulation of water use and herbage growth in arid regions*. Simulation monographs, Wageningen, Pudoc, 176 p.