

MODÉLISATION DE LA CONDUCTANCE STOMATIQUE DE COUVERTS VÉGÉTAUX SAHÉLIENS - SITE CENTRAL-OUEST, HAPEX-SAHEL 1992

A. BÉGUÉ¹, N.P. HANAN¹, S.D. PRINCE¹

RÉSUMÉ

L'ouverture stomatique répond à des facteurs physiologiques et des facteurs du milieu environnant. Les mécanismes de régulation sont encore mal connus, en particulier pour les couverts végétaux sahéliens. Dans cette étude nous cherchons à analyser l'influence du climat local et du type de végétation sur la conductance stomatique dans le contexte de l'étude des stress sur l'activité photosynthétique.

La conductance stomatique de divers composants végétaux a été mesurée sur le site central-ouest d'Hapex-Sahel, pendant la deuxième moitié de la saison des pluies (1992). Des mesures ont été faites sur des arbustes (*Guiera senegalensis*), sur le mil, et sur les principales espèces de la strate herbacée. Les variables environnementales ont été extraites de la base de données Hapex-Sahel.

Un modèle de conductance stomatique a été utilisé. Ce modèle relie la conductance stomatique réelle à une valeur « non stressée » contrôlée par le rayonnement photosynthétiquement actif incident, limitée par une série de fonctions de stress multiplicatives des effets de la température, de l'humidité de l'air et du sol. Ce modèle a été calé sur nos données afin d'estimer les paramètres des fonctions de stress et de comparer ces paramètres pour différentes espèces et périodes.

¹Département de Géographie, Université du Maryland, College Park, MD 20782, USA.

Adresse de correspondance : CIRAD/CA, Maison de la télédétection, 500 Av. J.F. Breton, 34093 Montpellier, France.

INTRODUCTION

Les stomates ont un rôle central dans la régulation des échanges de vapeur d'eau et de CO₂ entre les plantes et l'atmosphère. Leur ouverture et fermeture répondent à des facteurs physiologiques et des facteurs du milieu environnant. Comme il existe une relation étroite entre le flux de CO₂ et le taux auquel il est fixé sous forme de carbohydrates (McMURTRIE, 1993), les facteurs contrôlant la conductance stomatique contrôlent aussi la photosynthèse et, *in fine*, la production primaire nette. De même, comme il existe une relation étroite entre le flux de H₂O et la transpiration, les facteurs de contrôle interviendront également dans le bilan d'énergie.

En zone aride et semi-aride, on peut s'attendre à ce que la conductance stomatique, et donc la production végétale, soit étroitement dépendante des conditions environnementales affectant le rapport entre l'apport et la perte d'eau des plantes (état hydrique du sol, température, humidité de l'air...). En effet, lorsque la transpiration excède les apports hydriques au niveau des feuilles, le potentiel hydrique foliaire diminue, entraînant une baisse de la turgescence et donc la fermeture des stomates. Ce schéma « simpliste » est remis en question depuis quelques années devant la mise en évidence du rôle des hormones sur la réponse des stomates au stress hydrique. Malheureusement, les connaissances en ce domaine sont incomplètes, et la communauté scientifique continue d'utiliser des modèles semi-empiriques simples formalisant la conductance comme le produit d'une conductance maximale pondérée par des fonctions de stress du milieu environnant.

Dans le cadre du projet « Modélisation de la production primaire nette en zone Sahélienne à l'aide de données de télédétection » (PRINCE *et al.*, 1992), une étude sur les facteurs de contrôle de la conductance stomatique a été menée en 1992 sur le site central-ouest de l'expérimentation Hapex-Sahel (GOUTORBE *et al.*, 1994). Dans ce papier sont présentés les données, les résultats de la modélisation, et les fonctions de réponse de la conductance stomatique aux facteurs environnementaux sont discutés.

MODÉLISATION DE LA CONDUCTANCE STOMATIQUE

FORME GÉNÉRALE DU MODÈLE

La majorité des mécanismes contrôlant la conductance stomatique sont encore mal connus (facteurs hormonaux, réponse à l'humidité...). Ainsi, seuls des modèles empiriques ou semi-empiriques exprimant la conductance stomatique g

en fonction des facteurs du milieu ont été mis au point jusqu'à présent. Ces modèles (JARVIS, 1976 ; JONES, 1983; WINKEL et RAMBAL, 1990) ont une forme multiplicative

$$g = g_{min} + g^*(PAR) f(T) f(D) f(q)$$

RÉPONSE À L'ÉCLAIREMENT

Des travaux expérimentaux ont montré qu'il existait une relation entre la teneur en CO₂ dans les espaces intercellulaires et le fonctionnement stomatique. Ainsi, d'après RASCHKE (1975), lorsque la lumière augmente, le prélèvement de CO₂ dans le milieu intercellulaire par la photosynthèse augmente et les stomates s'ouvrent, permettant un apport supplémentaire de CO₂.

La réponse stomatique à l'éclairement peut être modélisée à l'aide d'une fonction à deux paramètres, qui sature pour de forts éclaircements :

$$g^*(PAR) = (a_1 PAR) / (a_2 + PAR)$$

où a_1 représente la conductance maximale et a_2 est un paramètre exprimant la vitesse de saturation avec l'éclairement.

LES FONCTIONS DE STRESS

RÉPONSE À LA TEMPÉRATURE

L'effet de la température est difficile à séparer de celui de l'humidité. Cependant il est généralement accepté que la conductance stomatique atteint un maximum pour une température optimale variable selon les espèces. Pour rendre compte d'une dissymétrie entre les réponses avant l'optimum et après l'optimum de température, la courbe de réponse suivante est proposée (JARVIS, 1976) :

$$f(T) = (T - a_3) (a_4 - T)^b / (a_5 - a_3) (a_4 - a_5)^b$$

où a_3 , a_4 et a_5 sont les températures minimales, maximales et optimales du fonctionnement stomatique, et :

$$b = (a_4 - a_5) (a_5 - a_3)$$

RÉPONSE AU DÉFICIT DE SATURATION

La fermeture des stomates en réponse à l'augmentation du déficit de saturation D peut être décrite par une fonction curvilinéaire :

$$f(D) = 1 / (1 + (a_6 D))$$

RÉPONSE À LA DISPONIBILITÉ HYDRIQUE DU SOL

L'assèchement du sol entraîne une diminution de la conductance stomatique soit par son influence sur le potentiel foliaire, soit par des variations hormonales produites par les racines en réponse au dessèchement du sol. Cette diminution peut être décrite par :

$$f(q) = 1 - \exp(-a_7 q)$$

EXPÉRIMENTATION HAPEX-SAHEL

LES DONNÉES

LA CONDUCTANCE STOMATIQUE

La conductance stomatique a été mesurée avec un poromètre Delta T Mark II, sur les espèces majoritaires du site central-ouest d'Hapex-Sahel 1992 (13°31'N ; 2°33'E). Chaque point de mesure faisait l'objet de trois répétitions. La position azimutale des feuilles ainsi que la présence d'ombrage n'ont pas été prises en compte lors du protocole d'échantillonnage. Des séries de mesures étaient faites toutes les 1 ou 2 heures au cours de la journée.

Les séries de mesures sur *Guiera senegalensis* étaient faites sur douze arbustes sélectionnés et marqués le long de deux transects sur les sites de savane et de savane dégradée. Pour chaque série de mesures, la conductance stomatique était mesurée sur des feuilles en position haute, moyenne et basse sur l'arbre.

Les mesures de la strate herbacée sur le site de savane étaient faites de façon aléatoire sur des graminées (*Digitaria gayana*, *Dactyloctenium aegyptium*) et sur *Mitracarpus scaber*, proches des arbres sélectionnés. Des espèces majoritaires telles que *Aristida stipoides* ou *Ctenium elegans* n'ont pu faire l'objet de mesures en raison de l'étroitesse des feuilles.

Sur mil (*Penisetum glaucum*) les mesures étaient faites à 3 niveaux (feuilles du haut, du milieu, du bas) sur une douzaine de poquets pris aléatoirement sur le site.

Les mesures ont été acquises dès le début du mois de juillet, mais jusqu'à présent uniquement une douzaine de journées de mesures correspondant à la période d'observations intensives d'Hapex (mi-août à mi-octobre) ont été traitées pour chaque site. Les mesures sur *Guiera* ont été prolongées jusqu'en décembre 1992.

Les mesures de conductance stomatique nécessitent un étalonnage fréquent et minutieux de l'appareil de mesures car les mesures sont affectées par l'humidité ambiante et la température. Ainsi, le poromètre était étalonné régulièrement avant et après chaque série de mesures, en mesurant une plaque de résistance connue.

LES DONNÉES ENVIRONNEMENTALES

Le PAR incident a été mesuré au pas de temps de 10 mn. La température de l'air et le déficit de saturation ont été mesurés à 0,66 m, 1,47 m, et 2,6 m (base de données Hapex-Sahel, De Bruin 1992). Les valeurs des profils d'humidité du sol (base de données Hapex-Sahel, Sticker 1992) ont été pondérées en fonction du profil de densité des racines, afin de donner un meilleur indicateur de la disponibilité hydrique du sol.

La mise en commun des données environnementales et des mesures de conductance est un travail laborieux en raison des différents pas de temps de mesures. À ce jour, cette mise en phase n'est pas terminée pour le site mil, et les données environnementales (température et déficit de saturation) utilisées pour cette espèce sont celles du site central-est (base de données Hapex-Sahel, Monteny 1992) situé à 15 km à l'est du site central-ouest.

LES FONCTIONS DE STRESS

CALCUL DE LA CONDUCTANCE DU COUVERT VÉGÉTAL

En toute rigueur la conductance du couvert végétal devrait être calculée par intégration des réponses des feuilles en tenant compte des variations d'éclairement, des conditions microclimatiques et des propriétés intrinsèques des feuilles dans le couvert végétal. Dans cette étude, nous calculons une conductance de surface qui est équivalente à la conductance moyenne des feuilles. Seules les variations d'éclairement à l'intérieur du couvert sont prises en compte en utilisant la fraction du rayonnement PAR qui est intercepté par unité de surface foliaire (IPAR). La fraction d'interception des différents couverts végétaux a été calculée à l'aide de modèles de transfert radiatif (BÉGUÉ *et al.*, 1994).

DÉTERMINATION DES PARAMÈTRES DU MODÈLE

Rappelons ici la forme générale du modèle :

$$g_s = a_0 + g^*(a_1, a_2, IPAR) f(a_3, a_4, a_5, T) f(a_6, D) f(a_7, q)$$

où g_s est la conductance de surface et a_i représentent les paramètres du modèle.

Les paramètres du modèle ont été estimés à l'aide d'une procédure d'ajustement non linéaire par minimisation de la moyenne des carrés entre mesures et valeurs modélisées.

En réalité, devant la complexité du modèle, et surtout devant le nombre important de paramètres à estimer, le modèle dans son intégralité et plusieurs versions simplifiées (une ou plusieurs fonctions de stress ont été éliminées, paramètres forcés...) ont été testés. C'est essentiellement la fonction « température » qui pose des problèmes de convergence ou de cohérence des paramètres estimés. Nous ne présenterons ici que le modèle qui donne le meilleur écart-type résiduel, et qui est de la forme :

$$g_s = a_0 + ((a_1, IPAR) / (a_2 + IPAR)) (1 / (1 + (a_6, D))) (1 - \exp(a_7, q))$$

Les valeurs des paramètres pour les différentes espèces sont données en tableau 1.

Tableau 1

Valeurs des paramètres du modèle obtenues par ajustement non linéaire, nombre d'observations et écart-type résiduel

	a_0 (mm/s)	a_1 (mm/s)	a_2 (W/m ²)	a_6 (mbar ⁻¹)	a_7	n	σ
Guiera	1,56	15,61	21,40	0,026	-19,1	111	2,8
Graminées	0,52	6,80	115,70	0,022	-42,34	87	0,9
Mitracarpus	2,00	31,26	9,06	0,093	-22,06	82	5,0
Millet	0,56	14,42	112,40	0,032	-76,67	39	1,3

La difficulté à mettre en évidence une réponse à la température semble être un problème courant (KAUFMANN, 1982 ; OLIOSO, 1992). D'une part, il existe une très forte corrélation entre la température et le déficit de saturation (tableau 2), et d'autre part, la plage optimale de température pour le fonctionnement foliaire est souvent large dans les conditions naturelles et l'intervalle de variation de la température de notre jeu de données est relativement limité (de 24° à 36° C).

Tableau 2

Coefficient de corrélation entre les variables environnementales

	IPAR	T	D	S
IPAR	1			
T	0.44	1		
D	0.33	0.95	1	
S	0.24	-0.28	-0.33	1

L'adéquation entre les mesures et le modèle est représentée en figure 1. La dispersion est surtout importante pour les valeurs élevées de conductance stomatique (supérieures à 10 mm/s). Cette dispersion est vraisemblablement liée à l'appareil de mesures qui ne peut mesurer de fortes valeurs de conductance avec précision. Pour le *Guiera*, on observe une tendance du modèle à sous estimer les valeurs les plus fortes, alors que pour le *Mitracarpus* les valeurs faibles sont plutôt surestimées. L'accord du modèle aux données est malgré tout assez bon.

Les courbes de réponse aux variables environnementales sont présentées pour le *Guiera* en figure 2. Sur chaque graphe la majorité des points expérimentaux se situe en dessous des courbes de réponse, chaque mesure subissant les effets de chacune des variables et les courbes ne représentant les effets que d'une seule.

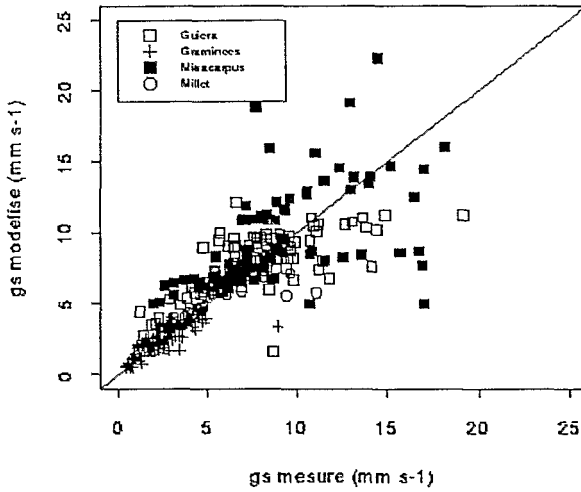


Figure 1 :
 Comparaison des valeurs mesurées et modélisées de la conductance stomatique.

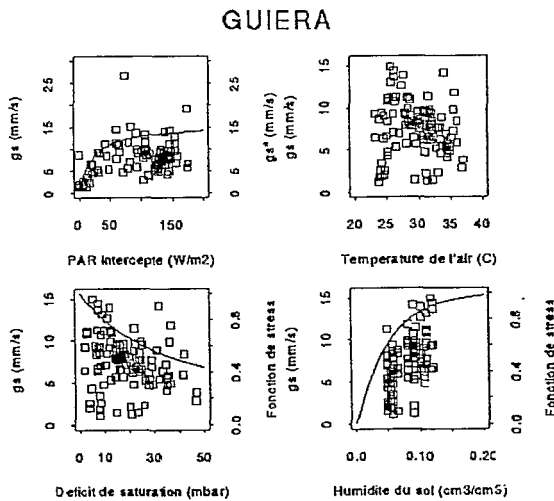


Figure 2 :
 Courbes de réponse de la conductance stomatique à différentes variables environnementales. Les points représentent les mesures et les courbes représentent la fonction g^* et les fonctions de stress obtenues par ajustement non linéaire.

DISCUSSION

Parmi les espèces annuelles, les plantes de type C_4 (herbacées et mil) ont une conductance plus faible que les plantes C_3 tel que le *Mitracarpus* (tableau 1, paramètres a_1). Ceci s'explique par la physiologie des plantes en C_4 qui leur confère une meilleure efficacité d'utilisation du CO_2 . Cette caractéristique se traduit par un meilleur contrôle de l'eau comme l'indiquent les fonctions de stress de la figure 3. En effet, les graminées de type C_4 sont moins sensibles que les C_3 au déficit de saturation et aux disponibilités hydriques du sol. Le cas du mil est cependant un peu particulier. Sélectionné pour sa croissance rapide, sa conductance est plus élevée que celle des graminées, et il est plus sensible au déficit de saturation. Par contre l'humidité du sol n'affecte pratiquement pas l'ouverture des stomates peut-être à cause de son bon développement racinaire qui permet une extraction de l'eau sur un large volume de terre. Les résultats concernant le mil restent toutefois à considérer avec prudence, tant que les variables climatiques du site central-ouest concernant ce site n'auront pas été traitées.

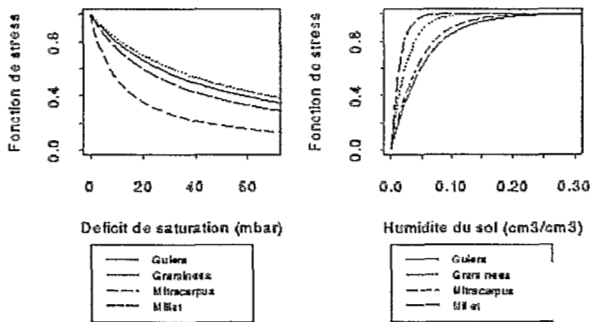


Figure 3 :

Comparaison des fonctions de stress des différentes espèces étudiées.

Lorsque l'on compare les plantes C_3 entre elles, la plante pérenne (*Guiera*) a une conductance stomatique plus faible que l'annuelle (*Mitracarpus*). Le *Mitracarpus* répond fortement à des déficits de saturation faibles, ce qui n'est pas le cas du *Guiera*. Par contre, *Guiera* et *Mitracarpus* sont également sensibles à l'humidité du sol.

Lorsque l'on s'intéresse à l'évolution saisonnière des valeurs de la fonction de stress (figure 4), on constate que quelque soient les espèces, le stress dû à la disponibilité hydrique du sol augmente à partir du jour 260. Ceci correspond à environ deux semaines après les dernières pluies du site central-ouest. Ce phénomène est particulièrement marqué pour le *Mitracarpus*. La réponse au déficit de saturation est moins nette en raison de la variabilité des valeurs de la fonction de stress. Sur la période de mesures considérée, le niveau du stress est déterminé à la fois par D et q , mais les variations saisonnières sont essentiellement dues aux disponibilités hydriques du sol.

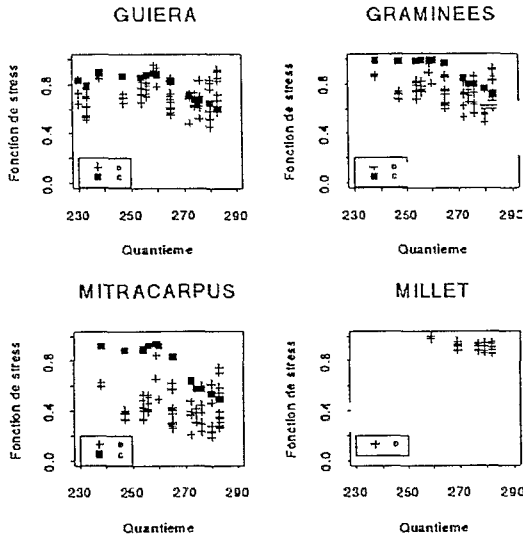


Figure 4 :
Évolution saisonnière des fonctions de stress dû au déficit de saturation et à l'humidité du sol.

La variabilité de la fonction de stress au cours de la journée (figure 5) est due uniquement aux variations de déficits de saturation, l'humidité du sol étant considérée constante au cours de la journée. Le stress augmente au cours de la journée pour atteindre un maximum dans le courant de l'après-midi. En fin de journée, ce stress diminue légèrement, en liaison avec la baisse du déficit de saturation.

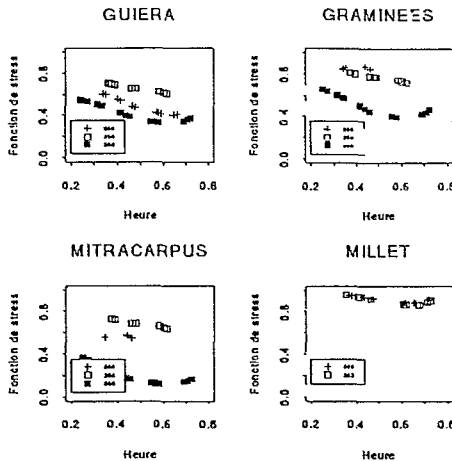


Figure 5 :
Évolution journalière des fonctions de stress (dû au déficit de saturation et à l'humidité du sol).

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Bien que seules les mesures de conductance stomatique acquises durant la période d'observations intensives d'Hapex aient été dépouillées, et que certaines variables environnementales restent encore à traiter (cas du mil), la modélisation de la conductance stomatique de quatre espèces sahéliennes a donné de bons résultats et a permis l'établissement de fonctions de stress aux variables environnementales. L'importance de variables telles que le déficit de saturation et la disponibilité hydrique du sol a pu être soulignée, alors qu'un effet de la température de l'air n'a pu être mis en évidence. De même, sont apparues des différences de conductance stomatique « non stressée » et de sensibilité au stress entre les espèces en C_3 et C_4 , et entre plantes pérennes et annuelles.

Le dépouillement de l'ensemble des mesures permettra d'affiner ces résultats grâce à une gamme plus importante de valeurs des variables environnementales, et fera peut-être apparaître une variabilité phénologique de sensibilité au stress.

Ces fonctions de stress pourront par la suite être intégrées dans des modèles de flux ou de production primaire. Dans ce dernier cas, leur intégration pourrait se faire par multiplication de l'efficacité de conversion de la plante considérée (matière sèche produite par quantité d'énergie absorbée) qui est liée à la physiologie de la plante.

BIBLIOGRAPHIE

- BÉGUÉ A., HANAN N.P., PRINCE S.D., ROUJEAN J.L., 1994. Shortwave radiation budget of Sahelian vegetation during Hapex-Sahel - 2. Radiative transfer models. Soumis à Agric. For. Meteorol..
- GOUTORBE J.P., LEBEL T., TINGA A., BESSEMOULIN P., BROUWER J., DOLMAN A.J., ENGMAN E.T., GASH J.H.C., HOEPFFNER M., KABAT P., KERR Y.H., MONTENY B., PRINCE S.D., SAID F., SELLERS P., WALLACE J.S., 1994. Hapex-Sahel : a large-scale study of land-atmosphere interactions in the semi-arid tropics. *Ann. Geophysicae*, 12 : 53-64.
- JARVIS P.G., 1976. The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, 273 : 593-610.
- JONES H.G., 1983. Plant and the microclimate. Cambridge University Press.
- KAUFMANN M.R., 1982. Evaluation of season, temperature, and water stress effects on stomata using a leaf conductance model. *Plant Physiol.*, 69 : 1023-1026.
- KORNER C., SCHEEL J.A., BAUER H., 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13 : 45-82.
- McMURTRIE R.E., 1993. Modeling of carbon and water balances. in *Photosynthesis and production in a changing environment*, London, Chapman and Hall, p 220-231.
- MONTEITH J.L., 1973. Principles of environmental physics; Arnold, London, 241 p.
- OLIOSO A., 1992. Simulation des échanges d'énergie et de masse d'un couvert végétal, dans le but de relier la transpiration et la photosynthèse aux mesures de réflectance et de température de surface. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 254 p.

- PRINCE S.D., HANAN N.P., BÉGUÉ A., 1992. Remote sensing of vegetation production in the Sahel. Science plan of Hapex-Sahel.
- RASHKE K., 1975. Stomatal action. *An. Rev. Plant Physiol.*, 26 : 309-340.
- WINKEL T., RAMBAL S., 1990. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a Mediterranean environment. *Agric. For. Meteorol.*, 51 : 107-122.