

E L E M E N T S  
D'ECOPHYSIOLOGIE

---

Jérzy NIZINSKI et Dominique MORAND

1991

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE

POUR LE DEVELOPPEMENT EN COOPERATION

— CENTRE DE DAKAR-HANN —



O.R.S.T.O.M.

---

Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en  
Coopération

ELEMENTS D'ECOPHYSIOLOGIE

---

1991

Jerzy NIZINSKI et Dominique MORAND

Laboratoire d'Ecologie Végétale  
ORSTOM  
B P 1386  
Dakar-Sénégal

## TABLE DES MATIERES

1	Approche generale de l'ecophysiologie	3
2	Methode d'etudes de la production primaire	4
2 1	Approche generale de la croissance	4
2 2	Croissance - repartition des assimilats-photosynthese un exemple des differences existant entre genotypes, le cas des genotypes adaptes aux milieux "pauvres" et ceux adaptes aux milieux "riches" en azote mineral	5
2 3	Approche generale de la photosynthese	6
	a) Photosynthese brute	6
	b) Respiration	6
	c) Photorespiration	7
2.4.	Photosynthese a l'echelle d'une feuille	7
2 5.	Photosynthese a l'echelle du couvert	8
2.6	Mesures de photosynthese	9
3.	Bilan hydrique parcellaire	11
3 1	Equation du bilan hydrique	12
3 2	Methode de Penman-Monteith	13
	a) Flux d'eau liquide - flux conservatif	13
	b) Flux d'eau liquide - flux non-conservatif	14
	c) Flux de vapeur d'eau	14
3 3.	Dispositif experimental des mesures du bilan d'eau	15
	a) Retention en eau du sol	15
	b) Precipitations incidentes, precipitations au sol, interception, l'ecoulement le long des troncs	16
	c) Evapotranspiration potentielle	16
	d) Acquisition des donnees	17
	e) Potentiel hydrique foliaire	17
	f) Potentiel hydrique du sol	18
	g) Resistance stomatique	18
4.	Bilan d'energie radiative parcellaire	18
4 1.	Equation du bilan d'energie radiative parcellaire	19
4 2	Bilan thermique du rayonnement net	20
5.	References bibliographiques	21
5 1	References citees dans le fascicule	21
5 2	References generales pouvant etre consultees	21
5 3	Periodiques avec articles d'ecophysiologie pouvant etre consultes	22

## 1 APPROCHE GENERALE

Tout probleme pose a l'ecophysiologiste doit se comprendre dans l'entite biophysique qu'est le systeme sol-plante-atmosphere. L'ecophysiologiste-agronome-forestier travaillera donc au niveau de la parcelle occupee par une communaute vegetale, avec comme optique essentielle l'etude de la production vegetale en relation avec les facteurs climatiques et pedologiques.

La production d'un couvert vegetal donne est determinee  
 1<sup>er</sup>) par le programme genetique des especes constituant le couvert,  
 2<sup>eme</sup>) par les facteurs du milieu qui agissent sur la vitesse d'exécution du programme de façon continue (ex la temperature) ou de façon discontinue (ex la photoperiode).

Ajoutons que la productivite d'un ecosysteme est presque toujours limitee par les ressources du milieu (eau, ions mineraux, CO<sub>2</sub>, lumiere) au moins à certaines periodes dans le temps.

Les etudes d'ecophysiologie peuvent avoir soit un caractere descriptif (recherche des correlations entre les facteurs climatiques et la production vegetale) soit un caractere analytique (recherche de relations de causalité entre differentes phenomenes, d'etude des mecanismes physiques, conception de modèles mecanistes).

Les differents niveaux d'etude dans l'espace dependent des moyens mis en oeuvre theoriquement, dans toute etude analytique on pourra travailler des niveaux les plus integres (plante entiere, couvert vegetal) jusqu'aux niveaux les plus reduits (metabolisme du carbone).

L'échelle de temps de ces etudes dependra

1<sup>er</sup>) des especes etudiées (duree de vie des especes, phenophases, etc ),  
 2<sup>eme</sup>) du but recherche, compte tenu des variations instantanees, journalieres, annuelles, des phenomenes climatiques et biologiques.

## 2. METHODE D'ETUDES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

Dans l'étude de la production végétale, on peut distinguer trois niveaux d'approche

- 1<sup>er</sup>) des études de morphogenèse études concernant les étapes de la différenciation des futurs organes,
- 2<sup>ème</sup>) des études de développement études concernant la dynamique d'apparition (et de mortalité) des organes des individus,
- 3<sup>ème</sup>) des études de croissance études concernant l'aspect quantitatif de la production de matière végétale (matière sèche), au niveau de l'organe, de la plante entière, du couvert

Parallèlement à la croissance, et de façon synchrone, se déroule la sénescence puis la mortalité des différents organes d'un individu. En conditions naturelles, la matière végétale vivante représente le bilan des phénomènes continus de production et de mortalité de matière

La production primaire n'est pas appréciable directement, il existe de nombreuses méthodes d'estimation de cette production

- 1<sup>er</sup>) méthodes basées sur la récolte des compartiments en place biomasse, masse sèche, matière,
- 2<sup>ème</sup>) méthodes basées sur le suivi de l'apparition et de la disparition des différents organes,
- 3<sup>ème</sup>) méthodes basées sur la mesure de la photosynthèse nette, au niveau de la feuille ou du couvert

### 2.1. Approche générale de la croissance.

La production de matière sèche (MS) est une fonction

- 1<sup>er</sup>) de la photosynthèse nette des organes qui assimilent le CO<sub>2</sub> (les feuilles, mais aussi les tiges, les fruits, en fonction des espèces), le phénomène de photosynthèse impliquant a) l'interception de la lumière incidente dépendant de la mise en place de l'indice foliaire, b) la conversion de l'énergie captée par les feuilles en énergie chimique contenue dans la matière sèche élaborée
  - 2<sup>ème</sup>) de la répartition des assimilats photosynthétiques entre les parties aériennes photosynthétiques et les racines,
- la photosynthèse nette et la répartition des assimilats étant sous le contrôle des facteurs du milieu, pour une espèce donnée

On peut resumer l'équilibre existant entre la croissance aérienne et la croissance racinaire ainsi :

a) la plante entière (parties aériennes et racines) dépend de ses parties aériennes pour sa fourniture en carbone (nutrition carbonée - photosynthèse), toute limitation de l'entrée nette de carbone (réduction de l'intensité photosynthétique, destruction partielle de la surface foliaire) favorisera la croissance aérienne relativement à la croissance racinaire et à la constitution des réserves carbonées

b) la plante entière (parties aériennes et racines) dépend de ses racines pour sa fourniture en eau et en éléments minéraux. Toute limitation de la disponibilité en eau et éléments minéraux favorisera la croissance racinaire (et les réserves carbonées des racines) relativement à la croissance aérienne

La répartition des assimilats détermine la proportion d'organes assimilateurs de carbone ( $\text{CO}_2$ ), la vitesse de croissance de la plante entière sera d'autant plus élevée qu'une proportion importante d'assimilats est investie dans les parties aériennes photosynthétiques

**2.2. Croissance - répartition des assimilats-photosynthèse. Un exemple des différences existant entre géotypes: le cas des géotypes adaptés aux milieux "pauvres" et ceux adaptés aux milieux "riches" en azote minéral**

La physiologie des géotypes des milieux "pauvres" est ajustée à la faible disponibilité en azote et éléments minéraux de ces milieux: une vitesse potentielle de croissance faible, donc des "besoins" en azote et éléments minéraux faibles, induisant des prélèvements faibles en équilibre avec la disponibilité en éléments minéraux de ces sols, une croissance lente due à une répartition des assimilats orientée vers les racines et les réserves carbonées, une faible efficacité d'utilisation de l'azote pour la croissance

Inversement, la physiologie des géotypes des milieux "riches" est en équilibre avec une disponibilité en azote et éléments minéraux élevée: une vitesse potentielle de croissance élevée, donc des "besoins" en azote élevés et satisfaits lorsque la disponibilité en azote est élevée, une forte efficacité d'utilisation de l'azote pour la croissance, une répartition des assimilats orientée vers la croissance aérienne et donc la croissance de la plante entière leur conférant une aptitude à la compétition pour l'espace aérien et souterrain

FIELD et MOONEY (1984) ont réuni les données de photosynthèse de douze

auteurs concernant 33 espèces en C<sub>3</sub> adaptées à deux niveaux de nutrition minérale très différents, et ont exprimé les capacités photosynthétiques maximales en lumière saturante ( $\mu\text{Mole CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) en fonction de la teneur en azote foliaire ( $\mu\text{Mole N g}^{-1}$ ). Les conditions de croissance, l'âge de ces espèces sont très variables mais il ressort de ces données qu'il existerait une unique relation entre capacités photosynthétiques et teneur en azote foliaire pour tous les génotypes étudiés, suggérant que l'efficacité d'utilisation de l'azote dans le mécanisme photosynthétique serait similaire pour tous ces génotypes (à teneur en azote foliaire égale, capacités photosynthétiques égales), autrement dit ce caractère n'aurait pas fait l'objet d'une sélection particulière sous la pression des conditions de nutrition du milieu de ces génotypes (ce qui n'est pas le cas pour les espèces en C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub>, phénomène actuellement bien mis en évidence BROWN, 1978; BROWN et WILSON, 1983, les espèces en C<sub>4</sub> ont une efficacité d'utilisation de l'azote supérieure à celle des C<sub>3</sub>).

### 2.3. Approche générale de la photosynthèse

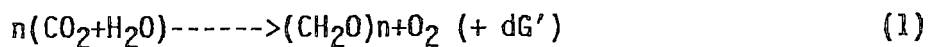
L'écophysiologiste s'intéressera à la photosynthèse nette du végétal, bilan biochimique de la somme de la photosynthèse brute, respiration et photorespiration.

a) **Photosynthèse brute** est la synthèse de la matière végétale à partir d'éléments minéraux de l'environnement CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, l'assimilation du CO<sub>2</sub> en molécules carbonées exige un apport d'énergie qui est assuré par l'utilisation de l'énergie lumineuse. Chez les végétaux, ce sont les pigments assimilateurs qui sont impliqués dans les réactions de conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Les photons absorbés par la feuille sont capables de faire émettre des électrons aux pigments assimilateurs. On peut considérer la photosynthèse comme un ensemble de réactions d'oxydo-réduction,

b) La **respiration** est l'ensemble des réactions de dégradation des molécules complexes synthétisées lors de la photosynthèse, son rôle est double. La simplification des molécules complexes des glucides (ce sont les plus utilisées) donne des molécules plus simples qui serviront à d'autres synthèses (ex la synthèse des protéines) et les réactions sont productrices d'énergie,

c) La photorespiration est un phénomène comparable à la respiration et se traduisant, entre autres phénomènes, par une perte de  $\text{CO}_2$ , la photorespiration ne se déroule qu'à la lumière, et dans les quelques minutes qui suivent le passage à l'obscurité. Toutes les plantes ne présentent pas le phénomène de photorespiration (c'est dans le cas des plantes en  $\text{C}_4$ )

Le bilan biochimique qu'est la photosynthèse nette peut être positif ou négatif, cela dépend des conditions de température, d'éclairement, des conditions hydriques, de l'âge des feuilles. L'assimilation du  $\text{CO}_2$  exige un apport d'énergie qui est assuré par utilisation de l'énergie lumineuse, convertie en énergie chimique



( $\text{dG}' > 0$  - réaction endothermique, réaction qui nécessite de l'énergie);

c'est donc en terme de rendements énergétiques que l'écophysiologiste s'intéressera au phénomène de photosynthèse

#### 2.4. Photosynthèse à l'échelle d'une feuille (conditions optimales).

La quantité de  $\text{CO}_2$  (ou carbone) assimilée est une fonction des caractéristiques du rayonnement incident arrivant sur la feuille (intensité, spectre, inclinaison par rapport à la feuille, etc.). Du rayonnement global incident ( $R_g$ ) arrivant sur la feuille, une partie est réfléchiée, une partie transmise et une partie absorbée. Seuls les photons visibles intéressent la photosynthèse (l'énergie lumineuse est transportée sous forme de photons, l'unité que l'on utilise est la Mole de photons, soit

$$W = Nw = N(hc/\lambda) \quad (\text{Joules}) \quad (2)$$

avec  $W$  - énergie transportée par 1 Mole de photons (1 Einstein) à une donnée, en Joules,  $N$  - une Mole de photons,  $N_{\text{photons}} = 1$  Einstein ( $N = 6,02 \cdot 10^{23}$ ),  $h$  - constante de Planck ( $h = 6,62 \cdot 10^{-34}$ ), en Joules  $\text{s}^{-1}$ ,  $c$  - vitesse de la lumière ( $c = 3 \cdot 10^{10}$ ) en  $\text{cm s}^{-1}$ ,  $\lambda$  - longueur d'onde, en cm

- dans le bleu ( $\lambda_{470} = 470 \text{ nm}$ ), l'énergie transportée par 1 Einstein est

egale a 290 Joules,

- en rouge ( $\lambda_{670}=670$  nm), l'énergie transportée par 1 Einstein est égale a 290 Joules

En intégrant sur tout le domaine du visible, de 400 a 700 nm, on obtient l'énergie correspondant en moyenne a 1 Einstein ou 1 Mole de photons, soit  $1 \text{ Einstein}_{\text{visible}}=218 \text{ kJoules}$ .

Ainsi on parle du visible comme étant le Rayonnement Photosynthétiquement Utilisable (RPU=45 % de  $R_g$ ), une fraction seulement du RPU est absorbée (90 % de RPU) par la feuille le reste étant réfléchi ou absorbé mais dissipé sous forme de chaleur. Cette énergie absorbée sert à l'assimilation du  $\text{CO}_2$  avec un rendement de 15 %, c'est le rendement quantique. D'après l'équation (1)  $dG=472$  kJoules, or dans la feuille l'assimilation de 1 Mole de  $\text{CO}_2$  exige l'absorption de 14 Einstein dans le visible (14 Moles de photons), soit  $(14 \times 218)$  kJoules). L'assimilation de 1 Mole de  $\text{CO}_2$  s'effectue avec un rendement de 15 % [ $472/(14 \times 218)=0.15$ ] par rapport à l'énergie absorbée, et avec un rendement de 6 % par rapport au rayonnement global ( $0.06=472/(14 \times 218) \times 0.90 \times 0.45$ ) Sur une base journalière, en tenant compte des pertes par respiration, le rendement par rapport au rayonnement global est de 1 à 2 %

Quelques chiffres.

1 Mole de  $\text{CO}_2$  <=====> 14 g Carbone (14 g C)

il y a 0.5 g de Carbone dans 1 g de masse sèche (MS)

## 2.5. Photosynthèse à l'échelle du couvert

DE WIT, LOOMIS et WILLIAMS ont introduit le concept de production potentielle, c'est la quantité de matière sèche (MS) qui pourrait être élaborée par une végétation couvrant entièrement le sol si

1<sup>er</sup>) sa photosynthèse fonctionnait avec un rendement quantique maximal (voir chapitre précédent),

2<sup>ème</sup>) sa photosynthèse n'était limitée que par le rayonnement incident, soit  $71 \text{ g MS m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$  avec  $R_g=21 \text{ MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$

La distribution du rayonnement dans un couvert peut s'exprimer d'après l'équation

$$Rn(z) = Rn(0) \exp(-k \cdot LAI) \quad (W \ m^{-2}) \quad (3)$$

avec.  $Rn(z)$  - rayonnement net sous une couche de végétation d'indice foliaire LAI, en  $W \ m^{-2}$ ;  $Rn(0)$  - est sa valeur au-dessus du couvert, en  $W \ m^{-2}$ ,  $k$  - coefficient d'extinction (de 0.35 à 0.9) qui dépend du port des feuilles (vertical-horizontal) et de leurs propriétés optiques.

La production réelle est évidemment inférieure car la végétation ne couvre par entièrement le sol, la teneur de 330 ppm en  $CO_2$  de l'atmosphère est limitante, les températures ne sont pas optimales (ou trop basses ou trop élevées), l'eau est limitante, les éléments minéraux (azote) sont limitants en règle générale

## 2.6. Mesures de photosynthèse

Les échanges de gaz carbonique peuvent être mesurés dans un système ouvert au moyen d'un analyseur à infrarouge portable de type LCA2, ADC (*Analytical Development Company*) et d'une chambre d'assimilation de type PLCN, ADC. On travaille avec des feuilles en place dont on enferme une portion du limbe de  $5.6 \ cm^2$  qui remplit la moitié de la surface de la chambre, en fonction de l'espèce étudiée, une feuille entière ou une portion de feuille sera introduite dans la chambre. Le volume d'air dans l'enceinte ( $12 \ cm^3$ ) est brassé au moyen d'un ventilateur, sa température mesurée à l'aide d'une thermistance et son humidité relative grâce à un condensateur. Une cellule au silicium, fixée à proximité de la fenêtre (en polyméthylpentène) de la chambre, permet de mesurer le rayonnement incident visible (400 à 700 nm). Les différentes intensités lumineuses ont été obtenues par atténuation du rayonnement au moyen de filtre neutres. Les résultats obtenus avec ce système sont sensiblement les mêmes que sous rayonnement naturel. Le flux d'air dans le circuit est mesuré à l'aide d'un débit-mètre à flotteur et provient soit d'une bouteille d'air comprimé (teneur en  $CO_2$  constante et humidité relative inférieure à 10 %) soit de l'atmosphère ambiante où il est pompé à 4 mètres de haut, puis injecté dans un volume tampon de 200 litres avant de pénétrer dans la chambre d'assimilation. Ce volume "mort" régule les variations brutales de gaz carbonique et de vapeur d'eau qui peuvent survenir dans l'atmosphère. L'air sortant de la chambre est desséché à l'aide de perchlorate de magnésium (inerte au  $CO_2$ ) afin d'éviter une interférence avec la vapeur d'eau dont le spectre d'absorption dans l'infrarouge recouvre partiellement celui du gaz carbonique. L'analyseur

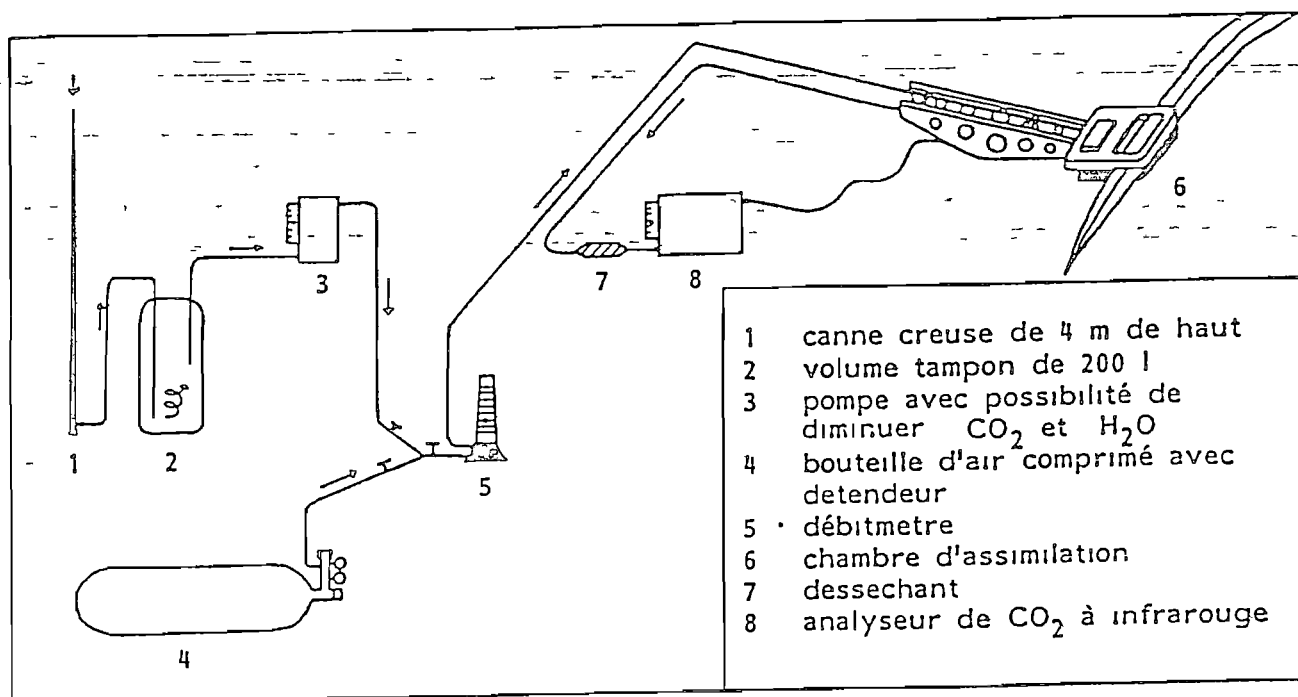


Figure n° 01 - Schéma du système de mesure de la photosynthese

fonctionne en remplissant alternativement sa cellule (toutes les deux secondes) avec de l'air sans CO<sub>2</sub> (passe sur de la chaux sodée) et avec l'air issu de la chambre d'assimilation ce qui permet de corriger les dérives thermiques. Afin que la différence de teneur en CO<sub>2</sub> soit maximale, il faut choisir de travailler à un faible débit sans placer de fuite avant l'analyseur. Ainsi, il faut le plus souvent utiliser un débit de 12 l h<sup>-1</sup> à l'entrée de la chambre d'assimilation pour obtenir, malgré les fuites éventuelles dans cette dernière, plus de 9 l h<sup>-1</sup> (ou 25 cm<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) dans l'analyseur, ce qui suffit amplement à remplir la cellule (3 cm<sup>3</sup>) lors de chaque cycle de deux secondes. Le débit d'air sec entrant dans la chambre (W), l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> (A), la transpiration (R) et les conductances de couche limite (g<sub>a</sub>) et stomatique (g<sub>s</sub>) sont calculés à l'aide des relations suivantes :

\* Débit d'air sec entrant dans la chambre (W)

$$W = [(P - e_e) / P] (D / 22.4) [273 / (t_a + 273)] \quad (\text{Mol} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (4)$$

avec D - débit d'air humide mesuré à l'entrée de la chambre en l s<sup>-1</sup>, e<sub>e</sub> - pression partielle de vapeur de l'air entrant dans la chambre, en bars, P - pression atmosphérique, en bars, t<sub>a</sub> - température de l'air dans la chambre, en °C

\* Photosynthèse nette (A)

$$A = (C_s - C_e) (V / S_f) \quad (\mu\text{Mole CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (5)$$

avec C<sub>s</sub> et C<sub>e</sub> - concentrations respectives de gaz carbonique dans l'air sec à la sortie et à l'entrée de la chambre, en vpm, S<sub>f</sub> - surface foliaire enfermée dans la chambre d'assimilation en m<sup>2</sup>

\* Transpiration (Tr)

$$Tr = (V / S_f) [e_{as} / (P - e_{as}) - e_{ae}] \quad (\text{Mole H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (6)$$

avec e<sub>as</sub> et e<sub>ae</sub> - pressions partielles de vapeur d'eau respectivement dans et à l'entrée de la chambre d'assimilation, en bars

\* Conductance de couche limite (g<sub>a</sub>) La conductance de couche limite se

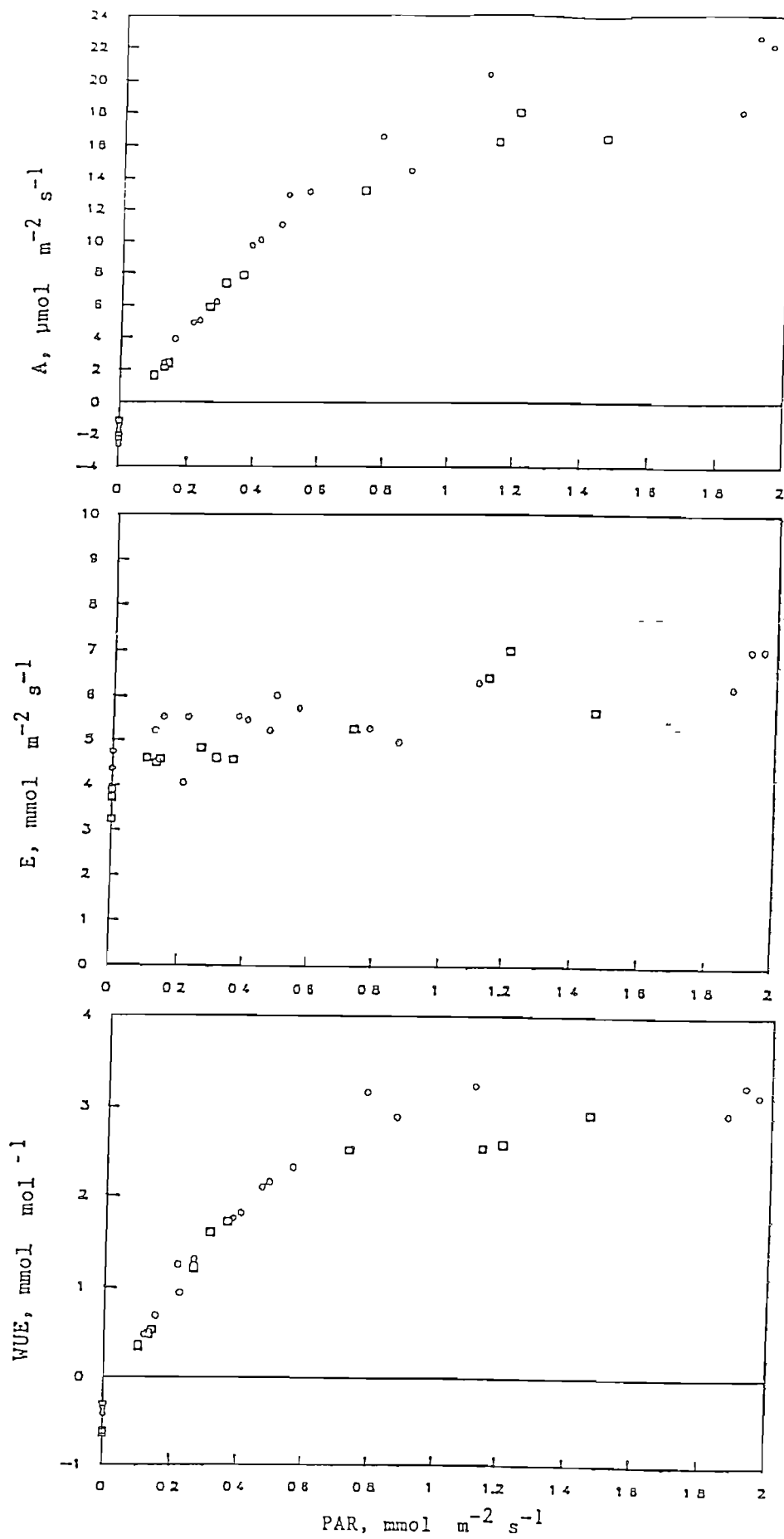


Figure n° 02 - Effet du rayonnement visible (RPU) sur l'assimilation nette du CO<sub>2</sub> (A), la transpiration (E) et l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) pour les feuilles de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq) (d'après DUFRENE, 1989)

determine au moyen d'un papier buvard humide dispose dans la chambre d'assimilation de façon similaire au limbe de la feuille sur lequel on envoie de l'air sec, le tout étant placé à l'obscurité

$$g_a = (W/S_f)(e_{as} - e_{ae}) / [e_*(t_b) - e_{as}] \quad (\text{Mole air} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (7)$$

avec  $e_*(t_b)$  - pression de vapeur saturante à la température du buvard, en bars

Dans la figure n°02 on présente quelques résultats de mesures effectuées par DUFRENE (1989) à l'aide d'un analyseur à infrarouge portable de type LCA2, ADC (*Analytical Development Company*) et d'une chambre d'assimilation de type PLCN, ADC sur le palmier à huile *Elaeis guineensis* Jacq

### 3. BILAN HYDRIQUE PARCELLAIRE

Depuis que l'homme s'est consacré à l'agriculture, il connaît les effets inhibiteurs et parfois destructeurs de la sécheresse sur les plantes. Tous les aspects de la croissance des plantes sont affectés par le déficit hydrique : la morphogenèse, la croissance cellulaire, la répartition des assimilats, la photosynthèse.

Le bilan hydrique peut être étudié à différentes échelles spatiales : feuille, arbre, peuplement ou massif forestier, et à différentes échelles du temps : heure, jour, année. Chaque niveau d'approche suppose des mesures et une méthodologie d'échantillonnage particulières.

Pour un niveau d'étude donné, la description des variations temporelles de chaque composante du bilan nécessite une division du temps en périodes de durée fixe, pendant lesquelles l'état du système considéré reste le même, tout changement suppose ayant lieu d'un intervalle à l'autre.

L'expression du bilan d'eau d'un peuplement est illustrée par la figure n°03, elle se présente sous la forme suivante :  
apports d'eau dans le peuplement = contenu en eau du peuplement + sorties d'eau

L'alimentation en eau du système est assurée par les précipitations incidentes, la nappe phréatique, le ruissellement sur la surface et dans le sol, les brouillards, les rosées et l'absorption d'eau par la cuticule des feuilles.

Les sorties d'eau peuvent se résumer à la transpiration, l'évaporation de l'eau des couronnes et des troncs d'arbres, l'évaporation de l'eau de la litière et du sol, le drainage, le ruissellement sur la surface et dans le

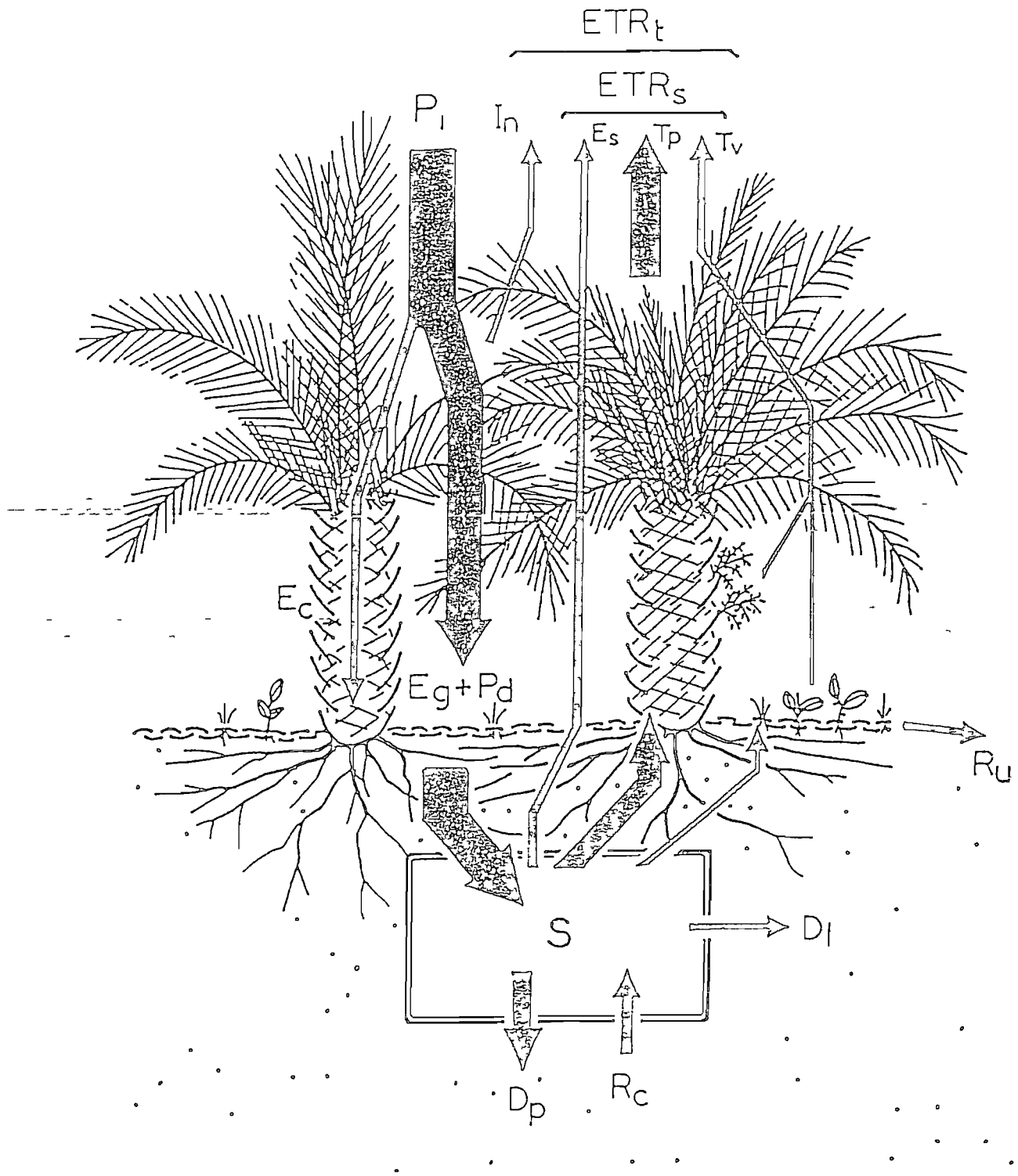


Figure n°03 - Bilan hydrique simplifié dans un agrosystème palmeraie (d'après DUFRENE, 1989)

sol, l'eau absorbée dans le processus de croissance

L'eau, dans le système considéré est retenue principalement dans le sol, dans la litière, sur les troncs, sur les couronnes d'arbres et dans le végétal lui-même (hydromasse)

Pour un écophysiologiste travaillant au niveau du peuplement il est essentiel de déterminer la transpiration du peuplement (donc la résistance de la végétation vis-à-vis de son environnement climatique) Cette analyse peut être faite d'une part à l'aide de l'équation du bilan qui repose avant tout sur la détermination de l'état hydrique du sol des horizons racinaires - c'est à partir des variations du stock d'eau du profil que l'on déduit la transpiration, et d'autre part au moyen de la méthode de Penman-Monteith

### 3.1. Équation du bilan hydrique

L'expression simplifiée du bilan hydrique du sol, en l'absence de ruissellement et de nappe phréatique peut s'écrire sous la forme suivante

$$P_1 = Tr + I_n + D + dR/dt \quad (\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}) \quad (8)$$

$$\text{où } ETR = Tr + I_n \quad (\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}) \quad (9)$$

$$\text{et } I_n = P_1 - (P_s + E_c) \quad (\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}) \quad (10)$$

avec  $P_1$  - précipitations incidentes, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ,  $Tr$  - transpiration, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ,  $I_n$  - interception nette, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ,  $D$  - drainage, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ;  $dR$  - variation de la réserve en eau du sol, en mm,  $dt$  - pas de temps des calculs, en jours,  $ETR$  - évapotranspiration réelle du peuplement, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ,  $P_s$  - précipitations au sol, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ;  $E_c$  - écoulement le long des troncs, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$

Cette expression suppose négligeable l'évaporation directe du sol et de la litière, approximation raisonnable en période de dessèchement (NIZINSKI et SAUGIER, 1989)

On mesure directement la réserve en eau du profil du sol, les précipitations au-dessus du peuplement et au sol ainsi que l'écoulement le long des troncs, les valeurs du drainage, de l'interception nette et de la transpiration sont calculées en supposant  $ETR=ETP$  (évapotranspiration potentielle) en période humide (réserve à la capacité au champ,  $R_{CC}$ ) et au contraire un drainage nul en période sèche (réserve inférieure à la capacité au champ), ceci permet de calculer respectivement le drainage et

l'ETR

Si  $R \geq R_{CC}$  alors  $ETR = ETP$

$$\text{et } D = P_1 - ETP - dR/dt \quad (\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}) \quad (11)$$

Si  $R < R_{CC}$  alors  $D = 0$

$$\text{et } ETR = P_1 - dR/dt \quad (\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}) \quad (12)$$

Le cas le plus fréquent est celui où on fait l'hypothèse d'un drainage nul (chute très rapide de la conductivité hydrique avec le dessèchement du sol) Cette hypothèse n'est strictement vraie que lorsque l'humidité de l'horizon le plus profond est devenue inférieure de quelques points en dessous de sa valeur à la capacité au champ. Dans les deux cas (sol humide ou en dessèchement) la transpiration du peuplement ( $Tr$ ) est calculée en soustrayant l'interception nette ( $In$ ) de l'ETR (équation (10))

### 3.2. Méthode de PENMAN-MONTEITH

L'approche quantitative du flux d'eau dans le système sol-plante-atmosphère nécessite l'évaluation du potentiel et de la résistance des points remarquables du parcours, en particulier des zones de transition entre le sol et les feuilles (eau en phase liquide) et entre les feuilles et l'air (avec changement d'état de l'eau liquide en phase vapeur). Les divers potentiels hydriques et résistances au flux de l'eau ou vapeur d'eau ne sont pas constants dans le temps, ils dépendent des facteurs climatiques, édaphiques et de l'état physiologique du couvert végétal.

a) Flux d'eau liquide - flux conservatif. Le flux d'eau liquide est proportionnel au gradient du potentiel hydrique du sol et des feuilles, et inversement proportionnel à la résistance qu'il rencontre sur son parcours, soit

$$ABS = Tr = (Pot_{sol} - Pot_{feuille}) / R_{sp} \quad (\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}) \quad (17)$$

avec  $ABS$  - absorption racinaire, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ,  $Tr$  - transpiration, en  $\text{mm} \cdot \text{J}^{-1}$ ,  $Pot_{sol}$  - potentiel hydrique du sol, en bars,  $Pot_{feuille}$  - potentiel hydrique des feuilles, en bars,  $R_{sp}$  - résistance totale sur l'ensemble du

trajet sol-cavité sous-stomatique, en bars  $\text{j}^{-1} \text{mm}^{-1}$ ,

Le schéma du flux conservatif est satisfaisant pour un pas de temps de calcul égal ou supérieur à une journée

b) Flux d'eau liquide - flux non conservatif. Les mesures horaires qui ont été effectuées sur un couvert végétal mettent en évidence que le taux horaire de transpiration n'est pas linéairement lié au gradient des potentiels  $\text{Pot}_{\text{sol}}$  et  $\text{Pot}_{\text{feuille}}$ . Ceci a conduit les auteurs à concevoir un système sol-plante régi par un flux d'eau liquide non-conservatif, ce qui implique la prise en considération des variations de teneur en eau des différentes organes des plantes (un organe=un réservoir)

### c) Flux de vapeur d'eau

Le phénomène de vaporisation de l'eau est régi par les conditions externes énergétiques et mécaniques, l'état hydrique et les caractéristiques de la surface évaporante. Ainsi, le flux de vapeur d'eau est proportionnel au gradient de pression de vapeur d'eau et inversement proportionnel à la résistance rencontrée (résistance de la surface). Cette notion de résistance théorique du couvert à la diffusion de vapeur d'eau a été définie et affinée successivement dans les modèles de l'évapotranspiration réelle de PENMAN et MONTEITH

\* le couvert est développé, la surface est saturée en eau  
L'évapotranspiration réelle de l'eau des surfaces végétales est similaire au processus d'évaporation d'une surface d'eau libre (la résistance de la surface est nulle). Le flux de vapeur d'eau est estimé suivant la formule de PENMAN (voir équation (4)),

\* le couvert est développé, la surface est sèche. Il existe une résistance de surface au flux de vapeur d'eau, calculée à partir de la résistance stomatique de la feuille, en supposant que toutes les feuilles (LAI-feuilles) ont un comportement stomatique semblable. Ce qui revient à assimiler l'ensemble des feuilles du couvert à une feuille. L'équation est applicable pour un couvert végétal couvrant entièrement la surface du sol (l'évaporation du sol supposée nulle)

$$\text{ETR} = \text{ETP} / (1 + (c/D + c)) (r_{\text{sur}} - r_a) \quad (\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}) \quad (20)$$

avec ETR - évapotranspiration réelle du couvert, en  $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$ , ETP -

évapotranspiration potentielle, en  $\text{mm j}^{-1}$ ,  $r_a$  - résistance aérodynamique, en  $\text{s cm}^{-1}$  (voir équation (4))

$r_{\text{sur}}$  - résistance de surface, en  $\text{s cm}^{-1}$  ou

$$r_{\text{sur}} = r_s / \text{LAI} \quad (\text{s.cm}^{-1}) \quad (21)$$

avec  $r_s$  - résistance stomatique moyenne des feuilles, en  $\text{s cm}^{-1}$ , LAI - indice foliaire

\* le couvert n'est pas développé, la surface est sèche. On reprend la résistance de surface  $r_{\text{sur}}$  de l'équation (21) et à cette résistance on ajoute 1<sup>er</sup>) la résistance que le système poreux du couvert oppose au transfert de vapeur d'eau transpirée (cette résistance dépend de la structure verticale du couvert et de la répartition de l'indice foliaire) 2<sup>ème</sup>) la résistance de la couche sèche du sol à la diffusion de la vapeur d'eau (cette résistance dépend de l'épaisseur et de l'humidité de cette couche du sol)

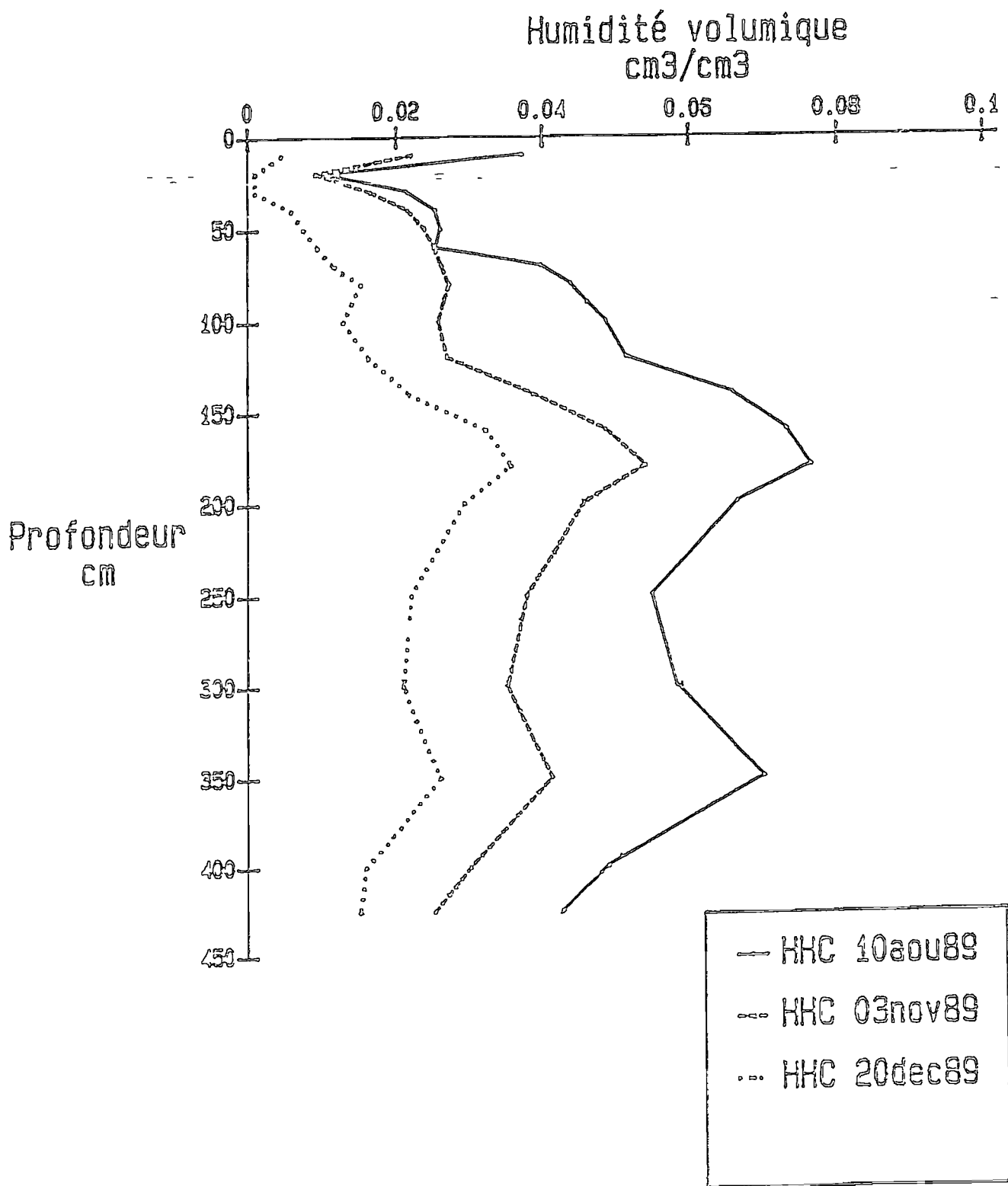
### 3.3. Dispositif expérimental des mesures du bilan d'eau

a) Rétention en eau du sol (R). GARDNER (1965) récapitule l'ensemble des méthodes directes et indirectes pour mesurer la rétention en eau du sol. A présent, l'appareil de mesure de rétention en eau du sol le plus souvent utilisé est une sonde à neutrons. Ce appareil se compose d'une source radioactive d'Americium-Beryllium, fixée avec un détecteur de neutrons thermiques dans un tube d'aluminium. Pour effectuer les mesures, la sonde est introduite dans un tube d'accès implanté dans le sol.

Lorsqu'un neutron rapide émis par la source radioactive entre en collision avec un noyau d'hydrogène, il est ralenti. Après étalonnage, on déduit la quantité d'eau présente dans le sol à partir du nombre de neutrons ralentis. Dans la figure n°4 on présente l'évolution des profils hydriques du sol, obtenus à partir de mesures effectuées à l'aide d'une sonde à neutrons dans une steppe à *Acacia tortilis* dans le Ferlo sénégalais.

b) Précipitations incidentes ( $P_i$ ), précipitations au sol ( $P_s$ ), interception ( $I_n$ ) et écoulement le long des troncs ( $E_c$ ). Les  $P_i$  et  $P_s$  sont mesurées au moyen des pluviomètres, disposés hors et sous couvert. De l'équation (10) on déduit la fraction des pluies évaporées directement dans l'atmosphère sans atteindre le sol - interception nette (Figure n°05 et Figure n°06). Les

Figure n°04 - Evolution des profils hydriques sous un bosquet a *Acacia tortilis* d'une steppe du Ferlo senegalais



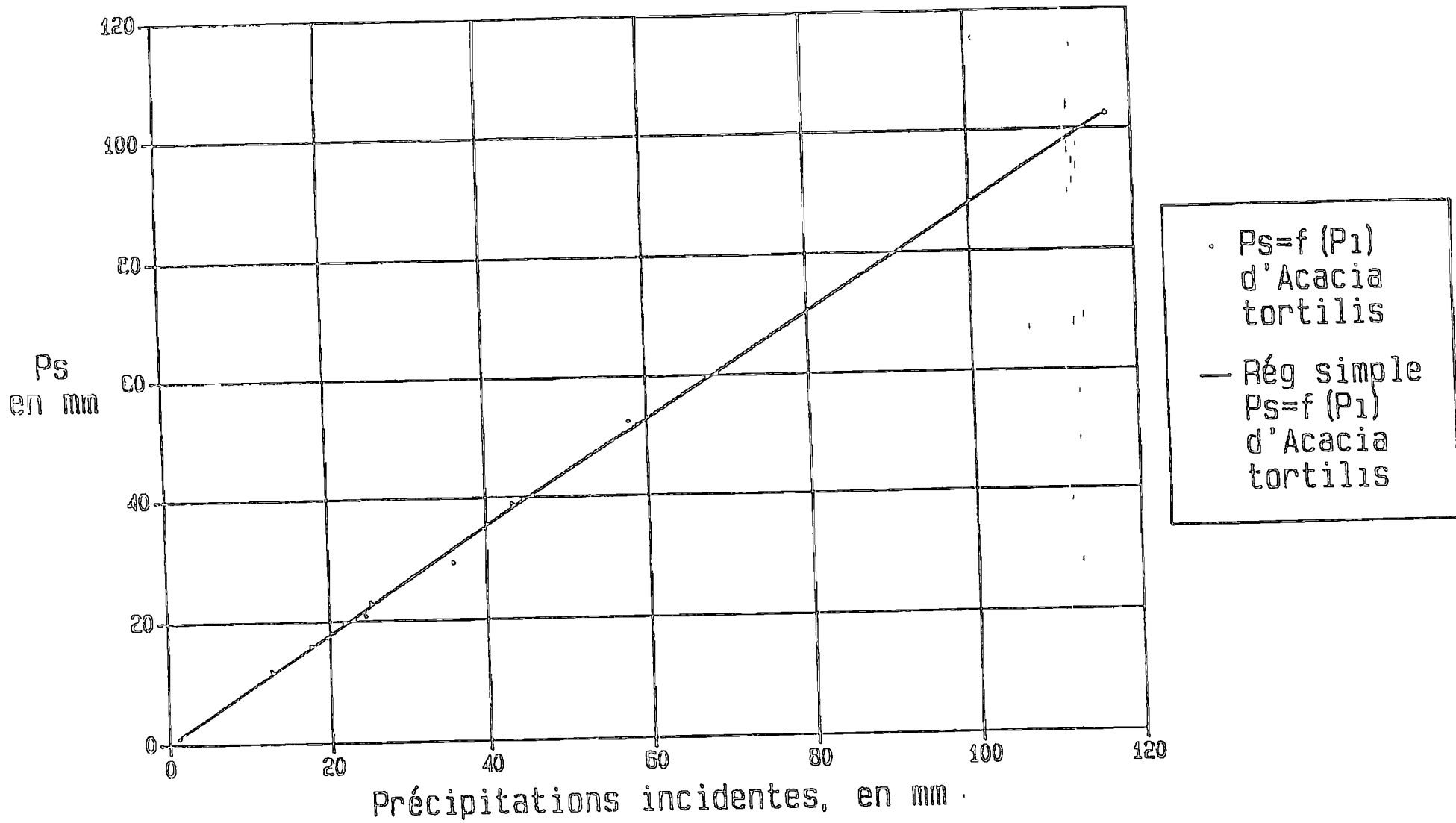


Figure n°05 - Relation entre les précipitations au sol ( $P_s$ ), et les précipitations incidentes ( $P_1$ ) dans un peuplement d'*Acacia tortilis*

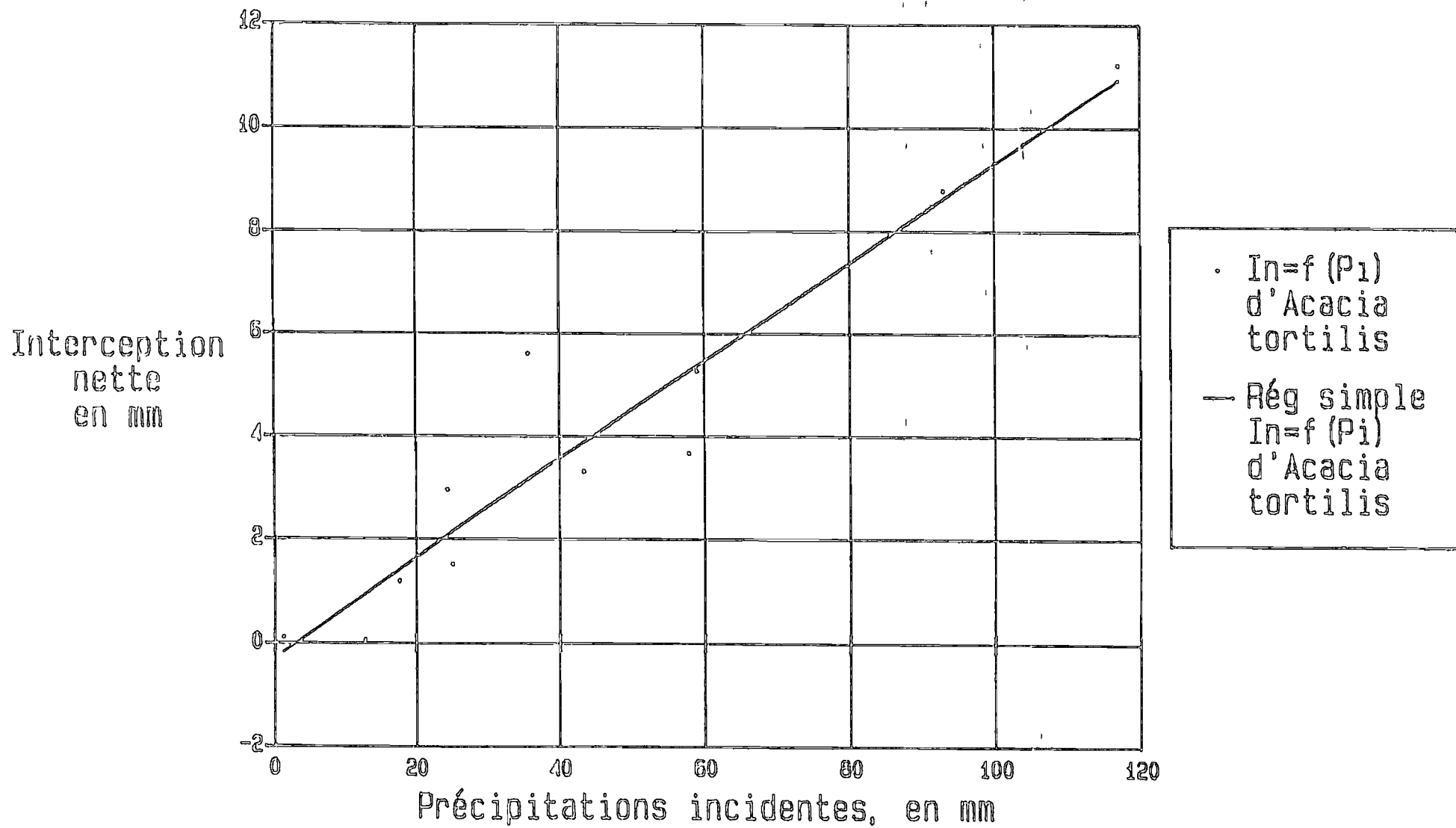


Figure n°06 - Relation entre l'interception nette ( $In$ ) et les précipitations incidentes ( $P_i$ ) dans un peuplement d'*Acacia tortilis*

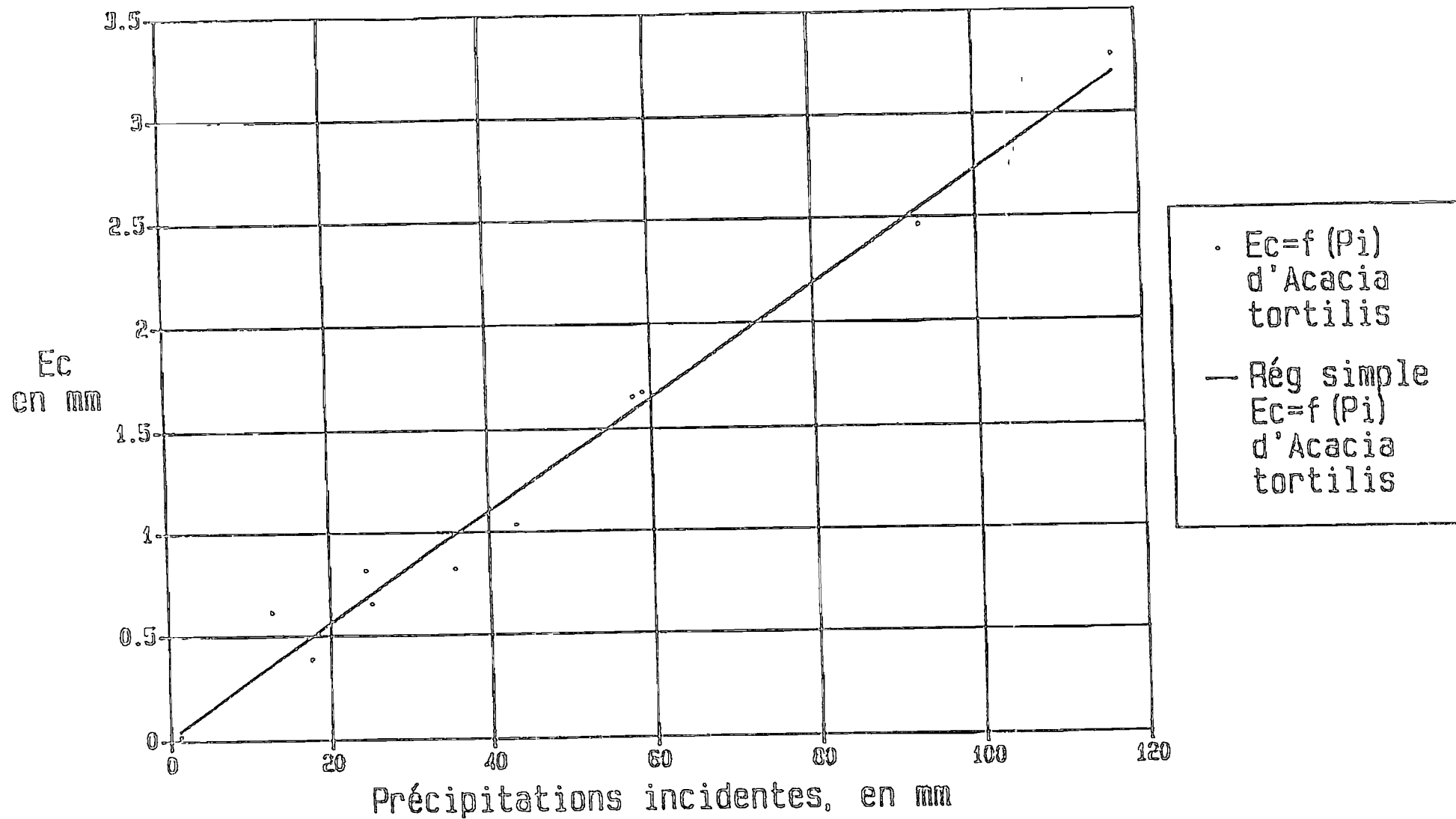


Figure n°07 - Relation entre l'écoulement le long des troncs ( $E_c$ ) et les précipitations incidentes ( $P_i$ ) dans un peuplement d'*Acacia tortilis*

données proviennent de la steppe à *Acacia tortilis* du Ferlo senegalais  
 On mesure  $E_c$  à l'aide de gouttieres en matière plastique etanche en forme  
 d'helice debutant à 1,30 m du sol et s'en arrêtant à 0,50 m, hauteur à  
 laquelle le volume d'eau qui s'écoule par la gouttiere est recueilli  $E_c$ ,  
 exprime en hauteur d'eau, est rapporté à la surface de la projection  
 verticale de la couronne de cette arbre Dans la figure n°07 on presente  
 les données provenant de la steppe à *Acacia tortilis* du Ferlo sénégalais

### c) Evapotranspiration potentielle (ETP)

L'ETP peut être calculée à partir de la formule de Penman (1948).

$$ETP = (D R_n + q_{c_p} \Delta e / r_a) / L (D + c) \quad (\text{mm/J}) \quad (13)$$

avec  $D$  - dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur d'eau saturante de l'air et la température de l'air;  $R_n$  - rayonnement net, en  $W/m^2$ ,  $q_{c_p}$  - capacité calorifique de l'air à pression constante, en  $J/m^3 \text{ } ^\circ C$ ,  $\Delta e$  - déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau, en mb,  $c$  - constante psychrométrique, en  $mb/^\circ C$ ,  $L$  - chaleur latente de vaporisation de l'eau, en  $J/kg$  ( $2,46 \cdot 10^6$ ), la résistance aerodynamique,  $r_a$  (s/m), a été estimée à l'aide de l'équation proposée par Monteith (1965)

$$r_a = (1 / (k^2 u)) (\ln(z-d) / z_0)^2 \quad (\text{s.m-1}) \quad (14)$$

avec  $k$  - constante de von Karman (0,39),  $u$  - vitesse moyenne du vent à 2 m de la surface du sol (m/s),  $z$  - niveau considéré (m),  $z_0$  - longueur de rugosité (m) et  $d$  - hauteur du déplacement (m) Les paramètres  $d$  et  $z_0$  ont été obtenus à partir des formules proposées par THOM (1972)

$$d = 0,75h \quad (\text{m}) \quad (15)$$

$$z_0 = 0,1h \quad (\text{m}) \quad (16)$$

où  $h$  = hauteur du peuplement (m)

d) Acquisition des données Les mesures des éléments du bilan hydrique tels que les précipitations incidentes, au sol, l'écoulement le long des troncs et les variables nécessaires à l'estimation de l'évapotranspiration potentielle - température moyenne de l'air, température de rosée, rayonnement net, pression atmosphérique, vitesse du vent, peuvent être

mesurees et stockees en continu sur une centrale d'acquisition de donnees (p ex Micrologger 21 X)

e) Potentiel hydrique foliaire Les methodes de mesure du potentiel hydrique foliaire sont nombreuses Parmi ces methodes, celle de la chambre a pression est actuellement la plus utilisee (notamment lorsqu'il s'agit de mesures du potentiel hydrique effectuees en milieu naturel) du fait de sa simplicité et sa rapidité

Le principe de la methodes revient à DIXON, il dut abandonner la realisation de sa chambre a pression apres deux explosions (la chambre etait en verre à l'époque) Elle n'a ete reprise qu'un demi-siècle plus tard par SCHOLANDER et al (1965).

La transpiration dans les chambres sous-stomatiques cree une tension hydrostatique negative caracterisée par  $Pot_{hydrostatique}$ , celle-ci se transmet à l'eau du xyleme, la colonne d'eau des vaisseaux devenant soumise à une tension Lorsque on sectionne ces vaisseaux en coupant la feuille, la colonne d'eau se trouve rompue et l'eau de la partie sectionnée recule rapidement vers l'intérieur des organes On place alors la partie sectionnee dans la chambre à pression, la section étant maintenue à l'extérieur à la pression atmosphérique. Lorsque on augmente la pression de gaz (azote) dans la chambre, cette pression s'exerce sur la feuille et l'eau contenue dans les vaisseaux A une certaine pression, l'eau affleura a nouveau au niveau de la section Si  $Pot_{hydrostatique}$  est la pression de gaz correspondant a cette apparition de l'eau, on peut admettre alors que la tension  $Pot_{hydrostatique}$  a laquelle se trouvait la sève au moment de la coupure est egale à  $Pot_{hydrostatique}$ .

En fait, dans le xylème, le potentiel hydrique  $Pot_{feuille}$  a une double origine, hydrostatique ( $Pot_{hydrostatique}$ ) et osmotique ( $Pot_{osm}$ )

$$Pot_{feuille} = Pot_{hydrostatique} + Pot_{osm} \quad (\text{bars}) \quad (18)$$

ou  $Pot_{osm}$  - potentiel osmotique qui est negligible devant  $Pot$ , on admettra donc l'egalite

$$Pot_{feuille} = Pot_{hydrostatique} \quad (\text{bars}) \quad (19)$$

f) Potentiel hydrique du sol Un tensiometre, constitue d'une cellule poreuse emplie d'eau, installe dans le sol a la profondeur desiree, est en

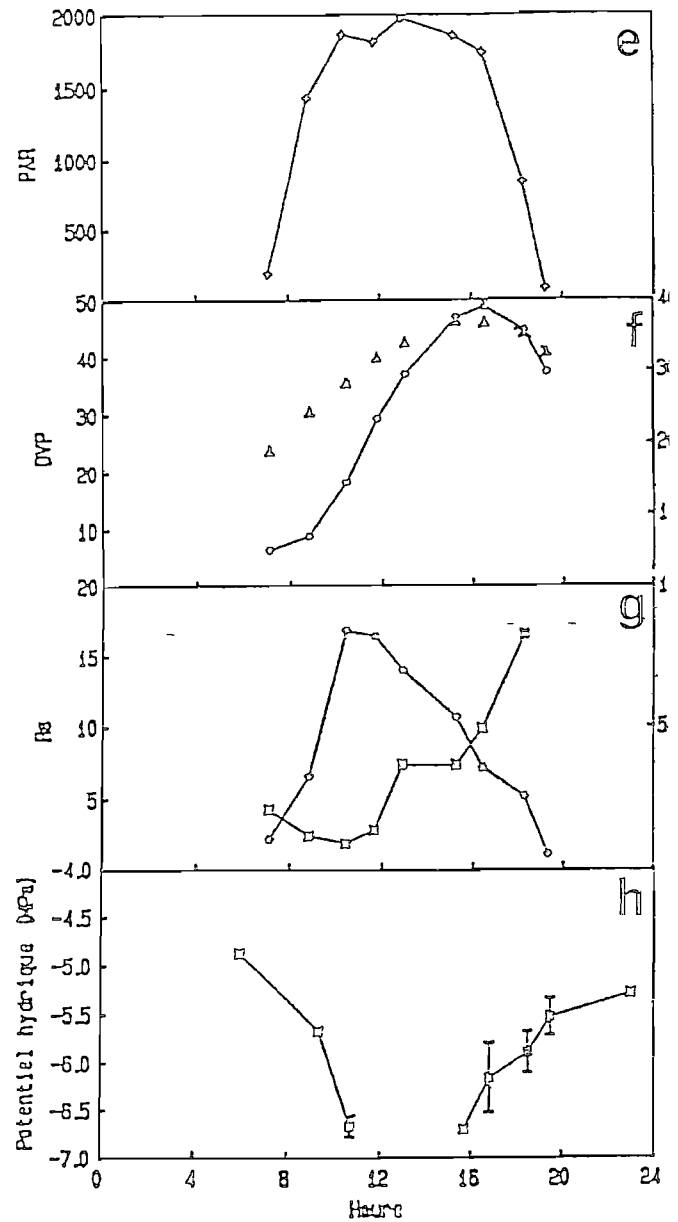
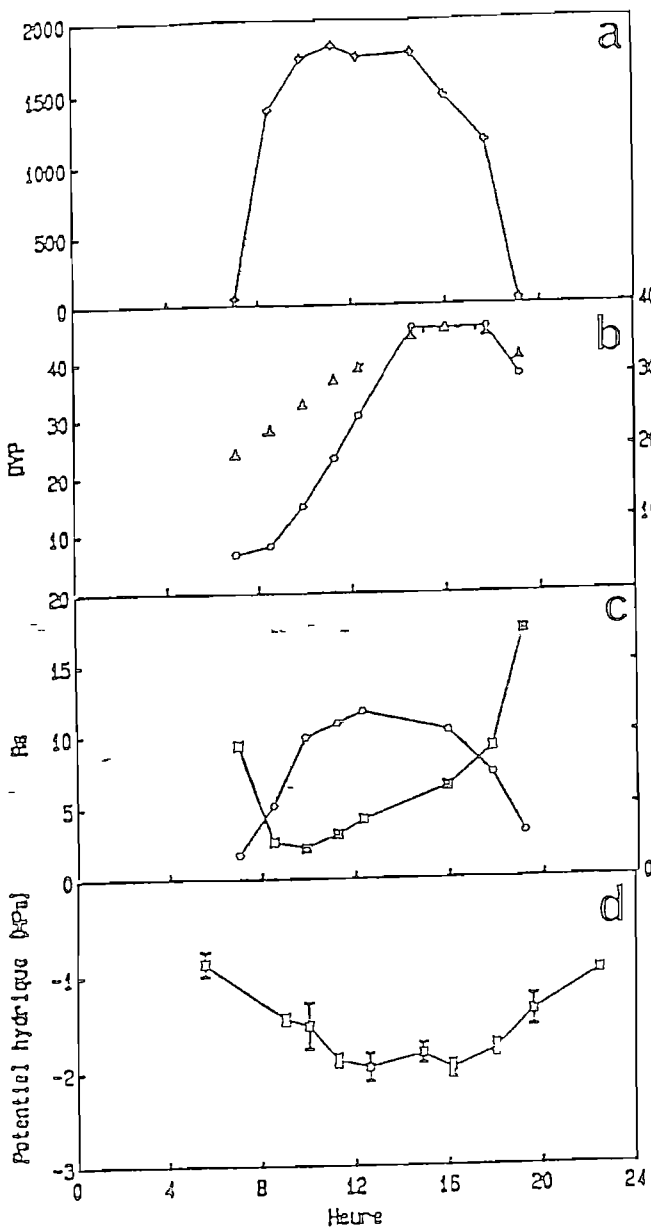


Figure n° 09 - Cinétique journalière du rayonnement photosynthétiquement active (PAR), en  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; (a) et (e) du déficit de saturation en eau de l'air (DVP) en mbar et de la température de la feuille ( $t$ ) en  $^{\circ}\text{C}$ , (b) et (f) de la résistance transpiration (Tr) en  $\mu\text{M cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ , (c) et (g) et du potentiel hydrique de tige en MPa, (d) et (h) de *Combretum glutinosum* et de *Boscia senegalensis* (1 juin 1990) (d'après FOURNIER, 1992)

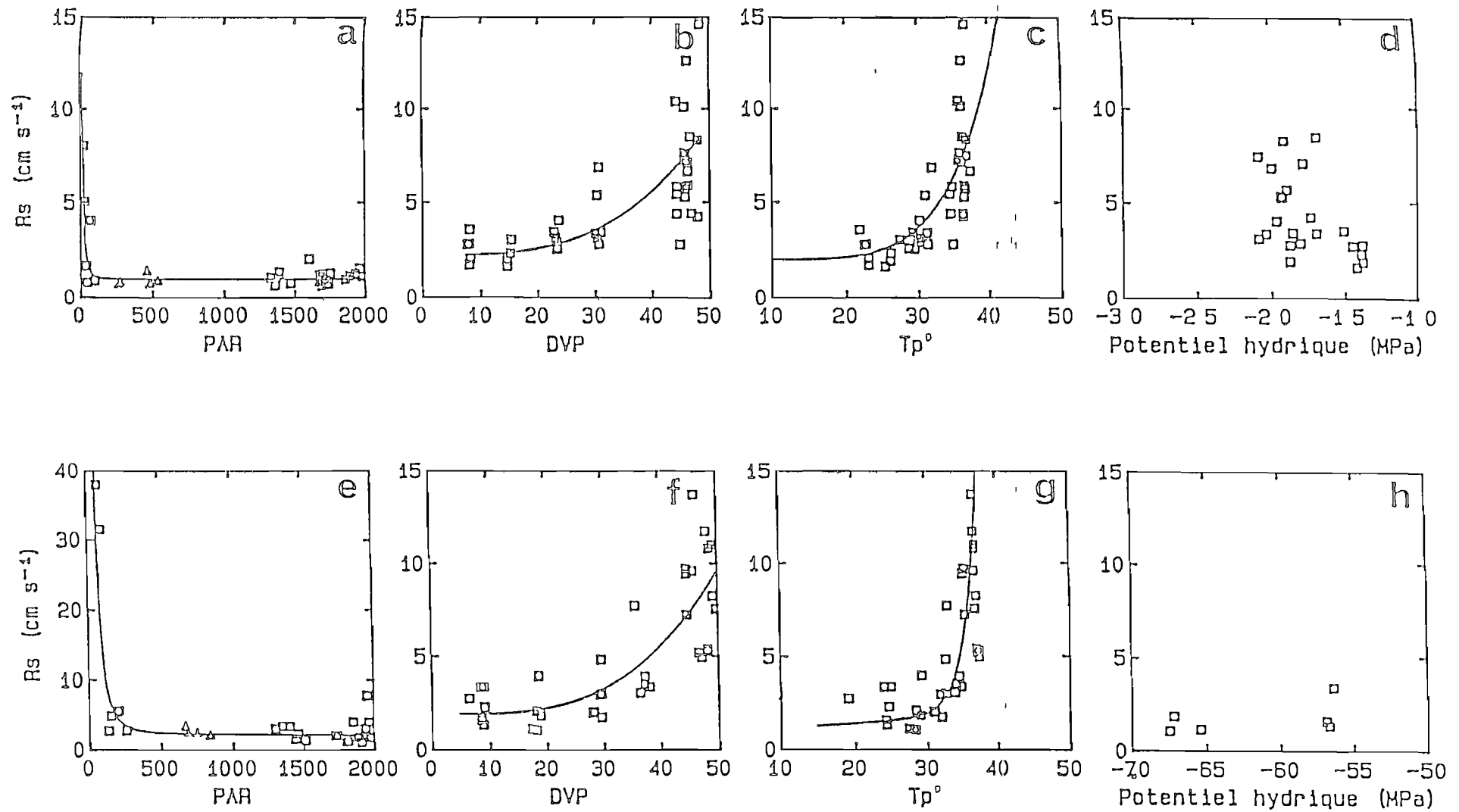


Figure n° 10 - Réponse des stomates au rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), en  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , (a) et (e) du déficit de saturation en eau de l'air (DVP) en mbar, (b) et (f) de la température de la feuille ( $t$ ) en °C, (c) et (g) et du potentiel hydrique de tige en MPa, (d) et (h) de *Combretum glutinosum* et de *Boscia senegalensis* (1 juin 1990)(d'après FOURNIER, 1992)

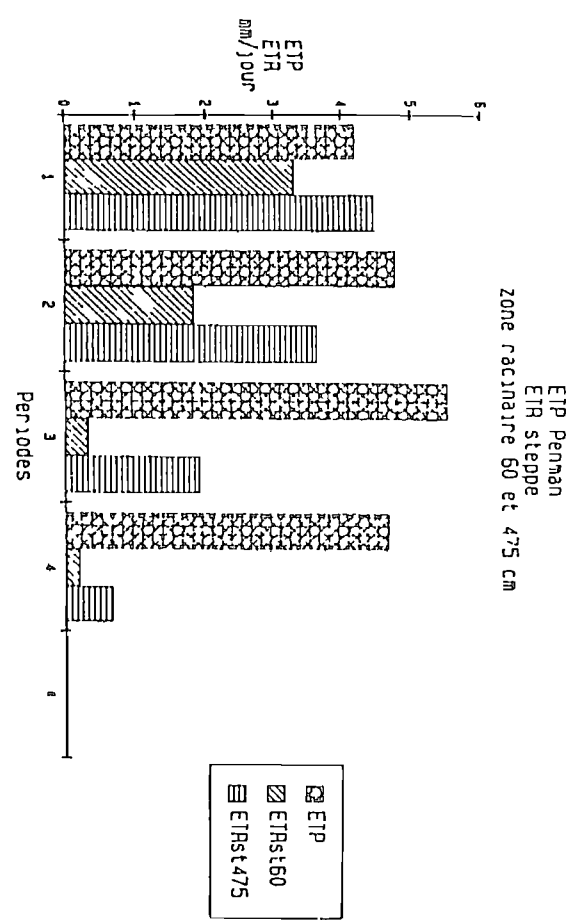
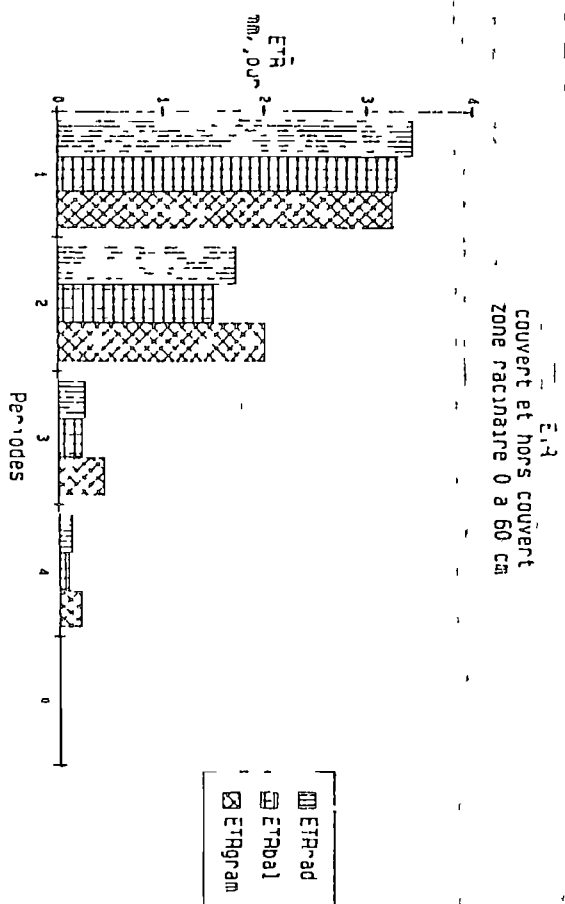
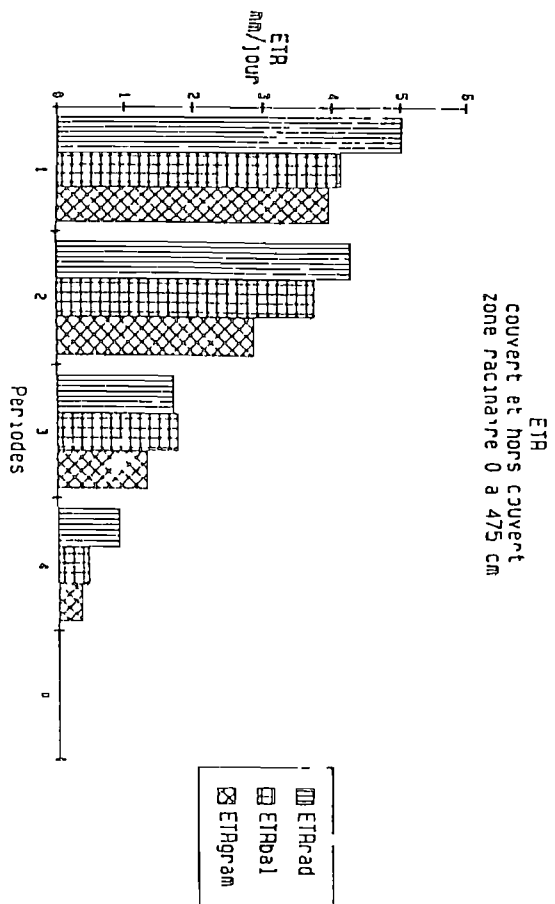


Figure n°08 - Evolution de l'évapotranspiration réelle (a) ensemble de la steppe pour deux profondeur racinaires, (b) pour la zone racinaire de 60 cm - bosquet à *Acacia tortilis*, bosquet à *Balanites aegyptiaca* et couvert herbacé; (c) pour la zone racinaire de 475 cm - bosquet à *Acacia tortilis*, bosquet à *Balanites aegyptiaca* et couvert herbacé.

équilibre, d'une part avec la phase liquide du sol et, d'autre part avec un manomètre à mercure, l'augmentation du potentiel matriciel de l'eau du sol entraîne la remontée du mercure dans le manomètre. Le tensiomètre s'applique pour les mesures des potentiels hydriques du sol en-deçà de -0,8 bar.

g) Résistance stomatique par la méthode du poromètre à diffusion. Un exemple, DELTA-T Devices (Automatic Porometer MK II). Le principe de l'appareil est le suivant : une pince contenant une petite cavité jouant le rôle de chambre de transpiration, est fixée sur la feuille, délimitant de la sorte un volume. La feuille transpire, la vapeur d'eau diffuse dans cette chambre qui contient un capteur d'humidité dont la capacité électrique varie linéairement avec l'humidité de l'air de la chambre. Après avoir fixé la pince sur la feuille, on chronomètre le temps nécessaire pour passer de l'humidité  $H_1$  à l'humidité  $H_2$  ( $H_2 > H_1$ ). Cet intervalle de temps dépend de la facilité avec laquelle la vapeur d'eau peut s'échapper de la feuille, autrement dit, dépend de l'ouverture stomatique. L'intervalle de temps ainsi mesuré est en fait comparé à ceux obtenus, lors d'un étalonnage, avec un papier buvard humide fixé sous une plaque de polypropylène percée de trous uniformes à densité variable. Le temps de passage de  $H_1$  à  $H_2$  est chronométré, à l'aide d'un asservissement automatique, par un compteur à vitesse constante de 25 coups/sec. La mesure de résistance stomatique réduite au temps d'humidification est alors exprimée simplement par un nombre de coups.

#### 4 BILAN D'ÉNERGIE RADIATIVE PARCELLAIRE

Tout organisme vivant échange de l'énergie et de la matière avec le milieu extérieur. C'est une condition de leur fonctionnement et du maintien de leur structure ordonnée.

Le soleil (Figure n°11), la principale source d'énergie pour les écosystèmes terrestres, comme tout corps chaud émet de l'énergie rayonnée sous forme d'ondes électromagnétiques. La longueur d'onde est une fonction de la température (des longueurs d'onde sont d'autant plus grandes que la température est moins élevée). Les rayonnements peuvent être mesurés directement au moyen des instruments météorologiques de mesure des rayonnements naturels ( $R_n$  - pyrémètre différentiel (bilanmètre),  $R_g$  - pyranomètre thermo-électrique,  $n$  - héliographe,  $R_a$  - pyranomètre muni d'une bande pare-soleil (écran destiné à occulter le rayonnement solaire direct)) ou être estimés par des formules empiriques, ce qui est présenté ici.

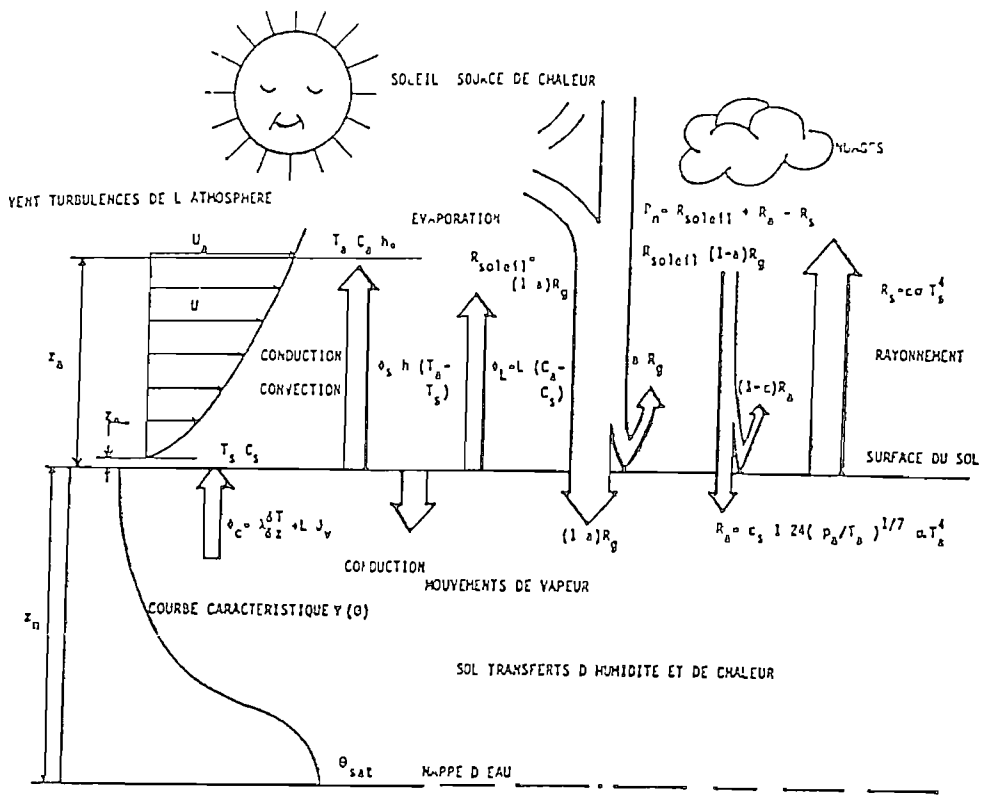


Figure n°11 - Les termes du bilan d'énergie

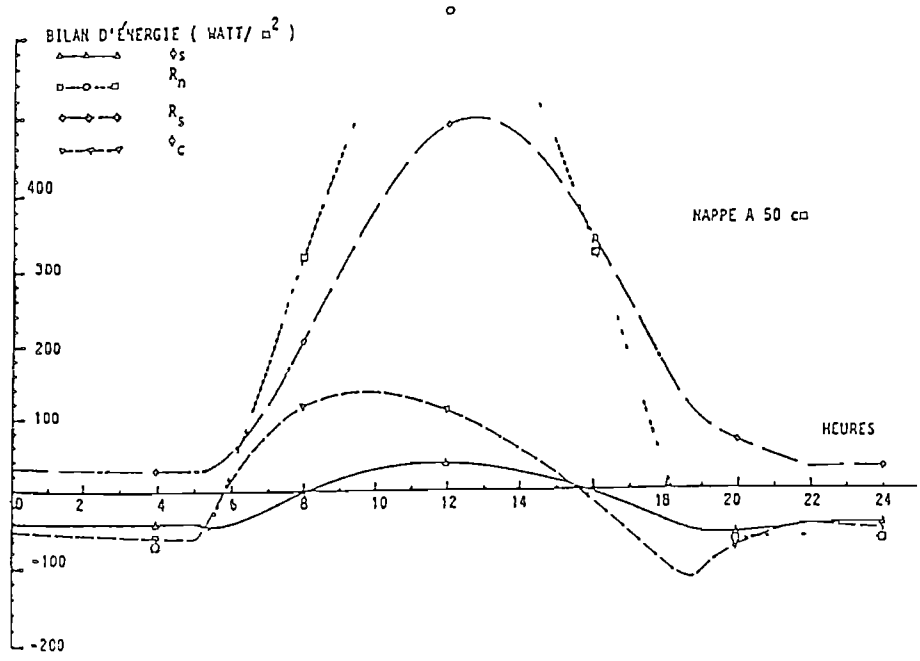


Figure n°12 - Cinétique journalière des éléments du bilan radiatif

4.1. L'équation du bilan d'énergie radiative parcellaire, pour une surface donnée, négligeant le rayonnement provenant des surfaces environnantes

$$R_n = R_g(1-g) + R_a - R_t \quad (\text{W.m}^{-2}) \quad (22)$$

avec  $R_n$  - rayonnement net ou effectif, en  $\text{W.m}^{-2}$ ,  $g$  - réflectivité d'une surface (fraction du rayonnement incident réfléchi pour une longueur spécifique),  $R_g$  - rayonnement solaire global, en  $\text{W.m}^{-2}$  ou

$$R_g = (0.18 + 0.55(n/N)) / R_0 \quad (\text{W.m}^{-2}) \quad (23)$$

avec  $n$  - durée d'insolation, en heures;  $N$  - durée astronomique du jour, en heure;  $R_0$  - rayonnement global au sommet de l'atmosphère, dépend de la latitude du lieu, de la déclinaison solaire (angle du soleil avec le plan de l'équateur) et de la constante solaire ( $I_0 = 1353 \text{ W.m}^{-2}$ );

$R_a$  - rayonnement atmosphérique

$$R_a = (0.44 + 0.079/e_a) \sigma T^4 \quad (\text{W.m}^{-2}) \quad (24)$$

où:  $\sigma$  - constante de Stefan-Boltzman ( $5.67 \cdot 10^{-8} \text{ W.m}^{-2} \cdot \text{K}^{-4}$ ),  $T$  - température de l'atmosphère, en  $^\circ\text{K}$ ;  $e_a$  - pression actuelle de vapeur d'eau dans l'air, en mb.

$$e_a = e_s(t_h) - (t - t_h) \quad (\text{mb}) \quad (25)$$

où:  $t$  - température de l'air, en  $^\circ\text{C}$ ,  $t_h$  - température humide de l'air, en  $^\circ\text{C}$ ,  $e_s(t)$  - pression de vapeur d'eau saturante à la température de la surface  $t$ , en mb

$$e_s(t) = 6.1078 \text{EXP}((17.27 \cdot t) / (237.3 + t)) \quad (\text{mb}) \quad (26)$$

où  $\gamma$  - constante psychrométrique, en  $\text{mb} \cdot \text{C}^{-1}$

$$\gamma = C_p P_{\text{atm}} / L (M_{\text{eau}} / M_{\text{air}}) \quad (\text{mb} \cdot \text{C}^{-1}) \quad (27)$$

où  $C_p$  - chaleur massique de l'air, en  $\text{Joules g}^{-1} \cdot \text{C}^{-1}$ ,  $P_{\text{atm}}$  - pression atmosphérique, en mb,  $L$  - chaleur latente de vaporisation de l'eau

( $2.46 \cdot 10^6$  Joules  $\text{kg}^{-1}$ ),  $M_{\text{air}}$  - masse molaire de l'air, en  $\text{kg Mole}^{-1}$  ( $29 \cdot 10^{-3}$   $\text{kg Mole}^{-1}$ ),  $M_{\text{eau}}$  - masse molaire de l'eau, en  $\text{kg Mole}^{-1}$  ( $18 \cdot 10^{-3}$   $\text{kg Mole}^{-1}$ ),

$R_t$  - rayonnement terrestre, en  $\text{W m}^{-2}$

$$R_t = \sigma T^4 \quad (\text{W.m}^{-2}) \quad (28)$$

ou  $T$  - température de la terre, en  $^{\circ}\text{K}$ .

En moyenne sur 24 heures le rayonnement net ( $R_n$ ) reçu par un couvert végétal est la principale source d'énergie pour ce couvert. La grandeur du rayonnement net déterminera l'état thermique et hydrique des plantes

4.2 Bilan thermique du rayonnement net Le rayonnement net reçu par le couvert est transformé en flux de chaleur (sensible et latente), et en énergie chimique utilisée pour la fixation photosynthétique de  $\text{CO}_2$ , soit

$$R_n = Q_s + Q_a + LE + A \quad (\text{W.m}^{-2}) \quad (29)$$

avec  $Q_s$  - flux de chaleur sensible par conduction (sous l'effet d'un gradient de température ( $dt/dz$ ) la quantité de chaleur se déplace en direction des températures plus basses par conduction moléculaire (sol, organismes, etc.),  $Q_a$  - flux de chaleur sensible par convection (le déplacement des molécules dans un fluide se produit par différence de température et sous l'action des vents et des courants),  $LE$  - flux de chaleur latente de vaporisation (énergie utilisée ou libérée par l'évaporation ou la condensation de l'eau),  $A$  - photosynthèse.

## 5. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

## 5 1. Références citées dans le fascicule

- BROWN, R H , 1978 - A difference in N use efficiency  $C_3$  and  $C_4$  plants and its implications in adaptation and evolution Crop Science, 18, 93-98.
- BROWN, R H et WILSON, J R , 1983 - Nitrogen responses in Panicum species differing in  $CO_2$  fixation pathways. (II)  $CO_2$  exchange characteristics Crop Science, 23, 1154-1159
- DUFRENE, E , 1989 - Photosynthese, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.), Thèse de Docteur en Sciences, Université de Paris-Sud, Orsay, 156 pp
- FIELD, C et MOONEY, H A , 1984 - The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants In Givnish, T.J. (Ed ), On the economy of plants form and function, Cambridge University Press, 717 pp
- FOURNIER, Ch , 1992 - L'arbre et l'herbe au Sahel Thèse de Docteur en Science (en cours)
- GARDNER, W H , 1965 - Water content In Methods of soil analysis, Amer Soc Agron Monograph, 9, 82-127
- MONTEITH, J L , 1965 - Evaporation and environment In Fogg, G E (Ed ), The movement of water in living organisms, 19th sym Soc Exp Biol , Cambridge University Press, 205-234.
- NIZINSKI, J et SAUGIER, B , 1989 - Dynamique de l'eau dans une chênaie (*Quercus petraea* (Matt ) Liebl ) en forêt de Fontainebleau Annales des Sciences Forestières, 46, 173-186.
- PENMAN, H L , 1948 - Natural evaporation from open water, bare soil and grass Proc Roy Soc London A, 120-145
- SCHOLLANDER, P F , HAMMEL, H T . BRADSTREET, E D et HEMMINGSEN, E A , 1965 - Sap pressure in vascular plants Science, 148, 339-346
- THOM, A S , 1972 - Momentum, mass and heat exchange of vegetation Q J R Meteorol Soc , 98, 124-134

## 5 2. Références générales pouvant être consultées

- CAMPELL, G S , 1986 - An introduction to environmental biophysics Springer-Verlag, Berlin, 159 pp
- COOMBS, J , HALL, D O , LONG, S P et SCURLOCK, J M O , 1985 - Techniques in bioproductivity and photosynthesis, Pergamon Press, Oxford, 298 pp
- FITTER, A H , et HAY, R K M , 1987 - Environmental physiology of plants Academic Press, London, 423 pp
- MONTEITH, J L et UNSWORTH, M H , 1990 - Principles of environmental physics Edward Arnold, London, 291 pp

PEARCY, R W , EHLERINGER, J , MOONEY, H A et RUNDEL, P W , 1991 - Plant physiological Ecology Field methods and instrumentation Chapman and Hall, London, 457pp

SALISBURY, F B et ROSS, C W , 1985 - Plant physiology, Wadsworth Publishing Company, Belmont, 540 pp

SIVAKUMAR, M V K , WALLACE, J S , RENARD, C , et GIROUX, C , 1991 - Soil water balance in the Sudano-Sahelian zone IAHS Publication n°199, 628 pp

### 5.3. Périodiques avec articles d'éco-physiologie pouvant être consultés.

ACTA ECOLOGICA

AGRICULTURAL AND FOREST METEOROLOGY

AGRONOMIE

ANNALES DES SCIENCES FORESTIERES

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

CAHIERS DE L'ORSTOM

ECOLOGICAL MONOGRAPH

ECOLOGY

FOREST SCIENCE

JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY

JOURNAL OF ARID ENVIRONMENT

JOURNAL OF ECOLOGY

PLANT, CELL and ENVIRONMENT

PLANT PHYSIOLOGY