

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

présentée et soutenue publiquement

par

NOUVELLON Yann

Le 22 Janvier 1999

**MODELISATION DU FONCTIONNEMENT DE
PRAIRIES SEMI-ARIDES ET ASSIMILATION DE
DONNEES RADIOMETRIQUES DANS LE MODELE**

Directeur de thèse : M. Yann KERR

JURY

**A. PERRIER
J. C. MENAUT
J.P. GASTELLU- ETCHEGORRY
A. BEGUE
B. SAUGIER
S. RAMBAL**

Président du Jury
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur

REMERCIEMENTS

Le travail présenté dans ce document a été réalisé au **CIRAD** et grâce à une **bourse CIRAD**, et je lui en suis infiniment reconnaissant.

Il s'inscrit dans le cadre d'une expérimentation internationale, l'expérimentation SALSA (Semi-Arid Land-Surface-Atmosphere experiment), à laquelle ont participé – et continuent de participer – de nombreux centres de recherche, français (en particulier l'ORSTOM, le CIRAD et le CESBIO), américains (en particulier l'USDA-ARS et l'Université d'Arizona) et mexicains (Université du Sonora et IMADES). Je tiens à remercier l'ensemble des personnes qui sont à l'origine ou qui se sont investies dans cette expérimentation qui aura représenté un contexte extrêmement favorable à de nombreuses et fortes interactions interdisciplinaires.

Agnès Bégué (CIRAD-AMIS), et **Yann Kerr** (CESBIO/CNES) sont directement à l'origine de cette thèse, en ont assuré le suivi et la direction, m'ont toujours encouragé et leurs conseils m'ont été précieux. Je leur en suis extrêmement reconnaissant, et leur adresse mes meilleurs sentiments.

Si l'on me demandait maintenant ce qui me paraît essentiel lorsqu'on se lance dans des recherches doctorales, je n'hésiterais pas dans mes réponses à mentionner le comité de thèse. Le mien était constitué, outre d'**A. Bégué** et de **Y. Kerr**, de **Richard Delécolle** (INRA), **Serge Rambal** (CEFE/CNRS), **Bernard Toutain** (CIRAD-IEMVT), **Serge Guillobez** (CIRAD-TERA), et **Ghani Chehbouni** (ORSTOM). A tous je leur dois beaucoup, pour leurs critiques et leurs conseils.

J'ai eu la chance de travailler très régulièrement avec **Danny Lo Seen** et **Serge Rambal**, en particulier sur les aspects de modélisation du fonctionnement hydrique et carboné des prairies, et calibration du modèle, et je dois dire que c'était avec le plus grand plaisir. Non seulement les discussions scientifiques étaient passionnantes, et leurs conseils précieux, mais ils sont de plus terriblement sympathiques. Je leur dois beaucoup, et leur adresse tous mes remerciements et sentiments les plus amicaux.

Lors de mes deux séjours de quatre mois chacun au Sonora, j'ai été accueilli par l'**ORSTOM**, le **CICTUS** (Université du Sonora) et l'**IMADES**. Merci à Mr. **Henri Poupon**, représentant ORSTOM au Mexique, et Mrs **Alejandro Castellano** (CICTUS) et **Hector Arias** (IMADES) pour avoir facilité ces séjours, et à toute l'équipe de bioclimatologues de l'ORSTOM-Hermosillo qui m'a reçu. Je voudrais tout particulièrement remercier **Ghani Chehbouni**, pour son accueil chaleureux et ses nombreux conseils. Il aura beaucoup contribué au bon déroulement de nos travaux, et considérablement favorisé les interactions interdisciplinaires et entre centres de recherches. Par ailleurs, en tant qu'invité, j'ai eu la chance de constater qu'en art culinaire il manipule et combine les ingrédients avec autant d'enthousiasme et de dextérité que les idées en recherche. Un grand Merci aussi à **Jean-Paul Lhomme**, co-directeur de thèse, qui m'a fait bénéficier de ses conseils et critiques en bioclimatologie, et à **Bruno Monteny**, qui a facilité l'acquisition des données de terrain en 1996.

Merci au CICTUS et à l'IMADES, qui nous ont réservé des espaces de travail dans leurs locaux. **Alejandro Castellano** a par ailleurs manifesté beaucoup d'intérêt pour nos recherches, et malgré un emploi du temps très chargé lié à ses responsabilités administratives, il est souvent intervenu pour s'assurer que le

travail puisse être réalisé dans les meilleures conditions. Il m'a en particulier permis d'avoir accès à divers instruments scientifiques à l'Université du Sonora, et deux de ses étudiantes de Master, **Gertrudis Yanes** et **Maria Martinez**, m'ont à plusieurs reprises aidé pour diverses mesures. Je leur adresse tous mes remerciements, et j'ai par ailleurs beaucoup apprécié leur gaieté.

Lors de l'expérimentation 1997, **Delphine Luquet** est venue au Mexique, et s'est intéressée de près aux touffes de *Bouteloua*, *Aristida* et *Eragrostis*. Elle a effectué des mesures extrêmement précises de la structure de la canopée de ces prairies mexicaines. De retour en France, ces mesures lui ont permis, en relation avec **Hervé Rey** et **Jean Dauzat** (CIRAD-AMIS), et à partir du logiciel AMAP, d'élaborer des maquettes numériques 3D de ces prairies. L'application du modèle ART de lancer de rayons sur ces maquettes ont conduit à des résultats très intéressants et à une bien meilleure connaissance des transferts radiatifs dans ces couverts hétérogènes. Ces résultats m'ont à maintes reprises été très utiles, et c'est donc un grand Merci que j'adresse à tous les trois.

L'**USDA-ARS-SWRC** (Southwest Watershed Research Center) m'a accueilli lors de deux séjours de un mois, et m'a transmis un important jeu de données qui m'a permis de valider le modèle de fonctionnement des prairies sur une période ininterrompue de 3 années. Ils ont par ailleurs manifesté beaucoup d'intérêt pour ces recherches, et m'ont donné l'opportunité de les poursuivre dans le cadre d'un post-doc. Je leur en suis extrêmement reconnaissant, et leur adresse tous mes remerciements, en particulier à **Mark Weltz**, **Susan Moran**, **Dave Goodrich**, **Jiaguo Qi**, **Bruce Goff** et **Phill Heilmann**.

Jean-Claude Lorente (CIRAD), et ma très chère épouse, **Elfy**, m'ont fourni une aide particulièrement précieuse pour la mise en page du document, sans laquelle je n'aurais jamais pu finir dans les temps. Encore une fois, tous mes remerciements, et mes sentiments les plus amicaux pour Jean-Claude.

Je suis très reconnaissant à **Jean-Claude Menaut** (CESBIO/CNRS) et à **Jean-Philippe Gastellu-Etchegorry** (CESBIO) d'avoir accepté d'être rapporteurs de thèse, et remercie l'ensemble du **Jury de thèse** qui m'a adressé des questions, critiques et remarques très constructives lors de la soutenance.

La **Maison de TéléDétection** à Montpellier offre un environnement de travail particulièrement agréable et favorable. Vous êtes nombreux à m'avoir apporté, occasionnellement, un petit coup de main. Je ne citerai pas de nom car la liste pourrait être longue, et c'est à l'ensemble du personnel de la MTD que j'adresserais un clin d'œil, et en particulier à toute l'équipe de Géotropiens. Au CIRAD, je voudrais aussi remercier **Florent Maraoux** et **Eric Malézieux** pour leurs encouragements.

Un grand clin d'œil à **Gilles Boulet**, également familier des prairies du bassin du San Pedro et camarade à l'enthousiasme débordant, ainsi qu'à **Julio César Rodriguez** et **Chriss Watts** (IMADES), avec qui nous avons passé d'excellentes soirées à Cananéa, après des journées «sur le terrain» bien remplies.

Enfin, le plus bel événement de l'année 1998 aura été pour moi la naissance de **Sarah**, et je ne manquerais pas de la remercier pour m'avoir tenu éveillé lors des nuits des trois derniers mois de rédaction...

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 : CADRE ET PROBLÉMATIQUE DE L'ÉTUDE	
I. L'EXPÉRIMENTATION SALSA	3
II. LE CONTEXTE CLIMATIQUE ET PHYTOGÉOGRAPHIQUE	3
II.1. Introduction	3
II.2. Climat	4
II.3. Sols et principales caractéristiques de la végétation	7
III. LES PRAIRIES SEMI-ARIDES, DES ÉCOSYSTÈMES FRAGILES	8
IV. TÉLÉDÉTECTION ET ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE : DIFFÉRENTES APPROCHES	10
IV.1. Introduction	11
IV.2. Méthodes empiriques et semi-empiriques	11
IV.3. Méthodes combinant modèles de fonctionnement et données satellites	12
CHAPITRE 2 : LA MODÉLISATION	
I. MODELISATION DU FONCTIONNEMENT DES PRAIRIES SEMI-ARIDES	19
I.1. Introduction	19
I.2. Objectifs, principaux compartiments et structure du modèle	19
I.3. Sous-modèle de croissance de la plante	23
I.4. Le bilan hydrique	38
II. CHOIX D'UN MODELE DE REFLECTANCE	48
II.1. Introduction	48
II.2. Différentes approches pour modéliser la réflectance des couverts végétaux	48
II.3. Description de l'approche retenue	50
III. PRINCIPAUX PARAMETRES ET VARIABLES D'ENTREE	57
CHAPITRE 3 : ACQUISITION ET TRAITEMENT DES DONNÉES	
I. LES DONNEES EXPERIMENTALES	59
I.1. Rappel des objectifs	59
I.2. Description des sites	60
I.3. Evolution temporelle des biomasses épigées	63
I.4. Macrostructure du couvert : mesures des densités de touffes	65
I.5. Mesures des surfaces spécifiques : SLAg et SLAd et estimations du LAI	66
I.6. Microstructure du couvert : distribution des angles foliaires (LAD) et répartition de la surface foliaire dans les touffes	68
I.7. Distribution de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur :	72
I.8. Acquisition et traitement des données radiométriques de terrain	75
II. LES DONNEES « DERIVEES » : LES COEFFICIENTS D'EXTINCTION.	79
II.1. Notion de fréquence de trous	79
II.2. Mesures : Le LAI2000	80

II.3. Estimation des coefficients d'extinction par modélisation des transferts radiatifs	88
II.4. Comparaisons mesures-simulations	91
II.5. Conclusions	96

CHAPITRE 4 : VALIDATION ET DISCUSSION DES MODELES

I. VALIDATION DU MODELE DE FONCTIONNEMENT	97
I.1. Données météorologiques et mise en œuvre du modèle	97
I.2. Résultats des simulations	100
I.3. Discussion	106
II. VALIDATION DU MODELE DE REFLECTANCE	109
II.1. Propriétés optiques des feuilles	109
II.2. Comparaison des réflectances bidirectionnelles simulées et mesurées	110
II.3. Comparaison des réflectances simulées et mesurées le long des transects	112

CHAPITRE 5 : TEST D'ASSIMILATION DE DONNEES RADIOMETRIQUES DE TERRAIN

I. INTRODUCTION	115
II. VALIDATION DU MODELE COUPLE DE FONCTIONNEMENT ET DE REFLECTANCE	116
III. CHOIX DES PARAMETRES / CONDITIONS INITIALES A RE-CALIBRER / RE-INITIALISER	117
III.1. Méthodologie pour l'assimilation et choix de l'algorithme de minimisation	119
III.2. Résultats	119
IV. CONCLUSIONS	123

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES 125

Annexes

- Annexe 1 : Article I soumis à « Agricultural and Forest Meteorology »
- Annexe 2 : Article II soumis à « Remote Sensing of Environment »
- Annexe 3 : Article présenté à IGARSS'98
- Annexe 4: Localisation des principaux sites de mesure avec le LAI2000
- Annexe 5: Fractions cumulées de la surface foliaire en fonction de la hauteur,
pour 4 espèces dominantes et à différents stades phénologiques

Références bibliographiques

Liste des illustrations

INTRODUCTION

Les zones arides et semi-arides représentent près du tiers des surfaces émergées (Branson, 1972). Leurs écosystèmes, souvent utilisés pour l'élevage extensif, se trouvent en équilibre fragile, facilement rompu par des changements climatiques, ou par une gestion inadaptée. Ces ruptures d'équilibre conduisent à des réactions en chaîne : diminution du couvert végétal et de la productivité, augmentation de l'érosion, perturbations des processus hydrologiques, pouvant conduire en retour à des modifications du climat régional.

Ces dynamiques résultent d'interactions multiples entre milieu physique, biologique et facteurs anthropiques. Comprendre ces interactions est nécessaire pour anticiper la réponse des écosystèmes sous différentes contraintes anthropiques ou climatiques, et proposer des pratiques de gestion en connaissance de cause.

Le problème n'est cependant pas simple :

- d'une part en raison de la multiplicité des processus mis en jeu, impliquant l'intégration de connaissances issues de nombreuses disciplines scientifiques (e.g. hydrologie, écologie, micrométéorologie),
- d'autre part, parce que les mécanismes considérés opèrent à différentes échelles de temps et d'espace, impliquant harmonisation et intégrations spatio-temporelles (Reynolds et Acock, 1985 ; Jarvis et Mc Naughton, 1986 ; Rambal, 1992 ; Menaut, 1992).

Pour appréhender ces difficultés, deux outils apparaissent incontournables : la modélisation et la télédétection :

- les modèles de fonctionnement des couverts végétaux prennent en compte de manière simplifiée les interactions entre milieu physique et biologique pour décrire les échanges de masse (eau, CO₂,...) et d'énergie à l'interface sol-plante-atmosphère. Ils permettent en particulier de simuler la production de biomasse en fonction des conditions environnementales. Généralement conçus à l'échelle locale, se pose le problème de leur extension spatiale ;
- quant aux données radiométriques collectées par les satellites d'observation de la terre à différentes résolutions spectrales, spatiales et temporelles, elles constituent potentiellement une source d'information très riche pour l'extension spatiale des modèles de fonctionnement.

L'utilisation d'informations radiométriques en liaison avec la modélisation du fonctionnement des couverts végétaux peut être envisagée de différentes manières. Dans cette étude, nous nous intéresserons à l'une des possibilités : l'utilisation de données radiométriques courtes longueurs d'ondes pour ajuster des paramètres ou des conditions initiales du modèle qui sont critiques pour sa spatialisation.

L'étude s'intègre dans le cadre d'une expérimentation internationale, l'expérimentation SALSA, qui fait suite aux expérimentations Monsoon'90 et Walnut Gulch'92, et concerne les prairies semi-arides pérennes du nord-Mexique / sud-ouest des Etats-Unis.

- Ces contextes expérimentaux et phytogéographiques sont présentés dans le **premier chapitre**. Ce chapitre a aussi pour but de décrire différentes approches d'estimation de la productivité primaire à partir de données satellitaires, et de préciser la problématique et les objectifs de l'étude.
- Le **deuxième chapitre** concerne le développement d'un modèle de bilan hydrique et carboné des prairies, et d'une méthodologie pour simuler la réflectance du couvert.
- Des mesures expérimentales sont nécessaires pour paramétrer puis évaluer les modèles de fonctionnement et de transfert radiatif. Les mesures utilisées pour la paramétrisation du modèle de fonctionnement ont été effectuées sur plusieurs sites au Mexique en 1996 et 1997. Pour la validation du modèle, nous avons utilisé un jeu de données obtenu par l'USDA-ARS entre 1990 et 1992, sur le site Kendall, en Arizona. Ces sites d'étude expérimentaux, les mesures effectuées, et les méthodologies développées pour déterminer la valeur de certains paramètres sont exposés dans le **chapitre III**.
- **Dans le chapitre suivant**, le modèle de fonctionnement des prairies est testé sur une période pluri-annuelle, sur le site Kendall. Le modèle est évalué en comparant les simulations à certaines variables d'état mesurées. Ces résultats sont également exposés dans un article présenté en annexe I, suivi d'un deuxième article, en annexe II, dans lequel sont quantifiés, sur la période couverte par les simulations, les variations temporelles des efficacités de conversion du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) intercepté par ces prairies, ainsi que les effets des principaux facteurs environnementaux et phénologiques responsables de ces variations.

Le chapitre IV concerne aussi l'évaluation du modèle de réflectance.

- **Dans le dernier chapitre**, les modèles de fonctionnement et de réflectance sont « couplés ». Ce couplage nous permet de tester des possibilités de recalibration / réinitialisation du modèle à partir de données radiométriques de terrain.

CHAPITRE 1

CADRE ET PROBLEMATIQUE DE L'ETUDE

I. L'EXPERIMENTATION SALSA

Le principal but de l'expérimentation SALSA (Semi-Arid Land-Surface-Atmosphere experiment), dans laquelle s'intègre cette étude, est de comprendre les **interactions complexes entre processus hydrologiques, écologiques et météorologiques** intervenant en zones semi-arides.

Le bassin du San Pedro, situé dans le nord-est du Sonora, sud-est de l'Arizona a été choisi pour mener cette expérimentation, forcément multidisciplinaire, et dont l'objectif de base est de comprendre, modéliser et prédire les conséquences de changements naturels ou induits par l'homme sur le bilan hydrique de l'ensemble du bassin et sur sa diversité écologique, et ceci aux divers échelles de temps, allant de l'événement jusqu'à la décennie et plus (Goodrich, 1994 ; Goodrich et al., 1998).

Plus spécifiquement, un des objectifs de l'expérimentation SALSA concerne le développement de méthodes permettant de simuler à diverses échelles spatio-temporelles le bilan hydrique et carboné des principaux écosystèmes présents sur le bassin.

II. LE CONTEXTE CLIMATIQUE ET PHYTOGEOGRAPHIQUE

II.1. Introduction

Le bassin du San Pedro chevauche la frontière entre le Sonora et l'Arizona (Figure 1-1). La « rivière » San Pedro, dont la plupart des affluents ne coulent qu'occasionnellement après de fortes pluies, prend sa source près de Cananea, au Mexique, et s'écoule vers le nord pour se jeter dans la rivière « Gila », puis dans le Colorado. Le bassin comprend typiquement une zone de plaines d'origine alluviale bordée d'étroites chaînes montagneuses. Les plaines se situent à une altitude variant entre 1500 m dans la partie amont du bassin et 1000 m dans la partie aval, tandis que les sommets des montagnes atteignent 3000 m.

Il s'agit donc d'une zone avec un relief marqué et avec d'importantes variations altitudinales des conditions météorologiques et des communautés végétales. Les parties les plus élevées des chaînes montagneuses sont principalement recouvertes par des forêts de conifères qui laissent progressivement place à des formations dominées par des chênes (*Quercus arizonica*, *Q. emoryi*, et *Q. oblongifolia* principalement) et des genévriers. Dans le bas flanc des montagnes, ces espèces sont progressivement remplacées par diverses espèces de mimosacées (principalement *Prosopis juliflora*) et de broméliacées (e.g. *Yucca elata*). Succèdent enfin des steppes herbacées qui occupent l'essentiel des plaines lorsqu'elles ne sont pas remplacées par des steppes arbustives dominées par quelques mimosacées (*Prosopis juliflora*, *Acacia sp.*,...) ou zygophyllacées (*Larrea tridentata*, *L. divaricata*, ...).

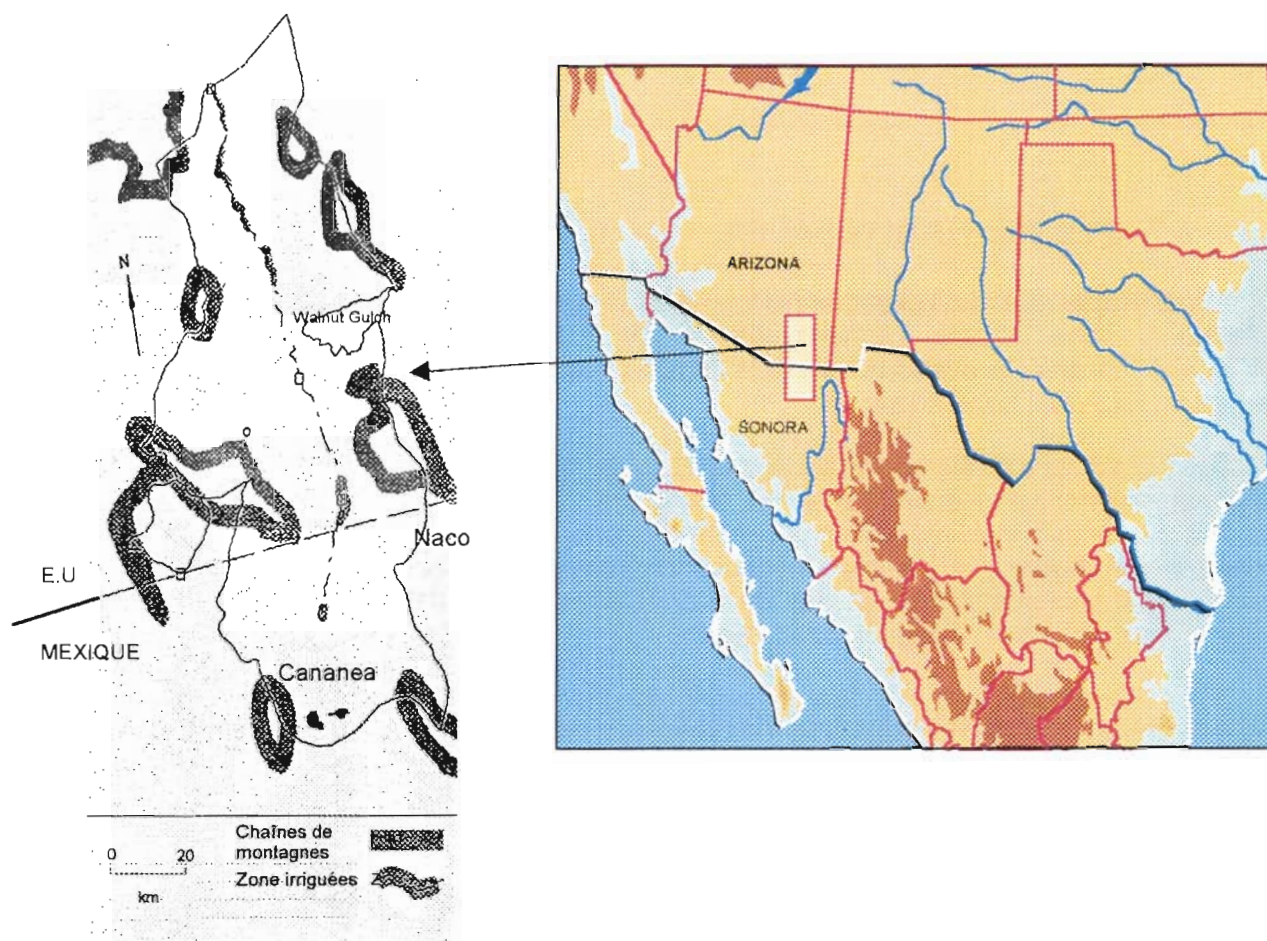


Figure 1-1 : Localisation du bassin du San Pedro (d'après Goodrich, 1994)

Dans cette étude, nous nous intéresserons **aux steppes herbacées**, donc aux zones de plaines. Les données météorologiques présentées ci-dessous ont été obtenues à partir de stations localisées en plaine. La distinction est importante car dans le bassin, les précipitations, par exemple, peuvent varier d'un facteur trois avec l'altitude (Goodrich, 1994).

II.2. Climat

La zone d'étude se situe à la limite des « déserts » du Sonora et du Chihuahua, dont elle se distingue par de plus faibles températures et une aridité moindre en raison de son altitude plus élevée (figure 1-2).

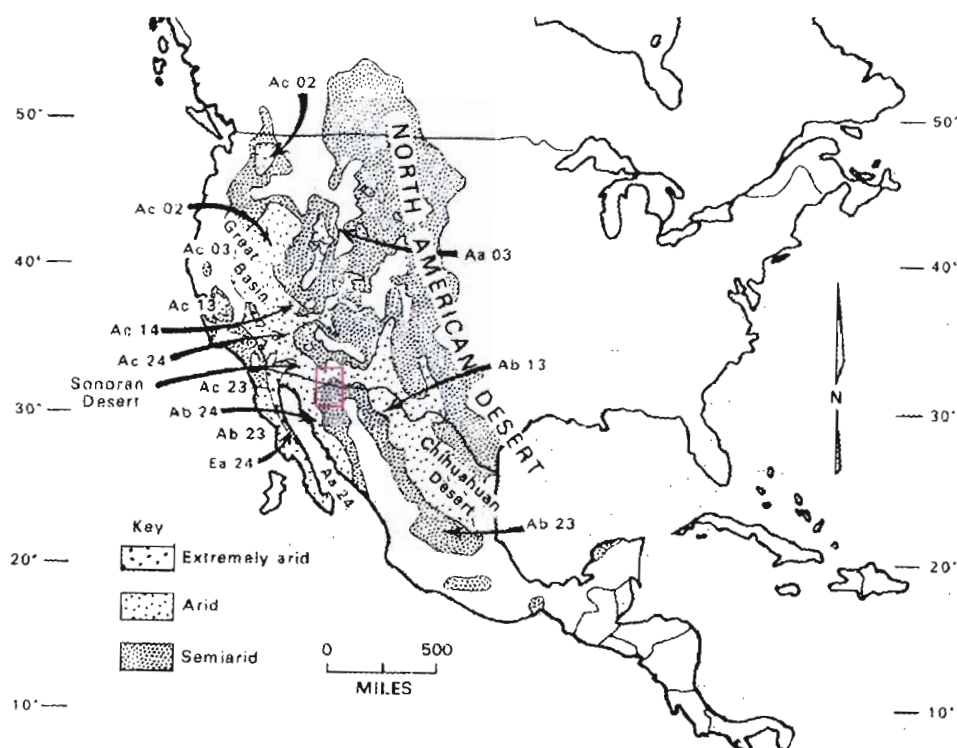


Figure 1-2 Carte des zones arides et semi-arides d'Amérique du Nord (d'après Meig, 1953 cité par Mc Ginnies, 1985).

Les **précipitations** sont caractérisées par une forte variabilité spatiale et temporelle (Figure 1-3).

Le total annuel varie entre 250 et 600 mm et on observe une répartition bimodale au cours de l'année :

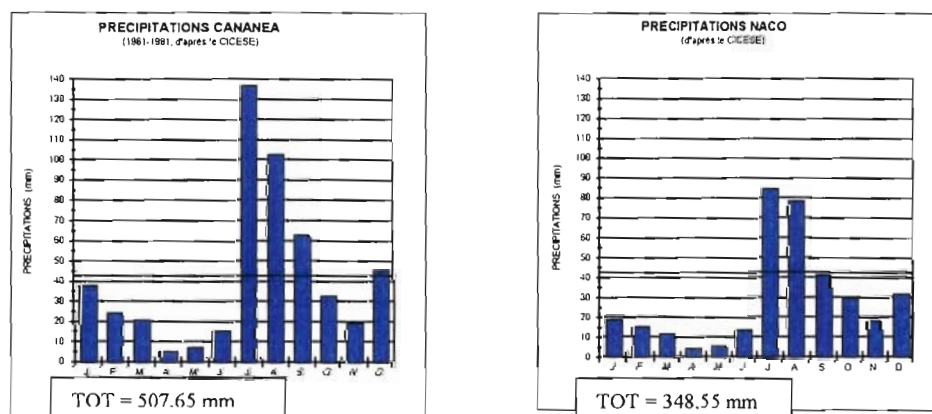


Figure 1-3 : Précipitations mensuelles moyennes entre 1961 et 1981 à Cananéa (1600m) et Naco (1390 m)

- 65% d'entre elles ont lieu entre juillet et septembre (« monsoon season ») et sont alors caractérisées par des pluies convectives, souvent de forte intensité et localisées spatialement (Osborn et al., 1972). Elles résultent de masses d'air instables provenant du Golfe du Mexique et de l'est du Pacifique (Stensrud et al., 1995).
- Le reste des précipitations se produit principalement en hiver (pluies et occasionnellement neige), de décembre à mars et résulte de systèmes frontaux (masses d'air provenant du Pacifique Nord). Elles sont caractérisées par leur longue durée, leur large extension spatiale, et leur faible intensité (Sellers et Hill, 1974). Les mois d'avril, mai et juin sont les mois qui reçoivent le moins de précipitations et comptabilisent à eux trois seulement 6% des précipitations annuelles (Goodrich, 1994).

La région est caractérisée par un **ensoleillement** particulièrement élevé (Figure 1-4) en raison de facteurs astronomiques (rayonnement global extraterrestre élevé) et atmosphériques (forte transmission atmosphérique). Le rayonnement global moyen au cours de l'année est de $20.3 \text{ MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ avec un maximum en juin ($27. \text{ MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) et un minimum en décembre ($11.5 \text{ MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$). La transmission atmosphérique, dont la valeur annuelle moyenne est de 0.64, est minimale pendant les deux saisons des pluies (0.58 en août et décembre) et maximale pendant les mois ayant les plus faibles humidités relatives (avril, mai, juin avant la saison des pluies d'été, puis en octobre) avec un pic en avril (0.72).

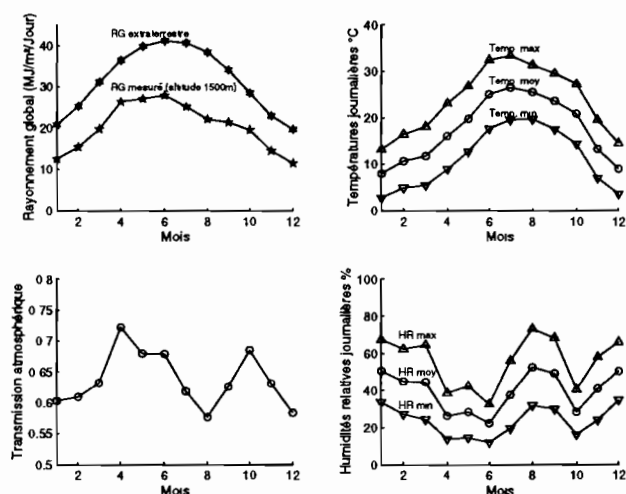


Figure 1-4 : Moyennes mensuelles (1991-1996) des rayonnements globaux, transmissions atmosphériques et des températures et humidités relatives journalières (site Kendall, bassin du Walnut Gulch, Arizona, 31°43'N, 110°W, 1526m)

Les **températures** sont marquées par une importante amplitude : en juillet les températures journalières moyennes sont de 26.5°C avec des maxima de l'ordre de 41°C , et elles ne sont que de 8.0°C en janvier avec des minima de -9°C . La température annuelle moyenne est de 17.5°C , et environ 35 jours par an, durant les mois de décembre à mars, les températures descendent en dessous de 0°C .

Le climat est également marqué par de très faibles **humidités relatives** : l'humidité relative moyenne est de 39.6%, avec un minimum en juin (22.2%) et des maxima en août et janvier (52.5% et 50.5% respectivement).

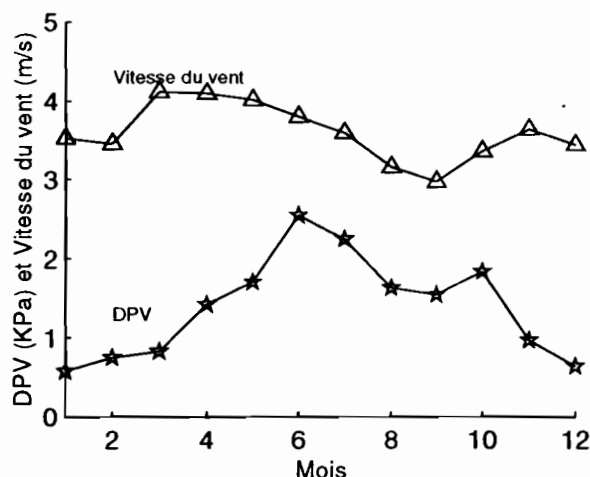


Figure 1-5 : Moyennes mensuelles des vitesses journalières du vent et des déficits de pression de vapeur saturante (1991-1996 ; site Kendall, Arizona, 31°43'N, 110°W, 1526m)

Ces différents facteurs (rayonnement global élevé, humidités relatives faibles) associés avec une vitesse du vent non négligeable (voir Figure 1-5 : moyenne annuelle de 3.6 m s^{-1}) conduisent à d'importantes évapotranspirations potentielles dépassant largement, pendant tous les mois de l'année, les apports des précipitations. Le trait essentiel du climat est donc son aridité (semi-aridité), et sa saisonnalité (précipitations, températures) contraignant ainsi les cycles de croissance des végétaux.

II.3. Sols et principales caractéristiques de la végétation

Les sols dans les plaines se sont formés à partir de matériaux d'origine alluvionnaire arrachés aux montagnes voisines lors du Pléistocène (McAuliffe, 1995). Ils sont argilo-sableux à sablo-argileux, avec des proportions d'argile variant de 10-20% dans les premiers centimètres à 25-50% vers 60 cm, et renferment généralement des proportions assez importantes de petits cailloux (souvent de l'ordre de 10 à 30%). Ils sont également caractérisés par l'existence fréquente d'une couche indurée à base de carbonate de calcium (« caliche »), à une profondeur variable, généralement vers 40-50 cm, et qui limite le développement racinaire.

Avant l'arrivée des Européens, ces plaines étaient dominées par des prairies semi-arides. Dans les zones peu dégradées, elles constituent encore **la végétation** dominante, et sont utilisées pour l'élevage (bovins). Elles sont constituées presque exclusivement d'espèces pérennes de type C4. Les graminées annuelles, graminées de type C3, ou dicotylédones herbacées sont très peu représentées.

En fonction des conditions topographiques et pédologiques, plusieurs types de prairies peuvent être rencontrées :

- Dans les bas-fonds, où l'on a des accumulations d'humidité et de sels, les sols d'origine colluviale sont plus profonds, plus argileux et sont caractérisés par une aération et un drainage interne déficients et par de fortes concentrations en sel. On y rencontre des prairies dominées par des espèces halophiles, soit par *Sporobolus wrightii* (zacaton) ou *S. aeroides*, soit par *Hilaria mutica* (tobosa). Dans les deux cas, ces graminées sont peu appréciées par le bétail en partie à cause de la rugosité de leur feuilles. Malgré leur faible valeur fourragère, elles

présentent un intérêt pour les éleveurs car elles peuvent se maintenir vertes plus longtemps, et la biomasse sèche accumulée sur pied peut être utilisée en période de déficit fourrager. Ces prairies couvrent cependant des surfaces très faibles.

- Les plateaux et versants, soit l'essentiel des surfaces, sont occupés par des prairies largement dominées par le genre *Bouteloua* (sf. *Eragrostideae*, Tribu *Chlorideae*), et particulièrement par l'espèce *B. gracilis*. Ce sont ces prairies qui feront l'objet de cette étude.

Le terme « prairie » est abusif pour désigner ces formations dont le couvert est rarement « fermé » (recouvrement généralement inférieur à 40%) ; l'appellation « steppe herbeuse » donnée aux couverts discontinus serait plus adaptée. Ces formations sont floristiquement rattachées aux « shortgrass ecosystems » de la grande plaine centrale des Etats-Unis, appelées ainsi en raison de la très faible taille des espèces dominantes (10 à 20 cm), dont la principale espèce est *B. gracilis*. Une différence cependant par rapport aux « shortgrass prairies » de la plaine centrale des Etats-Unis réside dans la quasi absence, dans notre zone d'étude, d'espèces de type C3 telles que *Agropyron smithii* qui peuvent représenter, dans les « shortgrass prairies » les plus septentrionales, un pourcentage non négligeable de la biomasse.

Les principales espèces rencontrées sont, outre *B. gracilis*, *B. repens* (= *B. filiformis*), *B. hirsuta*, *B. eriopoda*, *B. chondrosioides*, *B. curtipendula*, *B. rothrockii*, *Hilaria belangeri*, diverses espèces d'*Aristida* dont les plus fréquentes sont *A. terniceps* et *A. hamulosa*, et diverses espèces d'*Eragrostis*, particulièrement *E. intermedia*. L'importance relative de ces différentes espèces dépend beaucoup des conditions topographiques et pédologiques, de l'historique des pâturages et de leur état de dégradation. Ainsi par exemple *B. curtipendula* sera surtout présente sur les sols rocailleux dans les pentes au dessus des bas-fonds, *B. hirsuta*, *B. chondrosioides* et *Hilaria belangeri* sont souvent rencontrés sur les sols les plus acides, tandis que *B. eriopoda* préfère des sols avec des PH plus élevés. L'abondance de *B. repens*, *B. rothrockii*, et *Hilaria belangeri* augmente dans les zones dégradées ayant subi un pâturage pendant de longues années (Canfield, 1948; Bock et Bock, 1991). La qualité fourragère des *Bouteloua* est considérée comme excellente; le genre *Aristida* présente une qualité fourragère moindre en raison d'une plus faible palatabilité. Enfin, la qualité fourragère d'*Hilaria belangeri* est considérée comme bonne.

Toutes ces espèces sont pérennes et de type C4. Environ 90% de leur production a lieu pendant la période humide estivale, entre juillet et septembre (Martin, 1975 ; Cable, 1975), tandis que les pluies hivernales sont peu utilisées en raison des faibles températures.

III. LES PRAIRIES SEMI-ARIDES, DES ECOSYSTEMES FRAGILES

Depuis la fin du siècle dernier, on a assisté dans le nord du Sonora et le sud-est de l'Arizona à une très forte diminution de la productivité des prairies et simultanément à la transformation de milliers d'hectares d'entre elles en steppes arbustives (Canfield, 1948 ; Glendening, 1952 ; Humphrey et Mehroff, 1958 ; Hastings et Turner, 1965 ; Cox et al., 1993, Barhe, 1995). Les principales espèces invasives sont surtout des mimosacées (*Prosopis juliflora*, *Acacia gregii*, *Acacia constricta*, *Mimosa biuncifera*, *Calliandra eriophylla*), zygomphylacées (*Larrea tridentata*, *Larrea divaricata*) et astéracées (*Senecio longilobus*, *Baccharis* sp.). Ce processus de dégradation des prairies et d'invasion par des espèces arbustives semble avoir été particulièrement marqué au début du siècle, et avait conduit aux Etats-Unis au « Taylor Grazing Act » dont l'objectif était de limiter le pâturage (Barhe, 1995) ;

mais ce phénomène est toujours d'actualité et est source d'une grande inquiétude en raison de son impact économique et écologique.

Les principaux facteurs mis en cause sont le surpâturage, les changements climatiques, et surtout l'interaction de ces deux facteurs (Hastings et Turner, 1965).

Le **surpâturage** agirait en réduisant la vigueur des graminées et leur compétitivité vis à vis des espèces arbustives. Glendening et Paulsen (1955) ont montré que lorsque la couverture graminéenne était réduite par le pâturage, la germination et l'établissement des mesquites (*Prosopis juliflora*) étaient favorisés. Pour cette espèce, le bétail joue aussi un rôle de dissémination des graines tandis que le passage dans le tube digestif favorise leur scarification. La diminution de la couverture graminéenne et la compaction par le piétinement conduiraient aussi à une plus forte aridité en raison d'une moindre infiltration, et à une augmentation de l'érosion.

Le **climat** a également été mis en cause dans le processus de dégradation des pâturages suite à diverses observations telles que celles de Smith et Schmutz (1975) qui montrent que même en absence de pâturage, des diminutions de productivité des prairies et leur envahissement par des espèces arbustives peuvent avoir lieu. En même temps, l'analyse des données météorologiques recueillies dans la région au cours de ce siècle font apparaître, depuis la fin du siècle dernier, une légère diminution des précipitations annuelles, mais surtout une augmentation de leur irrégularité et une importante augmentation des températures annuelles. Ces changements conduiraient à une aridité accrue qui affecterait particulièrement les espèces herbacées.

Les modifications des états de surface, et particulièrement la diminution de la couverture graminéenne due au surpâturage et aux modifications du climat auraient en retour des effets non négligeables sur les processus hydrologiques et le climat local et régional. Dans la zone d'étude, le pâturage est actuellement plus intensif au Mexique qu'aux Etats-Unis ce qui se traduit par de plus faibles taux de couverture au Mexique ; en comparant 30 années d'archives météorologiques provenant de part et d'autre de la frontière, Balling (1988) constatent après avoir pris en compte les différences d'élévation et de latitude, que les moyennes mensuelles des températures journalières maximales étaient supérieures de 2.5°C au Mexique qu'aux Etats-Unis, pendant la période estivale, alors qu'aucune différence n'était observée concernant les précipitations. Ces résultats ont été par la suite confortés par les observations micro-météorologiques de Bryant et al. (1990) effectuées de part et d'autre de la frontière, sur des sites très pâturés au Sonora, et modérément pâturés en Arizona. Ces observations ont montré que sur les sites très pâturés, où le recouvrement par les graminées était faible, les sols en surface s'asséchaient plus vite après une pluie, conduisant quelques jours après l'événement pluvieux à de moindres évapotranspirations, à des flux de chaleurs sensibles plus élevés, et des températures de surface et de l'air supérieures à celles observées sur les prairies modérément pâturées, de 7°C et 2°C respectivement.

Des changements hydrologiques et écologiques similaires à ceux observés dans le bassin du San Pedro touchent également d'autres régions semi-arides des Etats-Unis telles que le Nouveau Mexique (Buffington et Herbel, 1965), le Texas (Brown et Archer, 1989), et la grande plaine centrale des Etats-Unis, ainsi que le Mexique et d'autres pays du monde. L'amélioration des politiques de gestion des pâturages et le développement de moyens rapides permettant de suivre sur de grandes superficies l'état des prairies apparaissent donc comme des priorités. En particulier, la possibilité d'avoir des estimations spatialisées de la production des pâturages constitue une information essentielle permettant de proposer aux gestionnaires des prairies, des charges en animal qui soient en adéquation avec la production (COTECOCA-SAG, 1974; West et Lauenroth, 1983 ; Tueller, 1989).

En raison des interactions multiples entre processus hydrologiques, érosion des sols, production végétale, climat et pâturage par les animaux domestiques, on s'oriente de plus en plus vers la création de **modèles** appréhendant l'ensemble de ces interactions, afin de fournir une base solide pour la prise de décisions, de prévoir l'impact de l'application d'une pratique de gestion ou de changements climatiques et environnementaux. Ces modèles comprendraient typiquement un module gérant l'hydrologie de surface-érosion des sols, un module simulant le fonctionnement de la plante et la production primaire, et un module concernant l'interface prairie/bétail et la production animale (Hanson et al., 1988 ; Rice et al., 1983).

Ces modèles sont destinés à fournir des informations aux échelles intéressant les différents utilisateurs : des échelles inférieures au ranch pour l'éleveur, le bassin versant pour l'hydrologue, et la région pour les organismes gestionnaires. De même, ces modèles appliqués à l'échelle de la région, pourraient fournir des variables d'état relatives aux états des surfaces (LAI, hauteur du couvert, albedo, humidités du sol) et des bilans hydrologiques des bassins versants susceptibles d'intéresser les météorologues chargés d'étudier les effets des changements des états de surface sur le climat régional. La réussite de ces modèles dépend en grande partie de leur capacité à bien gérer les problèmes de changements d'échelles, les processus hydrologiques et biophysiques intervenant aux échelles les plus fines devant être intégrés pour évaluer leurs effets aux échelles plus larges (Le Roux, 1995).

C'est dans la perspective du développement d'un tel modèle pour la gestion des prairies semi-arides que s'inscrivent ces recherches. Notre objectif dans le cadre de ce travail se limitera à l'établissement d'un modèle de fonctionnement de la plante et de bilan hydrique du sol. Destiné à simuler la production primaire sur de grandes superficies, nous nous intéresserons aux possibilités de spatialisation du modèle. Vis-à-vis de cet objectif, le recours aux informations spatiales et temporelles fournies par les satellites d'observation de la terre apparaît incontournable, en raison de la rareté, par ailleurs, des informations spatialisées : celles-ci se limitent souvent à des cartes de sol pouvant être numérisées et intégrées dans des systèmes d'information géographique.

IV. TELEDETECTION ET ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE : DIFFERENTES APPROCHES

IV.1. Introduction

Les instruments à bord des satellites d'observation de la terre mesurent des flux de rayonnement électromagnétiques réfléchis ou émis, dans différentes régions spectrales et à diverses résolutions spatiales et temporelles. La possibilité de relier ces mesures physiques à des grandeurs biophysiques caractérisant les surfaces observées, par des relations empiriques ou des modèles physiques, ont conduit au cours des dernières années au développement de nombreuses approches permettant de spatialiser des modèles de fonctionnement de divers écosystèmes ou agrosystèmes, et d'obtenir des estimations de leur production primaire.

IV.2. Méthodes empiriques et semi-empiriques

Les premières méthodes d'estimation de la production primaire à partir d'informations fournies par les satellites se basaient sur de simples relations empiriques entre la production primaire saisonnière et le cumul d'indices de végétation obtenus par diverses combinaisons de canaux spectraux (principalement dans le domaine du visible et du proche infra-rouge).

L'existence de telles corrélations avaient d'abord été rapportée par Tucker et al. (1981, 1985) et Goward et al. (1985) puis confirmée dans le cas des prairies semi-arides par Diallo et al. (1991), Wylie et al. (1991), Prince (1991a). Cependant, ces dernières études ont aussi montré que les relations linéaires obtenues empiriquement dépendaient de la saison de croissance ou de la région, limitant ainsi l'applicabilité de la méthode.

Une deuxième approche consiste à estimer la production primaire à partir du modèle semi-empirique de Monteith (Monteith, 1972, Monteith, 1977) selon lequel la production primaire nette P_n ($g\ MS\ m^{-2}$) est calculée comme le produit du Rayonnement Photosynthétiquement Actif [PAR : rayonnement entre 400 et 700 nm ; McCree (1972)] absorbé par le couvert et l'efficacité avec laquelle les plantes transforment cette énergie en biomasse sèche :

$$P_n = \int_t \varepsilon_n \cdot f_{APAR} \cdot \varepsilon_c \cdot R_g \cdot dt$$

Équation 1-1

où

- R_g ($MJ\ m^{-2}$) est le rayonnement global incident (rayonnement entre 300 et 3000 nm) ;
- ε_c est l'efficacité climatique (rapport entre le PAR et le rayonnement global) dont la valeur est généralement comprise entre 0.4 et 0.5 ;
- f_{APAR} est la fraction du PAR incident absorbé par le couvert ;
- ε_b est l'efficacité de conversion de l'énergie absorbée en matière sèche [$g\ MS\ (MJ\ APAR)^{-1}$].

L'utilisation de ce modèle en relation avec l'observation satellitaire se justifie par l'existence de relations quasi linéaires entre f_{APAR} et des combinaisons de canaux spectraux. L'existence de telles relations a en particulier été montrée pour des indices de végétation tels que le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index = $(\rho_{NIR} - \rho_R) / (\rho_{NIR} + \rho_R)$) où ρ_{NIR} et ρ_R représentent respectivement les réflectances dans le proche infra-rouge et le rouge) ou le SR (Simple Ratio = ρ_{NIR} / ρ_R) par Kumar et Monteith (1982), Asrar et al. (1984), Gallo et al. (1985), Sellers (1987).

Cette méthode est particulièrement attractive en raison de sa simplicité et a donné lieu à de multiples applications aussi bien pour des couverts naturels (e.g. Loudjani, 1993) que pour des cultures (e.g. Bégué, 1991; Leblon et al., 1991; Ouaidrari, 1994). Elle présente cependant un certain nombre d'inconvénients qui limitent son application et affectent la précision des estimations : d'une part, la relation entre indice de végétation et f_{APAR} est sensible à certains paramètres structuraux du couvert (e.g. Bégué et al., 1991), aux caractéristiques spectrales du sol sous-jacent, aux effets bi-directionnels (e.g. Myneni et Williams, 1994) et à l'abondance de biomasse morte dans le couvert (Gamon et al., 1995). Des précautions doivent donc être prises afin de prendre en compte ces effets. La principale limite est cependant liée à une connaissance imprécise des valeurs d'efficacité de conversion ε_b : ces efficacités sont connues pour varier de manière importante en fonction de l'environnement physique, de la phénologie et des compositions floristiques (e.g. Green, 1987 ; Steinmetz et al., 1990 ; Prince, 1991b ; Leblon et al., 1991 ; Hanan et al., 1995 ; Leroux et al., 1997). Dans le cas des prairies semi-arides, peu de données concernant ces efficacités sont disponibles dans la littérature, et leurs variations saisonnières, interannuelles et spatiales sont peu connues, conduisant ainsi à des erreurs importantes dans les estimations de production primaire. Des améliorations peuvent cependant être apportées par la prise en compte de manière empirique de l'effet de certains facteurs environnementaux

sur l'efficacité de conversion, par exemple en calculant des indices de stress thermiques ou hydriques à partir de données météorologiques et/ou satellitaires (e.g. Ouaidrari, 1994 ; Potter et al., 1993 ; Prince et Goward, 1995).

IV.3. Méthodes combinant modèles de fonctionnement et données satellitaires

IV.3.1. Différentes approches

Le paragraphe précédent montre que le recours à des modèles très simples peut aussi renvoyer à de multiples difficultés, et affecter de manière importante la précision des estimations. Les modèles biophysiques, prenant en compte les principaux processus impliqués dans le fonctionnement de la plante (flux de masse et d'énergie entre sol, plante et atmosphère, photosynthèse, allocation des assimilats entre les différents organes, respiration, sénescence, ...) permettent de prendre en compte les effets de la phénologie et des principaux facteurs environnementaux sur la croissance, et conduisent à une amélioration du réalisme des simulations s'ils sont correctement paramétrés. Ils ont en outre l'avantage de donner une description du système beaucoup plus complète, simulent un grand nombre de variables d'état telles que le LAI, l'état hydrique des plantes, l'humidité du sol, et sont donc en général d'un intérêt supérieur pour le gestionnaire. En revanche, ces modèles qui ont souvent été conçus et validés à l'échelle de la station, sont en général difficiles à spatialiser en raison d'un nombre important de paramètres d'entrée souvent peu connus spatialement. Les données satellitaires en donnant accès de manière indirecte à certaines grandeurs caractérisant le milieu (Figure 1-6) peuvent s'avérer utiles à ce niveau.

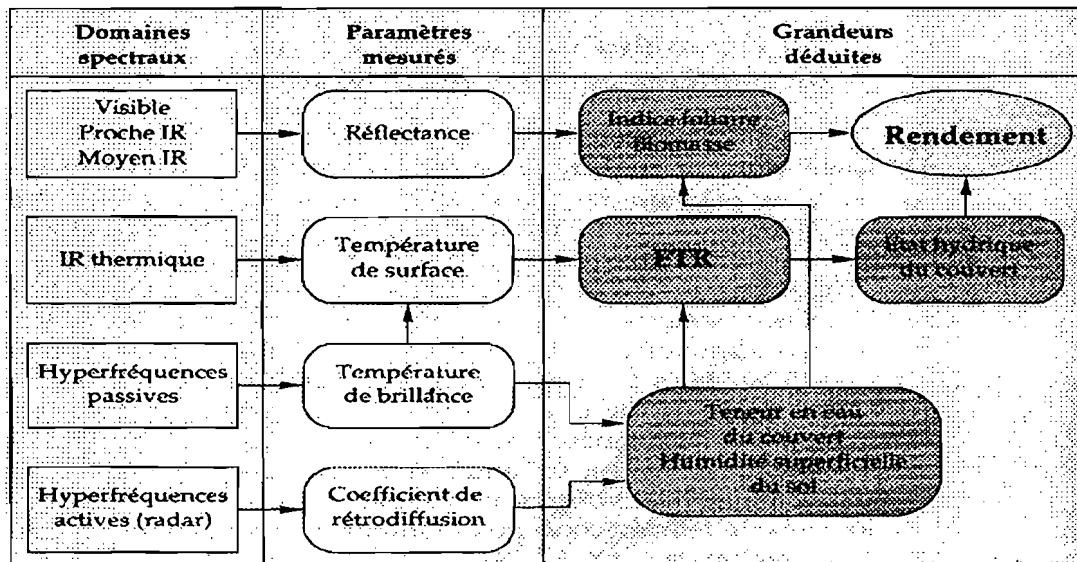


Figure 1-6 : Relation entre les paramètres physiques mesurés par télédétection et les variables explicatives du rendement d'une culture (d'après Guyot, 1995).

Les principales approches, développées au cours de ces dernières années, pour faciliter la spatialisation des modèles de fonctionnement à partir de données satellitaires, ont été présentées par Wiegand et al. (1986), Maas (1988), Delécolle et al. (1992), Fisher et al. (1995), Moulin et al. (1998) :

Une **première approche** consiste à estimer à partir de données satellitaires des variables de forçage nécessaires au modèle de fonctionnement. Par exemple les bandes visible et IRT (Infra-Rouge Thermique) des satellites METEOSAT ou GOES peuvent être utilisées pour fournir une estimation du PAR ou rayonnement global incident (Tarpley et al., 1979 ; Dedieu et al., 1986) ou de la pluviométrie (Barett, 1984 ; Shih, 1990 ; Arnaud, 1992) qui sont des entrées des modèles de fonctionnement (Goward et al., 1994). Comme le rappellent Maas (1988) et Moulin et al. (1998), l'utilisation directe par le modèle de fonctionnement de variables dérivées des observations satellitaires suppose que ces données soient fournies en adéquation avec le pas de temps du modèle, ce qui est rarement le cas.

L'approche « **forçage** » consiste à réactualiser une variable d'état simulée par le modèle à partir d'une valeur qui est dérivée de l'information satellitaire (Maas, 1988 ; Fisher et al., 1995 ; Delécolle et al., 1992 ; Moulin et al., 1998).

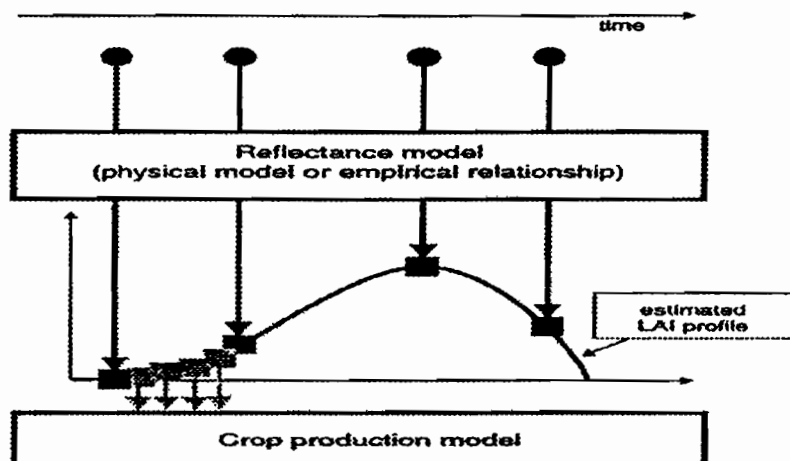


Figure 1-7 : Principe de l'approche « forçage », utilisant en entrée des réflectances ou indices de végétation (d'après Delécolle et al., 1992 et Moulin et al., 1998).

Cette approche est souvent appliquée dans le cas des cultures où la variable d'état réactualisée peut être le LAI (Figure 1-7) ce qui suppose que le modèle n'est pas capable de simuler correctement cette variable, mais les conséquences ne sont pas forcément graves dans la mesure où la variable est régulièrement réactualisée grâce à des observations satellitaires répétées et que l'objectif est l'estimation du rendement en grain.

Une **troisième approche** consiste à utiliser les données satellitaires pour re-calibrer ou réinitialiser les paramètres ou conditions initiales du modèle de fonctionnement. Cette approche suppose que le modèle est capable de simuler correctement les variables d'état d'intérêt s'il est correctement paramétré et initialisé. La méthode consiste donc à rechercher de manière itérative les valeurs des paramètres ou conditions initiales inconnues qui

minimisent les différences entre les valeurs simulées et observées (dérivées des données satellitaires) d'une (ou plusieurs) variable(s) d'état (Figure 1-8).

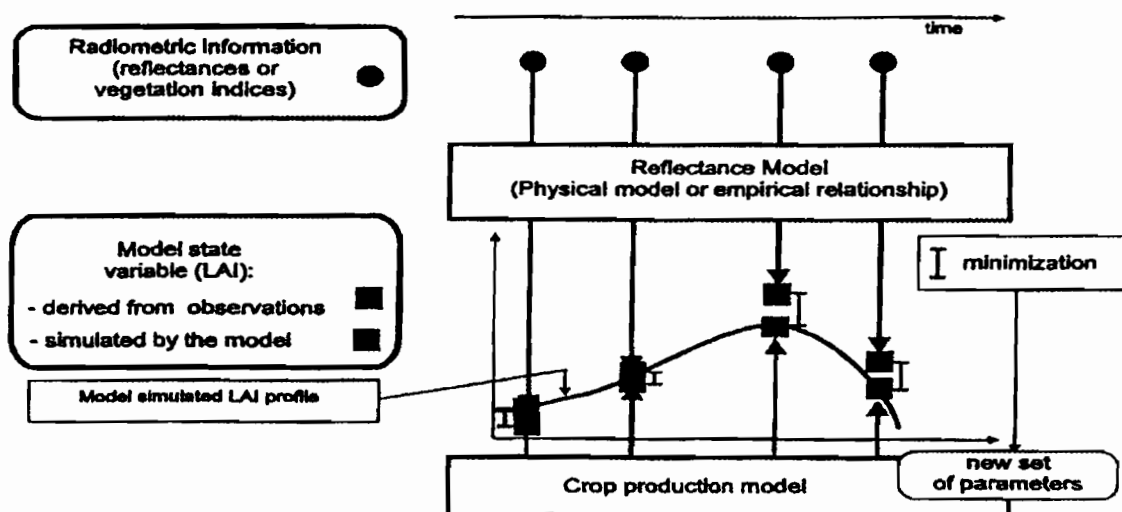


Figure 1-8 : Principe de la recalibration / réinitialisation d'un modèle de fonctionnement à partir de variables d'état dérivées des observations satellitaires (d'après Delécolle et al. ,1992 et Moulin et al. 1998).

IV.3.2. Recalibration/réinitialisation des modèles de fonctionnement

Maas (1988a,b), Inoue et al. (1997) ont ainsi recalibré et/ou réinitialisé des modèles simples de croissance de culture, en utilisant des profils temporels de LAI qui avaient été estimés à partir d'observations radiométriques (dans le domaine du visible). Cette méthode leur a permis d'améliorer la précision des estimations. Dans ces exemples, une seule variable d'état (le LAI) était utilisée pour la recalibration/réinitialisation du modèle. Mais il est aussi possible de prendre en compte plusieurs variables d'état. Ainsi Maas et al. (1993) et Moran et al. (1995) utilisent des mesures radiométriques dans les domaines du visible, PIR et IRT (Infra-Rouge Thermique) pour estimer d'une part le f_{APAR} (Maas et al., 1993) ou le LAI (Moran et al., 1995), et d'autre part l'évapotranspiration d'une prairie semi-aride (Maas et al., 1993) ou d'une culture de luzerne (Moran et al., 1995). Ces observations acquises à différentes dates sont utilisées pour recalibrer/réinitialiser un modèle très simple de croissance/bilan hydrique : les évapotranspirations estimées sont comparées aux évapotranspirations simulées et servent ainsi pour la recalibration et la réinitialisation du sous-modèle de bilan hydrique (la condition initiale et le paramètre concernés étaient respectivement l'humidité initiale du sol et sa capacité au champ), tandis que les f_{APAR} (ou

LAI) estimés étaient comparés aux f_{APAR} (ou LAI) simulés, pour la recalibration/réinitialisation du modèle de production primaire.

IV.3.3. Introduction de modèles de transfert radiatif

Dans les exemples précédents, les valeurs des variables d'état utilisées pour la recalibration /réinitialisation du modèle sont déduites des données radiométriques par des relations empiriques. Malheureusement, ces relations empiriques sont souvent spécifiques du site et des conditions dans lesquelles elles ont été établies, limitant ainsi l'applicabilité de la méthode (Bouman, 1992). Il a donc été proposé que le lien entre les variables d'état et les mesures radiométriques soit effectué au travers de modèles physiques de transfert radiatif, qui permettent de prendre en compte les différents facteurs affectant le signal électromagnétique mesuré (structure de la canopée, sol, configuration géométrique lors de l'observation, ...). Mais en raison de leur complexité, ces modèles sont difficilement inversibles. Il est donc préférable de les utiliser en mode direct : ils sont couplés avec le modèle de fonctionnement via des variables d'état telles que le LAI qui sont des sorties du modèle de fonctionnement et des variables d'entrée du modèle de transfert radiatif. Le modèle de transfert radiatif peut donc simuler le signal électromagnétique émis ou réfléchi par le couvert pour une configuration géométrique identique aux observations. La recalibration/réinitialisation du modèle de fonctionnement peut alors se faire en comparant les signaux électromagnétiques simulés et observés (

Figure 1-9).

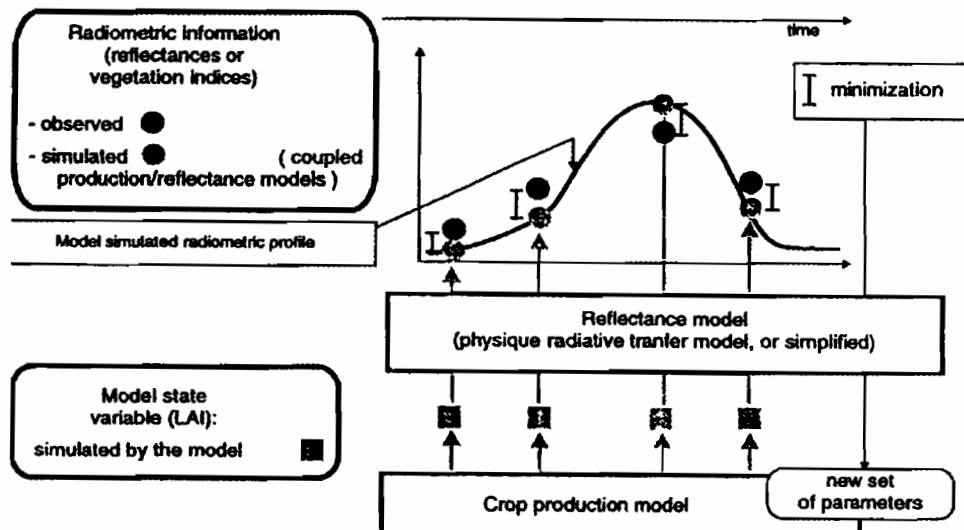


Figure 1-9 : Principe de la recalibration / réinitialisation d'un modèle de fonctionnement par comparaison des données radiométriques simulées et mesurées (d'après Delécolle et al., 1992 et Moulin et al. 1998)

Lorsque les observations sont des données satellitaires, le signal est affecté par ses interactions avec les molécules atmosphériques et les aérosols. Des corrections

atmosphériques doivent donc être effectuées avec des modèles de transfert radiatif dans l'atmosphère tels que le modèle 5S (Tanré et al., 1990) ou le modèle SMAC (Rahman et Dedieu, 1994). Pour la recalibration/réinitialisation du modèle de fonctionnement, on peut comparer les signaux électromagnétiques au sommet de l'atmosphère (TOA : Top Of the Atmosphere) ou au sommet de la canopée (TOC : Top Of the Canopy) : dans le premier cas, il faut coupler le modèle de transfert radiatif dans le couvert avec un modèle de transfert radiatif atmosphérique, dans le second cas, le signal observé doit être corrigé des effets atmosphériques.

Cette procédure de recalibration/réinitialisation d'un modèle de fonctionnement par comparaison de données radiométriques simulées et observées est parfois appelée « assimilation de données radiométriques (dans le modèle de fonctionnement) ». Elle a été testée par Bouman (1992) avec un modèle de production de la betterave sucrière (SUCROS), en utilisant d'une part des mesures de rétrodiffusion du signal radar, et d'autre part des mesures dans le domaine du visible et du PIR (Figure 1-10).

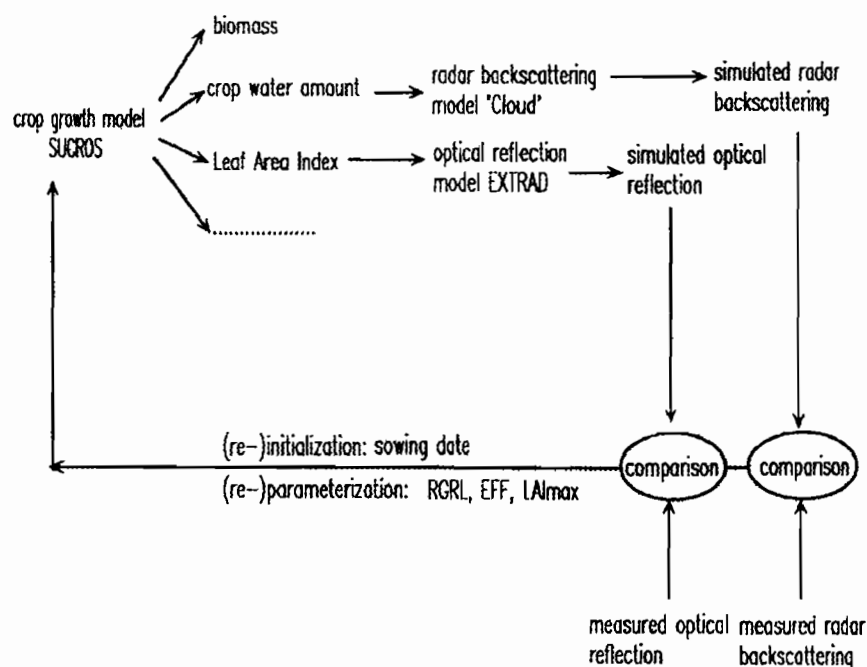


Figure 1-10 : Réinitialisation et recalibration du modèle SUCROS par comparaison des données radiométriques simulées et mesurées (d'après Bouman, 1982)

Dans ce cas, deux modèles de transfert radiatif étaient nécessaires, la réinitialisation portait sur une condition initiale, et la recalibration sur 3 paramètres. Un autre exemple est donné par Moulin (1995) et Moulin et al. (1996) qui utilisent des données SPOT pour réinitialiser un modèle de production du blé (modèle AFRCWHEAT2). Après assimilation de données SPOT acquises à 4 dates différentes, les valeurs de la condition initiale ajustée s'étaient avérées être proches de la réalité, ainsi que les rendements simulés.

IV.3.4. Choix des paramètres ou conditions initiales

Les paramètres ou conditions initiales choisis pour être recalibrés/réinitialisés sont des paramètres (i) auquel le modèle est très sensible, (ii) variables spatialement et (iii) pas (ou difficilement) accessibles par des mesures directes sur des surfaces importantes. Lorsque plusieurs paramètres/conditions initiales sont recalibrés/réinitialisés, il y a un risque souvent important d'équifinalité (plusieurs jeux de paramètres donnent les mêmes résultats) et les valeurs estimées des paramètres peuvent être incohérentes, ce qui n'est pas forcément un problème si seul le résultat final de la simulation est important (Delécolle et al., 1992). Mais dans le cas des modèles de fonctionnement, on s'intéresse souvent à ce que le modèle dans son ensemble donne des résultats cohérents. La procédure d'optimisation peut contenir une méthode pour contraindre les valeurs des paramètres dans des limites raisonnables (Bouman, 1991 cité par Delécolle, 1992), mais dans la plupart des cas on recherche plutôt à réduire ces risques d'équifinalité et de valeurs incohérentes, par exemple en limitant le nombre de paramètres / conditions initiales à rechercher. En général, le nombre de paramètres ou conditions initiales pouvant être estimés augmente avec le nombre d'observations radiométriques disponibles. Le nombre d'observations et leur répartition dans le temps sont des facteurs ayant une influence importante sur les résultats obtenus. La diversité des observations (régions spectrales, configurations géométriques d'observations) sont aussi des éléments importants.

IV.3.5. Algorithmes de minimisation

Les algorithmes utilisés pour assimiler les données satellitaires sont dans la plupart des cas des algorithmes de minimisation de fonction de coût, par exemple basés sur la méthode Simplex (Nelder et Mead, 1965), Powell, Levenberg-Marquadt,... Des méthodes beaucoup plus robustes, telles que le filtrage non linéaire (e.g. filtre de Kalman étendu) qui permettent une réactualisation en temps réel du modèle, chaque nouvelle observation réduisant les erreurs standards des paramètres et des états, et qui ont déjà été appliquées pour recalibrer des modèles de fonctionnement à partir de mesures de biomasse (Rambal et al., 1977 ; Aguilar-Martin et Rambal, 1982) ne semblent pas encore avoir été appliqués dans le cas de l'assimilation de données radiométriques.

IV.3.6. Difficultés liées à la méthode

En fait, bien que très attrayante, l'assimilation de données radiométriques dans des modèles de fonctionnement n'en est qu'à ses débuts. Quelques résultats obtenus sur des cultures semblent encourageants (e.g. Moulin, 1995), tandis que l'assimilation de données radiométriques dans des modèles de fonctionnement de la végétation naturelle n'a pratiquement pas été explorée.

La méthode peut se heurter à de multiples difficultés : d'abord, elle suppose (implicitement) que le modèle de fonctionnement est capable de simuler correctement les variables d'état d'intérêt s'il est correctement paramétré et/ou initialisé. Malheureusement beaucoup de modèles de fonctionnement n'en sont pas encore à ce stade. Elle suppose aussi que les transferts radiatifs dans le couvert végétal sont correctement simulés, ce qui implique (i) que le modèle de transfert radiatif soit bien adapté au couvert considéré, (ii) que le modèle de fonctionnement simule correctement les variables utilisées en entrée du modèle de transfert radiatif, (iii) que le modèle de transfert radiatif soit correctement paramétré. Or pour certains couverts tels que les couverts hétérogènes, il n'existe pas forcément de modèles de transfert radiatif adaptés (soit parce qu'ils ne sont pas capables de prendre en compte l'effet de la structure du couvert, soit parce qu'ils requièrent de trop

nombreux paramètres pour être utilisés sur de larges échelles). Même pour des couverts « homogènes », des paramètres tels que les propriétés optiques des feuilles, ou leur distribution angulaire, auxquelles les modèles de réflectance sont généralement très sensibles, sont souvent difficilement accessibles et variables dans le temps et/ou spatialement. Certains modèles de fonctionnement sont capables de simuler ces variations, mais ce n'est pas toujours le cas. La réussite de l'assimilation dépend aussi de la qualité des corrections atmosphériques, donc de la connaissance des teneurs en aérosols et vapeur d'eau dans l'atmosphère. Lorsque des données satellitaires basse résolution spatiale sont utilisées, une autre difficulté peut être liée à l'existence de pixels mixtes.

On voit donc que la réussite de l'assimilation de données satellitaires dans des modèles de fonctionnement dépend d'un grand nombre de facteurs. Des progrès sont progressivement obtenus vis à vis de certaines difficultés présentées ci-dessus : amélioration des corrections atmosphériques, décomposition de pixels mixtes, ... tandis que l'intérêt d'utiliser des données radiométriques acquises dans de multiples configurations géométriques, ou avec différentes combinaisons de canaux a encore été peu exploré.

Dans le cas des prairies semi-arides, l'assimilation de données satellitaires dans des modèles de fonctionnement n'a toujours pas été testée. Pour ces écosystèmes caractérisés en général par l'hétérogénéité de leur couvert et de faibles recouvrements par la végétation, deux facteurs paraissent d'emblée importants : l'aptitude du modèle de transfert radiatif à prendre en compte l'hétérogénéité du couvert et la réflectance du sol, en particulier ses propriétés bidirectionnelles.

Objectifs et plan de l'étude

Nos principaux objectifs dans le cadre de ce travail seront de (i) développer un modèle de fonctionnement des prairies semi-arides « shortgrass ecosystems » qui soit capable de simuler correctement le bilan hydrique et carboné de ces prairies sur des périodes pluri-annuelles ; (ii) développer une méthodologie permettant de simuler la réflectance des prairies en « couplant » le modèle de fonctionnement à un modèle de réflectance prenant en compte l'hétérogénéité du couvert et les propriétés bidirectionnelles des sols afin de (iii) tester la faisabilité d'utiliser des données radiométriques mesurées dans les domaines du visible/PIR pour la recalibration / réinitialisation du modèle.

CHAPITRE 2 LA MODELISATION

I. MODELISATION DU FONCTIONNEMENT DES PRAIRIES SEMI-ARIDES

I.1. Introduction

L'activité d'un couvert végétal peut être appréhendée par l'analyse des flux de masse et d'énergie entre celui-ci et son environnement. Ces flux sont essentiellement régulés par les apports primaires d'énergie, principalement sous forme de rayonnement, par la disponibilité en eau du sol, par l'existence de gradients et par les diverses résistances s'opposant aux transferts de masse et d'énergie, à la fois dans le sol, dans la plante et dans l'atmosphère.

La plupart de ces échanges sont intimement liés et ne peuvent donc pas être considérés de manière indépendante. Par exemple, les flux de CO₂ liés à la photosynthèse, et les flux d'eau associés à la transpiration sont indirectement liés entre eux car sous la dépendance d'un même contrôle stomatique, et sont directement liés à l'absorption de rayonnement par les feuilles qui est la source d'énergie nécessaire à la fois pour la vaporisation de l'eau et pour la réduction du CO₂ dans les chloroplastes.

Dans un exercice de modélisation, tous les mécanismes et interactions intervenant dans le fonctionnement du système considéré ne peuvent être pris en compte. Les processus doivent être hiérarchisés en fonction de leur importance, et le niveau de détail dans leur description doit être en accord avec l'objectif recherché et avec les données disponibles pour l'application du modèle.

I.2. Objectifs, principaux compartiments et structure du modèle

Rappelons :

- que l'objectif du modèle est de pouvoir simuler la **production primaire** des prairies sur des **périodes pluri-annuelles** ;
- que le modèle est destiné à être spatialisé, donc il doit être capable de fonctionner avec un **nombre limité de données** d'entrées - principalement des données météorologiques journalières standards (précipitations, températures minimales et maximales, humidités relatives minimales et maximales, rayonnement global journalier, vitesse du vent,...) et les caractéristiques granulométriques des sols fournies par des cartes pédologiques -, et être aussi simple que possible tout en restant réaliste ;
- que le modèle doit simuler certaines variables d'état importantes pour le **couplage avec un modèle de réflectance** du couvert ;

A ces trois spécifications, on peut en rajouter une quatrième : afin de tirer parti de travaux existants, la structure du modèle, dans ses grandes lignes, doit être autant que possible en accord avec celle du modèle STEP (Sahelian Transpiration Evaporation Productivity model) développé par Mougin et al. (1995) et dérivé du modèle ARFEJ (Rambal et al., 1982). Le modèle STEP avait été développé pour simuler le bilan hydrique et la production de biomasse aérienne des steppes constituées de graminées annuelles au Sahel. Il avait été validé sur un grand nombre de sites au Mali et au Niger. Certains processus tels que l'extraction racinaire, ou la détermination du potentiel foliaire, de la conductance stomatique et son action sur la photosynthèse brute et de la transpiration peuvent être représentés de manière similaire chez les annuelles et les pérennes. En revanche, des processus tels que le démarrage de la croissance après les premières pluies (à partir de graines pour les annuelles, et à partir de translocations d'hydrates de carbone en provenance des racines chez les pérennes) ou la répartition des assimilats entre les parties aériennes et parties racinaires, ou encore la sénescence, diffèrent notablement entre annuelles et pérennes. Notre objectif est qu'à l'issue des recherches menées dans le cadre de cette thèse, les deux modèles puissent être synthétisés en un seul modèle, intégrant les spécificités des annuelles et des pérennes et permettant son application sur ces deux types de prairies.

Le pas de temps le plus adapté pour simuler la production primaire et le bilan hydrique du sol est le **pas de temps journalier**. C'est par ailleurs à ce pas de temps que sont disponibles des données météorologiques standards.

Afin de réaliser des simulations sur des périodes pluri-annuelles, la prise en compte d'un **compartiment racinaire** apparaît indispensable. Ce sont les réserves accumulées dans les racines qui assurent la survie pendant les périodes de repos et les redémarrages de la croissance en début de cycle, tandis que pendant les périodes végétatives elles constituent un " puits " important d'hydrates de carbones.

La biomasse aérienne morte " sur pied " intervient dans l'interception du rayonnement solaire, réduisant ainsi l'énergie disponible pour l'évaporation du sol et la transpiration (et la photosynthèse) des feuilles vertes. La biomasse aérienne sera donc divisée en deux compartiments : un **compartiment biomasse verte** et un **compartiment biomasse sèche sur pied**.

Les principaux processus qui seront retenus pour simuler la dynamique de chaque compartiment seront :

- **la photosynthèse brute** ;
- **la répartition des assimilats** entre compartiments aériens et compartiments racinaires ;
- **les translocations d'hydrates de carbone** des racines vers le compartiment aérien lors du redémarrage de la végétation ;
- **la respiration et la sénescence** des parties aériennes et racinaires
- **la transformation de la biomasse sèche sur pied** en litière.

L'effet de la **phénologie** sur certains processus tels que la photosynthèse ou la sénescence sera pris en compte de manière empirique en calculant un " âge physiologique " ou de manière plus indirecte, par exemple en prenant en compte les variations de surfaces spécifiques des parties aériennes au cours du temps.

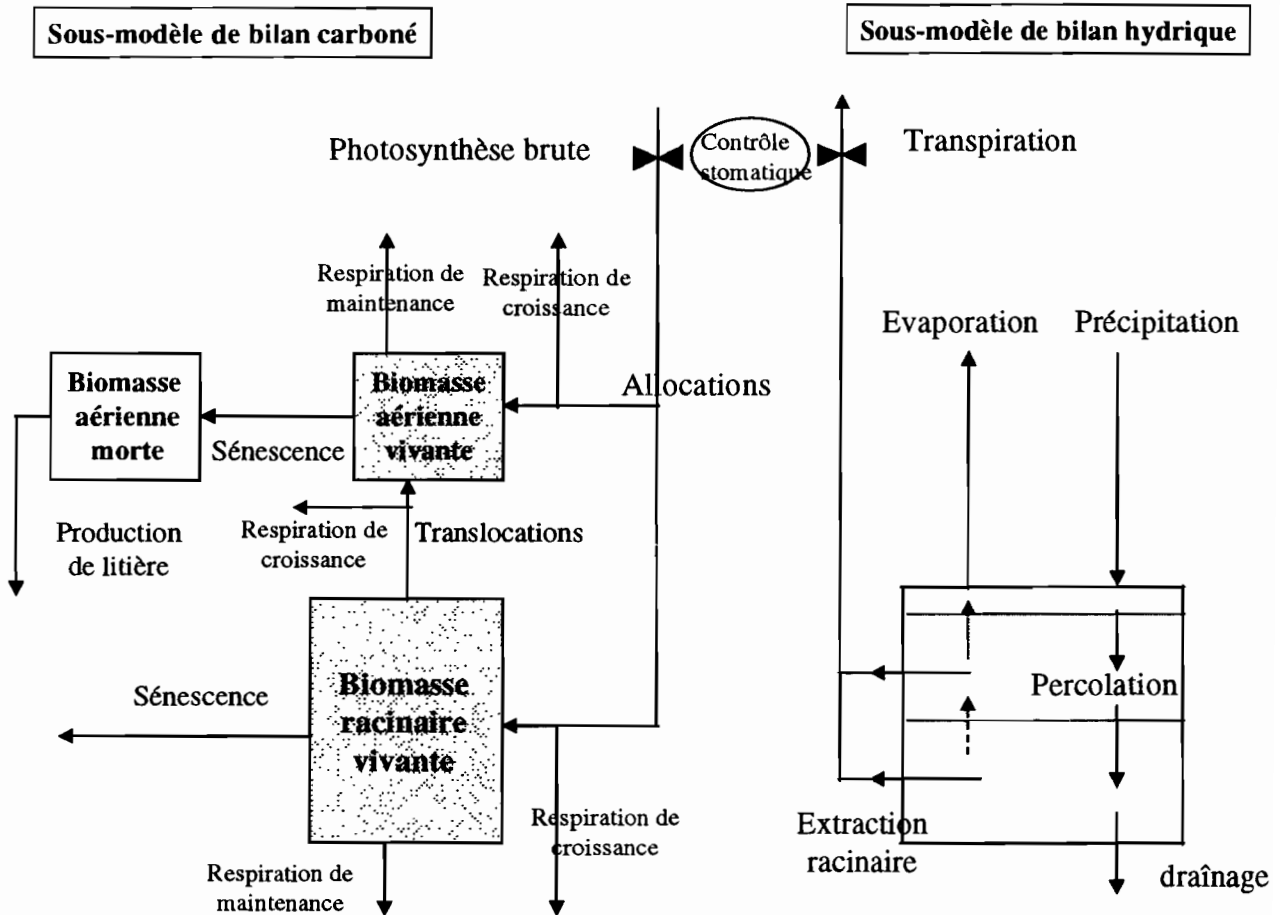


Figure 2-1 : Représentation schématique des principaux compartiments et processus pris en compte dans le modèle de fonctionnement.

L'hypothèse de base autour de laquelle sera structuré le modèle est celle d'une croissance essentiellement limitée par les " sources " plutôt que par les " puits ". Ces deux approches sont à la base de la plupart des modèles de croissance et sont comparées par divers auteurs (e.g. Körner, 1991 ; Passioura, 1996).

- Dans la première approche, la **photosynthèse brute**, régulée par les conditions environnementales, est considérée comme la **variable clef déterminant le taux de croissance de la plante**.
- La deuxième approche considère que des conditions défavorables, en particulier le stress hydrique, affectent en priorité la force des puits (capacités de croissance des organes), sans doute par l'intermédiaire de signaux hormonaux (Figure 2-2).

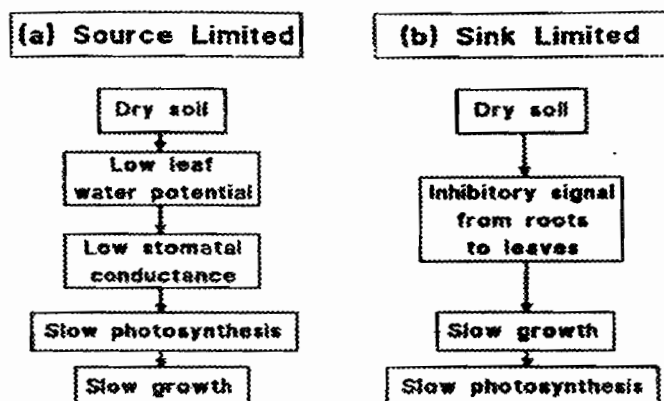


Figure 2-2 : Deux approches différentes pour la prise en compte du stress hydrique sur la croissance (d'après Passioura, 1996)

Dans cette deuxième hypothèse, le taux de croissance n'est donc pas déterminé par la photosynthèse, mais c'est l'inverse. Les processus conduisant à une limitation de la force des puits sont encore assez mal connus, et pour l'instant, ils ne peuvent être pris en compte qu'au travers de relations très empiriques. C'est pour cette raison que la plupart des modèles se structurent principalement autour de la première hypothèse (bien que la deuxième hypothèse soit souvent utilisée pour déterminer la répartition des assimilats entre les différents organes).

Seules les caractéristiques du système sol-plante-atmosphère jugées les plus pertinentes ont été prises en compte afin d'obtenir un modèle simple mais réaliste. Cette démarche devrait permettre de minimiser le nombre de paramètres du modèle (donc faciliter ultérieurement sa spatialisation), et de limiter les erreurs sur les sorties du modèles : O'Neil (1973), Reynold et Acock (1985), puis Passioura (1996) ont postulé que lorsque la complexité d'un modèle était accrue, les erreurs liées à une sur-simplification du système diminuaient (erreurs α en Figure 2-3) mais en même temps, le nombre de paramètres augmentant, l'erreur cumulée liée à l'incertitude des paramètres augmentait (erreur β). Il existerait donc un optimum entre une trop grande simplicité et une trop grande complexité, où l'erreur totale (erreur γ = erreurs α + erreur β) serait minimisée. C'est cet optimum que nous avons implicitement recherché.

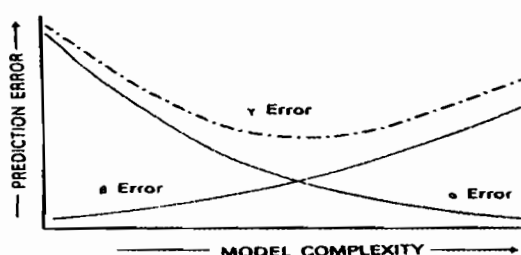


Figure 2-3 : Variation des composantes de l'erreur associée aux prédictions d'un modèle en fonction de sa complexité (erreur α : erreur liée à une sur-simplification ; erreur β : erreur cumulée liée à l'incertitude des paramètres ; erreur γ : erreur totale) (d'après Reynolds et Acock, 1985).

Dans les prairies semi-arides étudiées, la croissance des plantes dépend essentiellement des apports irréguliers d'eau (Cable, 1975 ; Mc Mahon et Wagner, 1985).

Une représentation réaliste des échanges d'eau dans le continuum Sol-Plante-Atmosphère et de l'eau disponible dans le sol s'impose donc. Pour les écosystèmes des régions semi-arides où le recouvrement par la végétation est généralement faible, Kustas (1990) a montré l'intérêt d'une approche bicouche séparant évaporation du sol nu et transpiration pour le calcul de l'évapotranspiration. Evaporation du sol nu et transpiration peuvent alors être calculées en se basant sur le bilan d'énergie à partir des équations de Penman-Monteith.

Dans la région étudiée, après un événement pluvieux, les couches superficielles du sol peuvent très vite s'assécher. Pour mieux prendre en compte les variations d'humidité et des propriétés hydrauliques du sol en fonction de la profondeur, nous avons divisé le sol en plusieurs couches superposées. Finalement, les principaux processus retenus dans le sous modèle de bilan hydrique sont :

- l'évaporation du sol et la transpiration des plantes ;
- l'infiltration de l'eau de pluie et sa percolation dans le sol ;
- l'extraction de l'eau par les racines ;

L'interception de l'eau de pluie par le couvert, généralement peu développé, ne sera pas considérée. De même, nous ne prendrons pas en compte le ruissellement.

Dans les paragraphes qui suivent nous décrivons les approches retenues pour modéliser la croissance et le bilan hydrique des prairies. Les interactions entre les deux sous-modèles (bilan carboné et bilan hydrique) sont précisées au fur et à mesure de leur description.

1.3. Sous-modèle de croissance de la plante

L'évolution de la biomasse de chaque compartiment peut être décrite comme un simple bilan entre les apports et les pertes. Ainsi, si B_{ag} , B_r et B_{ad} représentent respectivement les biomasses aériennes vivantes, biomasses racinaires vivantes, et nécromasses sur pied, leurs variations au cours du temps sont données par :

$$\begin{aligned} dB_{ag} / dt &= a_a \cdot P_g + TR_{ra} - R_{at} - S_a \\ dB_r / dt &= a_r \cdot P_g - TR_{ra} - R_{rt} - S_r \\ dB_{ad} / dt &= S_a - L \end{aligned}$$

Équation 2-1

où

- P_g représente la photosynthèse brute journalière;
- a_a et a_r sont respectivement les coefficients d'allocation vers les parties aériennes et vers les racines ($a_a + a_r = 1$) ;
- TR_{ra} représente les translocations d'hydrates de carbone des racines vers le compartiment aérien ;
- R_{at} et R_{rt} correspondent respectivement aux quantités totales journalièrement respirées dans les parties aériennes et racinaires ;
- S_a et S_r correspondent aux pertes de biomasse dues à la sénescence des compartiments aériens et racinaires vivants et L représente la quantité de nécromasse sur pied qui chute journalièrement.
- B_{ag} , B_r , B_{ad} sont exprimés en $g\ MS\ m^{-2}$, tandis que TR_{ra} , P_g , R_{at} , R_{rt} , S_a , S_r , et L sont exprimés en $g\ MS\ m^{-2}\ jour^{-1}$.

I.3.1. La photosynthèse brute

De tous les processus considérés dans ce modèle de production, la photosynthèse est sans doute celui qui a été le plus étudié. Ces études ont permis d'élucider l'ensemble complexe de réactions mises en jeu, mais aussi de proposer des modèles relativement simples de photosynthèse foliaire ou du couvert (Saugier, 1992).

De nombreux facteurs environnementaux et phénologiques agissent sur la photosynthèse. Nous n'en retiendrons que les principaux :

- la lumière, bien sûr, impliquée dans les réactions photochimiques ;
- la turbulence de l'air au voisinage des feuilles et le potentiel hydrique foliaire, impliqués dans les processus de transferts du CO_2 vers les sites de carboxylation, respectivement via leur effets sur les résistances aérodynamique et stomatique ;
- la température, qui influence la cinétique des nombreuses réactions biochimiques impliquées dans la photosynthèse ;
- l'âge des feuilles qui influence de différentes manières les capacités photosynthétiques des feuilles, et qui sera pris en compte de manière empirique ;

Les pertes photorespiratoires, liées à l'activité oxygénasique de la RUBISCO ne sont pas prises en compte, car elles sont très faibles chez les plantes C_4 en raison des concentrations élevées du CO_2 dans les cellules des gaines périvasculaires.

I.3.1.1. Calcul de la photosynthèse brute en fonction du rayonnement

La courbe typique de réponse instantanée au rayonnement de la **photosynthèse nette** P_n ($P_n = P_g - R_d$; où R_d représente la respiration obscure) d'une feuille isolée est présentée en Figure 2-4.

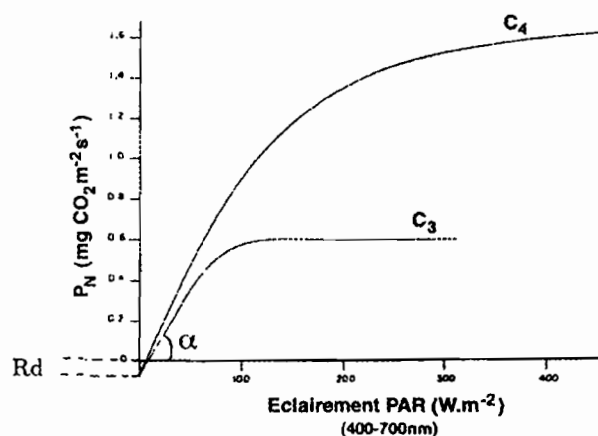


Figure 2-4 : Réponse photosynthétique nette en fonction de l'éclairement d'une feuille de type C_4 et d'une feuille de type C_3

Lorsque le rayonnement est nul, P_n est négatif et correspond à R_d ;

- *Pour des rayonnements faibles*, la photosynthèse augmente pratiquement linéairement avec le rayonnement, et la pente à l'origine, correspond au rendement lumineux maximal α (moles de CO_2 fixées par mole de photons de PAR intercepté par la feuille) si le rayonnement en abscisse est le rayonnement PAR intercepté par la feuille (IPAR), ou au rendement quantique Φ si le rayonnement en abscisse est le rayonnement PAR absorbé par la feuille (APAR). Le rendement quantique Φ est d'environ 0.053 Mole CO_2 / Mole APAR pour les C3, et d'environ 0.063 pour les C4 (Ehleringer et Pearcy, 1983), ce qui donne des rendements lumineux assez peu variables autour de 0.05 pour les C3 (Saugier, 1992) et 0.06 Mole CO_2 / Mole APAR pour les C4 (sachant que le rapport du PAR absorbé sur le PAR intercepté est d'environ 0.95).
- *Pour des rayonnements élevés*, des phénomènes de saturation apparaissent, et la photosynthèse tend vers une valeur maximale $P_{n \max}$. Cette saturation est surtout liée à des limitations enzymatiques de l'utilisation du CO_2 chez les C4 (renouvellements biochimiques insuffisants) ou à une diffusion insuffisante du CO_2 chez les C3.

Cette courbe de réponse est souvent assimilée à une hyperbole équilatère et la photosynthèse foliaire s'écrit :

$$P_n = \frac{\alpha \cdot \text{IPAR} \cdot P_{n \max}}{\alpha \cdot \text{IPAR} + P_{n \max}} - R_d$$

Équation 2-2

Ce modèle empirique de photosynthèse foliaire instantanée ou des modèles plus mécanistes (prenant en compte les principaux mécanismes biochimiques impliqués dans la photosynthèse) tels que le modèle de Farquhar et al. (1980) pour des feuilles de C3 ou les modèles de Collatz et al. (1992) et Chen et al. (1994) pour des feuilles de C4, peuvent être combinés à des modèles de transferts radiatifs calculant le PAR intercepté par chacune des feuilles d'un couvert (ou par les feuilles de chaque strate). Ces modèles couplés permettent donc de calculer la photosynthèse des différentes feuilles du couvert, et par intégration, la photosynthèse du couvert. Les simulations, ainsi que des mesures micrométéorologiques de flux de CO_2 (e.g. Ruimy, 1995) montrent que la réponse photosynthétique instantanée du couvert à l'éclairement se rapproche de la linéarité, avec une pente proche de α (e.g. Saeki, 1960 ; Saugier, 1992 ; Ruimy, 1995), car même pour des éclaircements très élevés, toutes les feuilles du couvert ne sont pas à éclairciment saturant. Lorsque l'on passe de la photosynthèse instantanée du couvert à la photosynthèse journalière, la relation devient encore plus linéaire, comme l'ont montré en particulier Ruimy (1995) à partir de nombreuses mesures de photosynthèses journalières, avec une pente ε_b plus faible que α (Figure 2-5), ε_b représentant le rendement lumineux journalier.

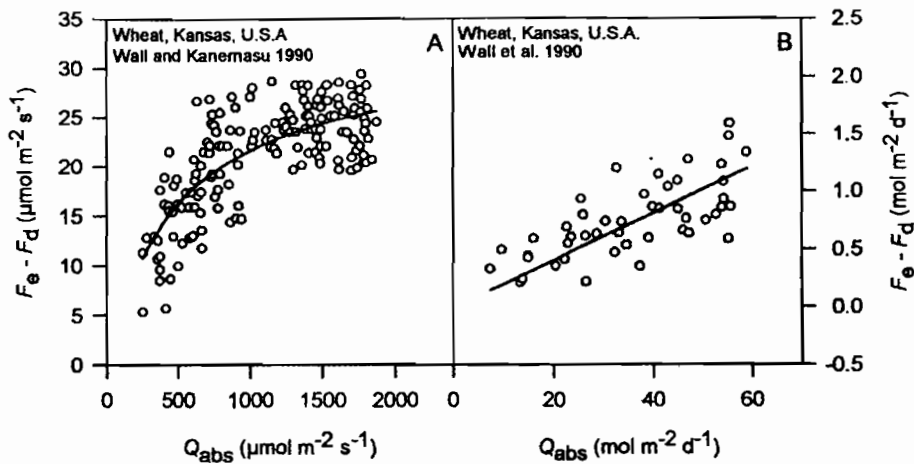


Figure 2-5 : Comparaison des réponses photosynthétiques instantanées et journalières d'un couvert de blé à l'éclairement (d'après Ruimy, 1995).

α et ε_b peuvent être exprimés en mole de CO_2 fixé / mole IPAR mais aussi en g MS / MJ IPAR sachant que les produits de la photosynthèse sont des hydrates de carbone $(\text{CH}_2\text{O})_n$: ainsi α a une valeur de l'ordre de 8.3 g MS / MJ IPAR pour les C_4 (1 mole de CH_2O équivaut à 30 g et 1 mole de PAR à 0.218 MJ, donc pour les C_4 $\alpha = 0.06 \cdot 30 / 0.218$).

Exprimé en g MS / MJ IPAR, ε_b (dont la valeur devrait donc être inférieure à 8.3 g MS / MJ IPAR pour les C_4) sera appelée efficacité de conversion photosynthétique.

La photosynthèse brute journalière peut ainsi être calculée selon une relation linéaire en fonction du IPAR, de manière similaire à Monteith (1972) :

$$P_g = \varepsilon_b \cdot \text{IPAR} = \varepsilon_b \cdot f_{\text{IPAR}} \cdot \varepsilon_c \cdot R_g$$

Équation 2-3

où

- R_g est le rayonnement global journalier,
- ε_c est l'efficacité climatique (= PAR / R_g)
- f_{IPAR} est la fraction du PAR incident intercepté par les feuilles vertes (= $\text{IPAR} / \text{PAR incident}$).

ε_b est susceptible de varier en fonction de nombreux facteurs. Comme nous l'avons précisé précédemment, nous prendrons en compte

- l'effet de la température de l'air $f_1(T)$;
- l'effet du potentiel hydrique foliaire ψ_f et de la turbulence de l'air au voisinage des feuilles, qui interviennent plus ou moins directement dans le transfert du CO_2 vers les espaces intercellulaires des feuilles, et que nous désignerons par $f_2(\psi_f)$;
- l'effet de l'âge des feuilles $f_3(\text{age})$.

Si tous ces facteurs varient entre 0, lorsqu'ils sont totalement limitants, et 1 lorsqu'ils sont optimaux, on peut écrire :

$$\varepsilon_b = \varepsilon_{b \max} \cdot f_1(T) \cdot f_2(\psi_f) \cdot f_3(\text{age})$$

Équation 2-4

où $\varepsilon_{b \max}$ représente l'efficacité de conversion photosynthétique lorsque les trois facteurs sont optimaux.

$\varepsilon_{b \max}$ est susceptible de varier d'un site à l'autre, notamment parce que les sols n'ont pas tous la même disponibilité en éléments minéraux. Un élément particulièrement important est l'azote, qui détermine en grande partie les capacités photosynthétiques des feuilles, en augmentant les teneurs en protéines (en particulier celles constituant l'équipement enzymatique de la machinerie photosynthétique) et en chlorophylles. Pour un site donné, si $\varepsilon_{b \max}$ est obtenu par calibration du modèle, l'effet de la disponibilité en éléments minéraux du sol de ce site est de fait prise en compte.

L'expression finale de la photosynthèse brute devient :

$$P_g = \varepsilon_{b \max} \cdot f_1(T) \cdot f_2(\psi_f) \cdot f_3(\text{âge}) \cdot f_{IPAR} \cdot \varepsilon_c \cdot Rg$$

Équation 2-5

1.3.1.2. Effet de la température : calcul de $f_1(T)$

Chez les C4, le rendement quantique Φ et le rendement lumineux α ne varient pratiquement pas avec la température (Ehleringer et Pearcy, 1983). En revanche, la capacité photosynthétique de la feuille ($P_{n \max}$ dans l'équation 2-2) varie en fonction de la température selon une courbe "en cloche", caractérisée par 3 paramètres : les températures minimales et maximales T_{min} et T_{max} [en deçà et au delà desquelles $P_{n \max}(T) = 0$], et la température optimale T_{opt} . Cet effet de la température sur $P_{n \max}$ est exprimé empiriquement par des équations du type (e.g. Neilson et al., 1972 ; Reed et al., 1976) :

$$f(T) = \frac{(T - T_{min})(T_{max} - T)^\beta}{(T_{opt} - T_{min})(T_{max} - T_{opt})^\beta}$$

avec
$$\beta = \frac{(T_{max} - T_{opt})}{(T_{opt} - T_{min})}$$

Équation 2-6

Cette équation permet de calculer simplement la réponse de la photosynthèse foliaire instantanée à la température T à partir de l'équation 2-2.

Cependant, si les réponses photosynthétiques instantanées ont des allures de courbe en cloche, la réponse photosynthétique journalière à une température de l'air moyenne journalière T est pratiquement linéaire. Ainsi on pourra simplement exprimer l'effet de la température selon :

$$f_1(T) = \begin{cases} 0 & \text{si } T \leq T_{min} \\ 1 - \frac{T_{opt} - T}{T_{opt} - T_{min}} & \text{si } T_{min} < T < T_{opt} \\ 1 & \text{si } T \geq T_{opt} \end{cases}$$

Équation 2-7

où T_{min} et T_{opt} sont les températures minimales et optimales pour la photosynthèse brute des graminées C4. Elles valent approximativement 7°C (Sauer, 1978) et 38°C (Penning de Vries et Djitéye, 1982) respectivement.

La température de l'air moyenne journalière T peut être calculée selon :

$$T = (Ta_{min} + Ta_{max}) / 2$$

Équation 2-8

où Ta_{min} et Ta_{max} sont les températures de l'air minimales et maximales journalières.

1.3.1.3. Diffusion du CO₂ depuis l'atmosphère vers les sites de carboxylation : calcul de $f_2(\psi f)$

Pour que le CO₂ atmosphérique parvienne jusqu'aux sites de carboxylation, il doit diffuser en phase gazeuse dans la couche limite des feuilles, puis à travers l'ostiole des stomates, puis en phase dissoute dans les cellules du mésophylle. Pour chacune de ces phases sont associées des résistances au transfert du CO₂, respectivement la résistance aérodynamique à la diffusion du CO₂, r_{aCO_2} , la résistance stomatique r_{sCO_2} et la résistance du mésophylle à la diffusion du CO₂, r_m .

Selon Gaastra (1959), le flux de CO₂ depuis l'extérieur de la feuille jusqu'aux sites de carboxylation peut être assimilé à un courant électrique circulant à travers une série de résistances. Ainsi, la photosynthèse pourra être calculée par analogie à la loi d'Ohm :

$$P_g = \frac{c_a - c_c}{r_{sCO_2} + r_m + r_{aCO_2}}$$

Équation 2-9

où

- c_a est la concentration en CO₂ dans l'air dans le couvert,
- c_c la concentration en CO₂ au niveau des sites de carboxylation (par la PEP carboxylase pour les C4, soit dans les cellules du mésophylle).

Pour des couverts peu denses, c_a ne sera pas très différent de la concentration de CO₂ dans l'atmosphère hors du couvert, soit d'environ 360 ppmv, tandis que c_c est approximativement égal à Γ , le point de compensation pour le CO₂, qui est faible pour les C4 (e.g. 10 ppmv pour *Bouteloua gracilis* d'après Williams et Markley, 1973).

- r_{aCO_2} et r_{sCO_2} peuvent être exprimés en fonction des résistances aérodynamique et stomatique à la diffusion de la vapeur d'eau, r_a et r_s , en prenant en compte les diffusivités moléculaires du CO₂ (D_c) et de l'eau (D_w).

Ainsi, pour la résistance aérodynamique, associée à des flux turbulents, r_{aCO_2} est donnée par (e.g. Jones, 1992) :

$$r_{aCO_2} = \left(\frac{D_w}{D_c}\right)^{2/3} * r_a = 1.39 * r_a$$

Équation 2-10

et pour la résistance stomatique, associée à des flux laminaires :

$$r_{sCO_2} = \frac{D_w}{D_c} * r_s = 1.64 * r_s$$

Équation 2-11

d'où :

$$P_g = \frac{c_a - c_c}{1.64r_s + r_m + 1.39r_a}$$

Équation 2-12

La résistance stomatique dépend de nombreux facteurs, l'un des plus importants étant l'état hydrique de la plante : lorsqu'au niveau des feuilles les pertes d'eau par transpiration excèdent leur approvisionnement, le potentiel hydrique foliaire diminue. Cette diminution conduit à une fermeture partielle des stomates (liée en partie à la baisse de turgescence des cellules de garde des stomates), permettant ainsi d'augmenter la résistance stomatique du couvert, et donc de limiter de nouvelles pertes d'eau. Par contre, lorsque les feuilles sont bien approvisionnées en eau et que la demande évaporative est faible, la résistance stomatique tend vers une valeur minimale $r_{s \min}$ et la photosynthèse tend vers une valeur potentielle P_g^* :

$$P_g^* = \frac{c_a - c_c}{1.64r_{s \min} + r_m + 1.39r_a}$$

Équation 2-13

De nombreuses relations ont été proposées pour estimer empiriquement r_{sc} en fonction du potentiel hydrique foliaire ψ_f . Celle que nous avons retenue est celle proposée par Rambal et Cornet (1982) :

$$r_{sc} = r_{s \min} \left(1 + \left(\frac{\psi_f}{\psi_{1/2}} \right)^n \right)$$

Équation 2-14

Où

- $r_{s \min}$ représente la résistance stomatique minimale ;
- $\psi_{1/2}$ est le potentiel hydrique foliaire correspondant à une fermeture stomatique de 50% (MPa)
- n est un paramètre de forme.

Pour des graminées C4, $r_{s \min}$, $\psi_{1/2}$, et n valent approximativement 100 sm^{-1} , 0.6 MPa et 5 respectivement (Rambal et Cornet, 1982).

- ψ_f est calculé dans le sous-modèle de bilan hydrique.

L'effet du stress hydrique sur la photosynthèse, $f_2(\psi_f)$, peut finalement être exprimé comme le rapport P_g/P_g^* , soit, si l'on néglige les variations de $(c_a - c_c)$:

$$f_2(\psi_f) = \frac{1.64r_{s \min} + r_m + 1.39r_a}{1.64r_{sc} + r_m + 1.39r_a}$$

Équation 2-15

La résistance aérodynamique, r_a est calculée dans le sous-modèle de bilan hydrique. La résistance du mésophylle est environ 80 s m^{-1} pour les plantes en C4 (Gifford and Musgrave, 1973 ; Jones, 1992).

I.3.1.4. Effet du vieillissement des feuilles : calcul de $f_3(\text{age})$

Le vieillissement des feuilles, après leur maturité, se traduit généralement par une diminution de leurs capacités photosynthétiques. Cet effet est toujours pris en compte de manière très empirique dans les modèles de production. Ici, nous avons retenu le modèle proposé par Delting et al. (1979) pour *Bouteloua gracilis* : un âge "physiologique" de la canopée est calculé en considérant que des températures non optimales, ou le stress hydrique ralentissent le vieillissement (e.g. Ludlow, 1975). Par ailleurs, la formation de nouvelles feuilles contribue à diminuer l'âge moyen des feuilles de la canopée. Ainsi l'âge "physiologique" au jour j sera calculé selon :

$$\begin{cases} \text{age}_{(j)} = \text{age}_{(j-1)} + f_1(T) \cdot f_2(\psi_f) & \text{si } B_{ag}(j) \leq B_{ag}(j-1) \\ \text{age}_{(j)} = \frac{[\text{age}_{(j-1)} + f_1(T) \cdot f_2(\psi_f)] B_{ag}(j-1)}{B_{ag}(j)} & \text{si } B_{ag}(j) > B_{ag}(j-1) \end{cases}$$

Équation 2-16

L'effet de l'âge (jours) sur la photosynthèse est alors calculé selon la relation empirique :

$$f_3(\text{age}) = \begin{cases} 0 & \text{si } \text{âge} > 50 \text{ jours} \\ 1 - \frac{\text{âge} - 15}{35} & \text{si } 15 \text{ jours} < \text{âge} \leq 50 \text{ jours} \\ 1 & \text{si } \text{âge} \leq 15 \text{ jours} \end{cases}$$

Équation 2-17

I.3.1.5. Interception journalière du PAR par les feuilles vertes : calcul de f_{IPAR}

L'interception journalière du rayonnement dépend de nombreux facteurs, dont les plus importants sont le LAI et la structure du couvert. L'interception journalière par les feuilles vertes peut être calculée selon (e.g. Charles-Edwards et al., 1986) :

$$f_{IPAR} = 1 - e^{(-k_1 LAI_g)}$$

Équation 2-18

où

- LAI_g est le LAI du compartiment aérien vivant (feuilles vertes) calculé en fonction de la surface spécifique de la biomasse aérienne vivante, SLA_g (exprimée en $m^2 g^{-1} MS$), selon :

$$LAI_g = SLA_g * B_{ag}$$

Équation 2-19

- SLA_g (qui est exprimée en $m^2 g^{-1} MS$) et le coefficient k_1 sont estimés dans la partie expérimentale.

I.3.1.6. Efficience climatique ε_c

La proportion de PAR dans le rayonnement global extraterrestre Rg_o est d'environ 38% (Thekaekara, 1976). Cette proportion est modifiée (augmentée) lors du passage dans l'atmosphère et les valeurs d'efficience climatique obtenues à la surface terrestre sont

généralement de l'ordre de 0.45 à 0.52 (e.g. Sceicz, 1970 ; Monteith, 1972). Des modèles existent pour calculer les efficacités climatiques instantanées ou journalières en fonction des conditions atmosphériques (e.g. Avaste et al., 1962), mais ils sont difficilement utilisables car leurs paramètres d'entrée ne sont pas des données météorologiques standards. D'une manière générale, le rayonnement diffus contient une proportion plus importante de PAR (environ 60% d'après Monteith, 1972) que le rayonnement direct (de l'ordre de 44-45% d'après Monteith, 1972). Ainsi, par temps couvert, les efficacités climatiques sont plus élevées que par temps clair.

Dans notre zone d'étude, où les transmissions atmosphériques sont généralement élevées, la valeur moyenne annuelle de l'efficacité climatique est faible (Figure 2-6), de l'ordre de 0.46. Les efficacités sont cependant plus élevées pendant les périodes de croissance de la végétation, plus nuageuses.

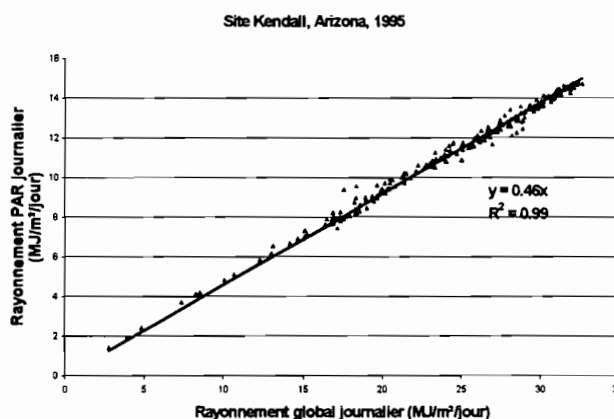


Figure 2-6 : Comparaison des rayonnements globaux et rayonnements PAR journaliers mesurés sur le site Kendall en 1995

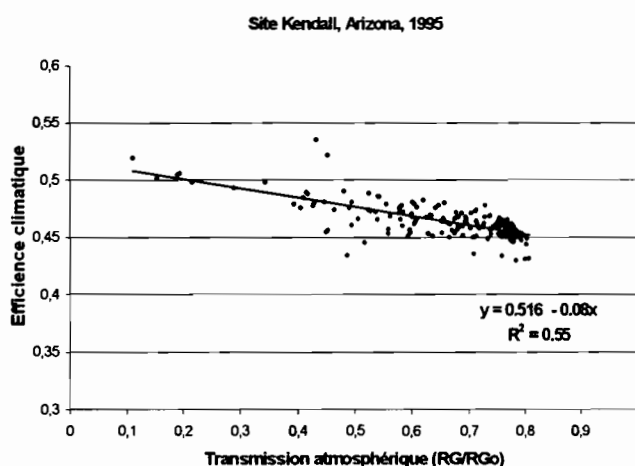


Figure 2-7 : Comparaison des efficacités climatiques et des transmissions atmosphériques journalières (site Kendall, 1995)

Pendant ces périodes, l'efficacité climatique a une valeur moyenne de l'ordre de 0.47 à 0.48. La Figure 2-7 montre que l'efficacité climatique est relativement bien estimée à partir du coefficient de transmission atmosphérique du R_g . C'est ce modèle simple que nous avons retenu pour calculer les efficacités climatiques journalières:

$$\varepsilon_c = 0.52 - 0.08 * Rg \quad Rgo$$

Équation 2-20

où Rgo est le rayonnement global extraterrestre, calculé selon les formules astronomiques de Perrin de Brichambaut et Vauge (1982).

1.3.2. Distribution des photosynthétats entre compartiments aériens et racinaires

Une bonne estimation des coefficients d'allocation des produits de la photosynthèse brute entre les différents compartiments de la plante est particulièrement importante pour simuler correctement les dynamiques de biomasse de chaque compartiment et de la plante dans son ensemble. Comme le soulignent certains auteurs (voir par exemple Potter et Jones, 1977 ; Sievänen et al., 1988 ; Körner, 1991), l'attention qui est portée au partitionnement des photosynthétats entre les différents organes de la plante comme déterminant de la croissance, est généralement très sous-estimée par rapport à celle accordée à la photosynthèse (par unité de surface foliaire). C'est pourtant de ce partitionnement que dépend l'établissement de nouvelles surfaces foliaires et par voie de conséquence la production photosynthétique. Ainsi, de nombreuses études (voir par exemple Gifford, 1974) ont montré que les plantes les plus productives ne sont pas forcément celles qui ont les plus forts taux de photosynthèse par unité de surface foliaire.

Les coefficients d'allocation vers les parties aériennes (a_a) et vers les racines (a_r) varient beaucoup avec la phénologie. Pour les graminées pérennes, a_r est généralement faible en début de saison après le redémarrage de la croissance, puis augmente au cours de la saison (Dahlman et Kucera, 1968 ; Singh et Coleman, 1975 ; Trlica et Singh, 1979). Ainsi, à partir d'expérimentations basées sur l'utilisation de C^{14} , Singh et Coleman (1975) montrent que trois semaines après la reprise de croissance d'une prairie semi-aride dominée par *Bouteloua gracilis*, 38% du C^{14} fixé par la photosynthèse était alloué vers les racines, cette proportion passant à 68% à maturité, et 71% en fin de saison.

Les mécanismes déterminant la répartition des assimilats entre les différents compartiments de la plante, ainsi que l'influence des différents facteurs environnementaux sur cette répartition sont peu connus, et de ce fait seules des approches très empiriques sont appliquées dans les modèles en écologie ou en agronomie (Reynold et Thornley, 1982 ; Sievänen et al., 1988).

Une approche couramment appliquée (Brouwer et De Wit, 1969 ; Detling et al., 1979 ; Coughenour et al., 1984) consiste à calculer les demandes de chaque organe pour satisfaire sa croissance (force des puits), puis à allouer les assimilats disponibles selon un système de priorités pouvant varier avec la phénologie. Par exemple, dans le modèle BLUEGRAMA (Detling et al., 1979) la croissance potentielle des parties aériennes est calculée empiriquement en fonction de leur croissance potentielle maximale, du LAI, et de facteurs environnementaux (stress hydrique, ...); les hydrates de carbone produits au cours de la journée sont utilisés pour répondre à cette demande, et le surplus (s'il y en a) est alloué vers le compartiment souterrain. Cette approche est délicate à appliquer car les croissances potentielles maximales et les effets des facteurs environnementaux sont assez peu connus, et l'hypothèse d'une priorité absolue à un compartiment donné semble un peu forte.

Une autre approche (voir par exemple Hanson et al., 1988) est basée sur l'hypothèse selon laquelle les allocations vers les racines se font de manière à ce que le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire (B_{ag}/B_r ou shoot/root ratio) ne dépasse pas une valeur seuil caractéristique de l'espèce. Cette approche repose sur des observations expérimentales montrant que pendant la phase mature de croissance, le "shoot/root ratio" est relativement constant, et peu variable d'une année à l'autre.

C'est cette dernière approche que nous avons retenue, en nous inspirant du modèle proposé par Hanson et al. (1988). Dans ce modèle, la quantité journalière d'hydrates de carbone allouée vers les racines TR_{ar} est calculée à partir de l'excès de biomasse dans les parties aériennes, B_{ax} , selon:

$$B_{ax} = r_x B_{ag} - B_r$$

Équation 2-21

où r_x est le root/shoot ratio minimal.

La valeur de r_x donnée par Hanson et al. (1988) est 10 pour les graminées pérennes de type C4 des prairies semi-arides aux Etats-Unis.

Lorsque $B_{ax} > 0$, la quantité de biomasse aérienne est supérieure à celle pouvant être supportée par les racines, et des assimilats sont alors alloués vers les racines.

TR_{ar} est calculé de manière à ce que le root/shoot ratio devienne égal à r_x :

$$r_x = (B_r + TR_{ar}) / (B_{ag} - TR_{ar})$$

Équation 2-22

En combinant cette équation avec l'équation précédente, on obtient :

$$TR_{ar} = B_{ax} / (1 + r_x)$$

Équation 2-23

Les coefficients d'allocations sont alors calculés en supposant que TR_{ar} n'excède pas la photosynthèse brute P_g :

$$\begin{aligned} a_r &= TR_{ar} / P_g & \text{si } TR_{ar} < P_g \\ a_r &= 1 & \text{si } TR_{ar} \geq P_g \end{aligned}$$

Équation 2-24

Le coefficient d'allocation vers le compartiment aérien est calculé selon :

$$a_a = 1 - a_r$$

Équation 2-25

En fin de saison, au cours de la phase de sénescence, les coefficients d'allocations vers les racines calculés à partir des équations précédentes seraient faibles ou nuls du fait de la diminution du rapport B_{ag}/B_r (résultant de la diminution de la biomasse verte aérienne). En réalité, pendant cette phase les coefficients d'allocations vers les racines sont élevés, de l'ordre de 0.71 selon Singh et Coleman (1975). Ainsi, dans le modèle de Hanson et al. (1988), a_r est fixé à 0.71 au cours de la phase de sénescence qui commence lorsque le jour

julien dépasse un jour critique (fixé). En réalité, le jour d'entrée en phase de sénescence varie d'une année à l'autre, et d'une région à l'autre. Dans notre modèle, a_r est également fixé à 0.71 au cours de la phase de sénescence, mais cette phase débute lorsque le taux de mortalité (calculé en fonction de l'âge des feuilles et du stress hydrique ; voir ci-dessous) dépasse la valeur seuil de 0.012 g MS (g MS jour)⁻¹.

I.3.3. Translocations d'hydrates de carbone des racines vers les parties érigées

Dans le cas des graminées pérennes, la formation de nouvelles feuilles après une phase de repos liée à la sécheresse ou au froid, ou après une forte défoliation, est généralement supportée par des translocations d'hydrates de carbone provenant des racines. Les mécanismes contrôlant ces translocations sont généralement peu connus, si bien que seuls des modèles empiriques sont disponibles dans la littérature pour les graminées concernées par notre étude (i.e. Delting et al., 1979 ; Mc Gill et al., 1981 ; Hanson et al., 1988).

Nous nous sommes inspirés du modèle de Hanson et al. (1988) pour calculer les translocations des racines vers les parties érigées lors de la reprise de croissance : dans ce modèle, trois conditions doivent être réunies pour que les translocations se produisent : (i) la température moyenne de l'air au cours des 10 derniers jours doit être supérieure à 12.5°C, (ii) le potentiel hydrique moyen des 5 derniers jours dans la couche 2-15 cm doit être supérieur à -1.2 MPa, et (iii) le rapport B_{ag} / B_r doit être inférieur à $1/r_x$ (soit 0.1). Si ces conditions sont remplies, la quantité d'hydrates de carbone transloquée journalièrement des racines vers le compartiment aérien, TR_{ra} est calculée selon :

$$TR_{ra} = t_r B_r$$

Équation 2-26

où t_r représente la fraction de biomasse racinaire transloquée journalièrement vers les parties érigées ($t_r = 0.005$ à 25°C). Nous avons supposé que la translocation dépendait de la température avec un $Q_{10}=3$.

I.3.4. La respiration

Comme nous l'avons précisé précédemment, la photorespiration, négligeable chez les plantes C4, ne sera pas considérée. La respiration totale de la plante R_t peut donc être calculée comme la somme des respirations à l'obscurité des parties aériennes R_{at} et des parties racinaires R_{ra} .

Depuis McCree (1970), la respiration à l'obscurité est généralement considérée comme étant constituée de deux composantes : la respiration de maintenance et la respiration de croissance.

La respiration de maintenance, encore appelée respiration d'entretien correspond au "coût" de remplacement de protéines cellulaires, de réparation des membranes, du maintien des gradients ioniques,... (e.g. Penning de Vries, 1975). Elle dépend de la quantité de tissus à maintenir et augmente exponentiellement avec la température, en suivant une loi en Q_{10} .

La respiration de croissance correspond au coût en carbone associé à la formation de nouveaux tissus. Ce coût ne dépend pas de la température, et est directement proportionnel à la quantité d'hydrates de carbone utilisés pour la croissance.

La respiration du compartiment aérien, R_{at} (g MS m⁻² jour⁻¹) et la respiration racinaire R_{rt} (g MS m⁻² jour⁻¹) peuvent donc être calculés selon :

$$\begin{aligned} R_{at} &= M_a + G_a = m_a f_4(T) B_{ag} + g_a (a_a P_g + TR_{ra}) \\ R_{rt} &= M_r + G_r = m_r f_4(T) B_r + g_r (a_r P_g) \end{aligned}$$

Équation 2-27

où

- M_a , M_r , G_a , G_r correspondent respectivement aux respirations de maintenance des compartiments aériens et racinaires, et aux respirations de croissance des parties épigées et racinaires;
- m_a , m_r , g_a et g_r sont les coefficients des respirations de maintenance et de croissance pour les compartiments aériens et racinaires ;
- $f_4(T)$ représente l'effet de la température sur la respiration de maintenance, calculé selon (e.g. Jones, 1992) :

$$f_4(T) = Q_{10}^{((T-T_r)/10)}$$

Équation 2-28

où T_r est la température de référence à laquelle sont donnés m_a et m_r ; pour la respiration de maintenance, la valeur du Q_{10} est de 2 environ (Amthor, 1984 ; Jones, 1992).

Le coefficient de respiration de maintenance d'un organe dépend de sa composition en tissus ; des tissus fortement lignifiés ou subérisés ont en général des respirations de maintenance faibles, alors que des tissus ayant de fortes activités enzymatiques et riches en protéines ont des respirations de maintenance beaucoup plus importantes. Les coefficients de maintenance varient donc beaucoup suivant l'espèce considérée, l'organe, l'âge, l'alimentation azotée, ... (e.g. Amthor, 1984 ; Ruimy, 1995). Pour les graminées, les valeurs de m_a reportées dans la littérature sont de l'ordre de 0.02 g MS (g MS jour)⁻¹ à 20°C (e.g. Amthor, 1984). Pour les graminées pérennes de ces prairies semi-arides, les coefficients de respiration maintenance racinaire m_r sont faibles car une proportion importante de la biomasse racinaire est constituée de racines âgées partiellement subérisées. Bachelet (1989) proposait pour *Bouteloua gracilis* un coefficient de respiration de maintenance racinaire de 0.002 g C (g C métabolique jour)⁻¹ à 20°C. En supposant une proportion de carbone structural de 60% dans les racines (Bachelet, 1989), on obtient un coefficient de respiration de maintenance racinaire m_r de 0.0008 g MS (g MS jour)⁻¹ à 20°C, une valeur comparable à celle utilisée par Delting et al. (1979) pour cette même espèce.

Les coefficients de respiration de croissance g_a et g_r sont souvent exprimés en fonction des efficacités de croissance Y_{Ga} et Y_{Gr} définies comme le rapport entre la masse de tissus formés au cours de la croissance, et la masse d'hydrates de carbone utilisés pour cette croissance :

$$\begin{aligned} g_a &= (1 - Y_{Ga}) \cdot Y_{Ga} \\ g_r &= (1 - Y_{Gr}) \cdot Y_{Gr} \end{aligned}$$

Équation 2-29

Y_{Ga} et Y_{Gr} dépendent de la composition biochimique des tissus formés (proportion de lipides, glucides, protéides), le "coût" de biosynthèse variant d'un composant à l'autre. L'efficacité de conversion pour chaque composant peut être connue par l'étude de ses voies de biosynthèse (Penning de Vries et al., 1974) ; de manière schématique, plus le composant est riche en

carbone (ex. lipides), plus l'efficacité de conversion associée à sa formation est faible. Comme Y_{Ga} et Y_{Gr} dépendent de la composition des tissus formés, elles sont susceptibles de varier au cours de la saison, et d'un organe à l'autre. Au niveau de la plante entière, les valeurs théoriques maximales sont de l'ordre de 0.8 à 0.9 (Amthor, 1986). Les variations temporelles de Y_{Ga} et Y_{Gr} (et donc de g_a et g_r) sont négligées dans la plupart des modèles de production. A partir des valeurs de Y_{Ga} et Y_{Gr} (ou g_a et g_r) présentées dans la littérature, nous avons fixé g_a et g_r respectivement à 0.25 (McCree, 1970 ; Penning de Vries et Djitéye, 1982 ; Amthor, 1984 ; Ruimy et al., 1986) et 0.2 (Bachelet, 1989).

1.3.5. Transformation de biomasse en nécromasse (la sénescence)

Les quantités de biomasse aérienne et racinaire mourrant journalièrement, S_a et S_r , sont calculées selon:

$$\begin{aligned} S_a &= d_a B_{ag} \\ S_r &= d_r B_r \end{aligned}$$

Équation 2-30

où d_a et d_r sont respectivement les taux de mortalité pour la biomasse aérienne et la biomasse racinaire ($g \text{ MS } (g \text{ MS jour})^{-1}$).

Au cours d'un cycle de croissance, les taux de mortalité de la biomasse aérienne, d_a , peuvent être étudiés expérimentalement à partir de suivis de cohortes foliaires (Jackson et al., 1986 ; Leroux, 1995) ou par des mesures simultanées des variations de nécromasse aérienne et des vitesses de décomposition de cette nécromasse (Roberts et al., 1985 ; Long et al., 1989). d_a varie avec la phénologie, et différents facteurs environnementaux dont les plus importants sont le stress hydrique et la température (températures négatives en fin de saison dans certaines régions). Ces différents facteurs sont pris en compte via des relations empiriques dans de nombreux modèles (Parton et al., 1978 ; Sauer, 1978 ; Detling et al., 1979 ; McGill et al., 1981 ; Hanson et al., 1988 ; Bachelet, 1989). Nous nous sommes inspirés du modèle BLUEGRAMA (Detling et al., 1979) pour calculer d_a en fonction de l'âge du compartiment aérien, du potentiel foliaire et des températures journalières minimales :

$$d_a = (d_\psi + d_{age} + d_t)$$

Équation 2-31

où d_ψ , d_{age} et d_t représentent respectivement la mortalité due au stress hydrique, au vieillissement, et à la température journalière minimale.

- d_ψ est calculé empiriquement selon :

$$d_\psi = d_{max} e^{(-k_m)}$$

Équation 2-32

où

- d_{max} est le taux de mortalité maximal dû au stress hydrique,
- k_m est un paramètre adimensionnel décroissant linéairement avec le potentiel foliaire entre 1.0 pour un potentiel de 0 MPa et 0 pour un potentiel de - 5 MPa ou moins.

Selon Ludlow et Ng (1974), la sensibilité au stress hydrique augmente avec l'âge des feuilles. Ainsi d_{max} est fixé à 0.02 lorsque l'âge " physiologique " de la canopée (voir plus haut pour le calcul de l'âge physiologique du compartiment aérien) est inférieur à 10 jours et augmente linéairement avec l'âge jusqu'à une valeur de 0.08 pour un âge de 50 jours ou plus.

- De même, d_{age} et d_t sont calculés empiriquement en fonction de l'âge et des températures journalières minimales T_{min} :

$$d_{age} = \begin{cases} 0 & \text{si } \text{âge} \leq 25 \text{ jours} \\ 0.06 * \frac{\text{âge} - 25}{45 - 25} & \text{si } 25 \text{ jours} < \text{âge} \leq 45 \text{ jours} \\ 0.06 & \text{si } \text{âge} > 45 \text{ jours} \end{cases}$$

Équation 2-33

$$d_t = \begin{cases} 0 & \text{si } T_{min} \geq 0^\circ\text{C} \\ 0.4 * \frac{T_{min}}{-5} & \text{si } -5^\circ\text{C} \leq T_{min} < 0^\circ\text{C} \\ 0.4 & \text{si } T_{min} < -5^\circ\text{C} \end{cases}$$

Équation 2-34

Calculé ainsi d_a varie entre 0.0074 lorsque la biomasse aérienne est jeune et en condition de bonne alimentation hydrique, et 0.14 lorsque la canopée est âgée et en condition de fort stress hydrique (ψ_r inférieur ou égal à -5 MPa). Ces valeurs sont proches de celles utilisées par Coughenour et al. (1984) pour des graminées africaines ou par Bachelet (1989) pour *Bouteloua gracilis*.

Pour des raisons évidentes, les taux de mortalité des racines, d_r , sont difficilement mesurables expérimentalement et peu de données sont disponibles dans la littérature. Dans le modèle développé par Ares et Singh (1974) pour simuler les dynamiques de biomasses racinaires de prairies dominées par *Bouteloua gracilis*, trois compartiments racinaires sont considérés : les racines juvéniles, les racines plus anciennes mais encore peu subérisées et les racines subérisées. Les taux de mortalité donnés pour le premier compartiment varient suivant le jour de l'année entre 0.005 et 0.015, 0.0005 et 0.0015 pour le deuxième compartiment, et 0.0004 et 0.0012 pour le troisième compartiment. Dans notre modèle, nous ne simulons qu'un seul compartiment de biomasse racinaire, et d_r est supposé constant au cours de l'année, sa valeur étant calculée sur la base des résultats de Anway et al. (1972) qui estiment le taux de remplacement des racines de *Bouteloua gracilis* à 25% par an. La valeur calculée, 0.00072, se situe dans la gamme de celles données par Ares et Singh pour les compartiments racinaires 2 et 3 (racines subérisées ou en cours de subérisation), dans lesquels se trouve l'essentiel de la biomasse racinaire pendant la majeure partie de l'année (l'apparition des racines juvéniles étant limitée à la phase active de croissance).

1.3.5.1. Transformation en litière de la nécromasse sur pied

La quantité de nécromasse sur pied transférée journalièrement à la surface du sol, L_a peut être calculée selon :

$$L_a = k_r B_{ad}$$

Équation 2-35

où k_r représente le taux journalier de transfert au sol de la biomasse sèche sur pied.

Ce taux dépend de nombreux facteurs physiques ou biologiques difficiles à prendre en compte. Les facteurs météorologiques considérés comme les plus importants sont la pluie (énergie cinétique des gouttes d'eau), le vent et les poussières qu'il transporte (Clark et Paul, 1970). Nous avons supposé que l'effet du vent et des poussières était négligeable devant celui de la pluie, et calculons le taux journalier de transfert k_r de la nécromasse sur pied à la surface du sol en fonction des précipitations selon le modèle proposé par Hanson et al. (1988):

$$k_r = 0.25 \left[1 - e^{(-s_p P)} \right]$$

Équation 2-36

où P représente les précipitations journalières (mm), et s_p est un coefficient exprimant la sensibilité de la nécromasse aux précipitations, fixé à 0.025 pour les graminées pérennes des "shortgrass ecosystems".

1.4. Le bilan hydrique

Dans ce modèle nous avons représenté le sol comme une superposition de strates horizontales d'épaisseur e_i , caractérisées, avec un pas de temps journalier, par leur contenu en eau θ_i (m^3 d'eau par m^3 de sol) et leur potentiel hydrique ψ_i (kPa) ; ces deux variables peuvent être reliées entre elles par des fonctions de courbe de rétention telles que celles proposées par Brook et Corey (1964) puis plus tard simplifiées par Campbell (1974) ou Saxton et al. (1986) :

$$\psi_i = \alpha_i \theta_i^{b_i}$$

Équation 2-37

Cette division du sol en strates horizontales superposées, et le calcul du bilan hydrique selon une approche de type "réservoir multiple" (multilayered bucket model) présente l'avantage par rapport aux modèles basés sur l'analogie "réservoir unique" (e.g. Cornet, 1981 ; Lhomme et Eldin, 1985) de prendre en compte, en partie, la variabilité des propriétés physiques du sol et des densités racinaires le long du profil (Leenhardt et al., 1995). Par contre, contrairement aux modèles plus mécanistes résolvant l'équation des flux à partir de la loi de Darcy et du principe de continuité, les flux d'eau ascendants ne sont pas pris en compte.

Selon une approche réservoir multiple, lorsque l'eau s'infiltre dans le sol, les différentes couches du sol sont remplies successivement du haut vers le bas jusqu'à ce que leur contenu en eau θ_i atteigne la capacité au champ. Nous avons par ailleurs supposé que la couche de sol la plus superficielle, d'épaisseur $e_1 = 2$ cm (et de profondeur $z_1 = 0$ cm) ne participait qu'à l'évaporation, tandis que les couches plus profondes, d'épaisseur e_i (et de profondeur z_i ; $e_i = z_{i+1} - z_i$) participaient à la fois à l'évaporation et à la transpiration. Le changement journalier du contenu en eau de la première couche de sol peut donc s'écrire :

$$\Delta\theta_1 = (P - E_{s1} - D_1) / e_1$$

Équation 2-38

- où P représente les précipitations, E_{s1} la quantité d'eau de la couche 1 évaporée au cours de la journée et D_1 est le drainage de la couche 1 vers la couche sous-jacente ; P , E_{s1} , D_1 et e_1 sont exprimés en mm.

Dans les autres couches, les changements journaliers sont calculés selon:

$$\Delta\theta_i = (D_{i-1} - E_{si} - Q_{si} - D_i) / e_i$$

Équation 2-39

où D_{i-1} est la quantité d'eau qui s'infiltre à partir de la couche sus-jacente, D_i est la quantité d'eau drainée vers la couche sous-jacente, E_{si} est la quantité d'eau qui s'évapore à partir de la couche i , et Q_i la quantité d'eau extraite de la couche i par les racines.

Le drainage de la couche i vers la couche $i+1$ se produit quand $\theta_i > \theta_{ci}$, θ_{ci} étant la capacité au champ. Nous avons supposé que la capacité au champ équivalait au contenu en eau correspondant à un potentiel hydrique du sol de -33 kPa.

1.4.1. Evaporation et transpiration

Dans le cas de prairies semi-arides, caractérisées par une canopée discontinue et peu couvrante, une approche bicouche apparaît plus adaptée qu'une approche monocouche pour l'estimation de l'évapotranspiration (e.g. Kustas, 1990). C'est une approche bicouche simplifiée que nous avons retenue, en supposant que l'évaporation totale pouvait être considérée comme la somme de l'évaporation du sol nu E_s et de l'évapotranspiration du couvert E_c , tandis que le sol en dessous de la canopée morte est considéré comme ne participant pas à l'évaporation. E_c et E_s sont calculés empiriquement comme l'évapotranspiration d'une canopée continue et l'évaporation d'un sol nu en prenant en compte leurs recouvrements respectifs. Ainsi, si f_{vg} , f_{vd} et f_s sont respectivement le recouvrement par la végétation verte, par la végétation morte sur pied et par le sol nu ($f_{vg} + f_{vd} + f_s = 1$), E_c et E_s (mm jour⁻¹) peuvent être calculés suivant Penman-Monteith :

$$E_c = f_{vg} \cdot \frac{s \cdot A + \frac{\rho \cdot C_p \cdot D}{r_{ac}}}{\lambda \cdot [s + \gamma \cdot (1 + \frac{r_{sc}}{r_{ac}})]} \quad \text{et} \quad E_s = f_s \cdot \frac{s \cdot A + \frac{\rho \cdot C_p \cdot D}{r_{as}}}{\lambda \cdot [s + \gamma \cdot (1 + \frac{r_{ss}}{r_{as}})]}$$

Équation 2-40

où

- A est l'énergie disponible (MJ m⁻² jour⁻¹) ;
- D est le déficit de pression de vapeur d'eau à la hauteur de référence au dessus de la surface (kPa) ;
- λ est la chaleur latente de vaporisation (~ 2.45 MJ kg⁻¹) ;
- ρ est la masse volumique de l'air (~ 1.2 kg m⁻³) ;
- C_p est la chaleur massique de l'air à pression constante ($\sim 1.013 \cdot 10^{-3}$ MJ kg⁻¹ °C⁻¹) ;
- s est la pente de la courbe de pression de vapeur saturante à la température de l'air T (kPa °C⁻¹) ;
- γ est la constante psychrométrique (~ 0.066 kPa °C⁻¹) ;
- r_{sc} et r_{ss} sont les résistances de surface de la canopée et du sol nu (s m⁻¹) ;
- r_{ac} et r_{as} sont les résistances aérodynamiques de l'air pour la canopée et le sol nu respectivement (s m⁻¹) ;

La pression de vapeur saturante à la température T , $e_s(T)$ (kPa), nécessaire pour le calcul de D , ainsi que la pente de la courbe de pression de vapeur saturante $s(T)$ (kPa °C⁻¹) peuvent être calculés selon Monteith et Unsworth (1990) :

$$e_s(T) = 0.611 \cdot \exp\left(\frac{17.27 T}{273.3 + T - 36.0}\right)$$

Équation 2-41

$$s(T) = \frac{M_{H_2O} \cdot \lambda}{R} \cdot \frac{e_s(T)}{(273.3 + T)^2}$$

Équation 2-42

- où M_{H_2O} est la masse molaire de l'eau (0.018 kg mol⁻¹), et R la constante des gaz parfaits (~8.314 J mol⁻¹ K⁻¹).

1.4.1.1. Estimation de l'énergie disponible

L'énergie disponible A (MJ m⁻² jour⁻¹) est la somme du rayonnement net Rn et du flux de chaleur dans le sol G :

$$A = Rn + G$$

Équation 2-43

Rn (MJ m⁻² jour⁻¹) étant la somme du rayonnement net dans les courtes longueurs d'onde (entre 0.3 µm et 3 µm), Sn et du rayonnement net dans les grandes longueurs d'onde (3 à 100 µm), Ln :

$$Rn = Sn + Ln$$

Équation 2-44

Sn (MJ m⁻² jour⁻¹), qui correspond au rayonnement non réfléchi par la surface peut être calculé en fonction du rayonnement incident, Rg , et de l'albedo de la surface α :

$$Sn = Rg(1 - \alpha)$$

Équation 2-45

Ln représente la différence entre le rayonnement grande longueur d'onde reçu (en provenance de l'atmosphère) et celui émis par la surface. Il peut être calculé selon une équation de type Brunt (Shuttleworth, 1993) :

$$Ln = -c \cdot \varepsilon' \cdot \sigma \cdot (T + 273.2)^4$$

Équation 2-46

où T est la température moyenne journalière de l'air, c coefficient d'ajustement pour la couverture nuageuse, ε' est l'émissivité nette entre l'atmosphère et la surface et σ est la constante de Stefan-Boltzmann (4.903 10⁻⁹ MJ m⁻² K⁻⁴ jour⁻¹) ; ε' peut être calculée selon Shuttleworth (1993) :

$$\varepsilon' = a_e + b_e \sqrt{e}$$

Équation 2-47

où e représente la pression de vapeur d'eau (kPa) et a_e et b_e sont des coefficients de régression, valant respectivement 0.34 et -0.14 (Doorenbos et Pruitt, 1977).

Le facteur d'ennuagement c peut être calculé selon Wright et Jensen (1972, cités par Shuttleworth, 1993) :

$$c = a_c \cdot (Rg / Rg_{ot}) + b_c$$

Équation 2-48

où Rg_{ot} représente le rayonnement global incident journalier par temps clair ; a_c et b_c sont des coefficients de régression valant approximativement 1.35 et -0.35 en régions semi-arides (Doorenbos et Pruitt, 1977).

Rg_{ot} peut être calculé à partir du rayonnement global extraterrestre Rg_o (que nous calculons selon Perrin de Brichambaut et Vauge, 1982) et des coefficients de la relation de Prescott (Prescott, 1940). Cette relation permet de calculer le rayonnement global incident (lorsque celui-ci n'est pas mesuré directement) à partir des mesures de durée d'insolation n et des durées du jour N_d (calculées) :

$$Rg = Rg_o \left(a + b \frac{n}{N_d} \right)$$

Équation 2-49

Par temps clair, Rg vaut Rg_{ot} et n vaut N_d . Rg_{ot} peut donc être simplement calculé selon :

$$Rg_{ot} = Rg_o (a + b)$$

Équation 2-50

Selon Lof et al. (1966), $(a+b)$ aurait une valeur de 0.78 dans la région. Cette valeur semble être en accord avec celle suggérée par la Figure 2-7.

Dans le cas d'un sol nu où l'évaporation peut se faire pendant toute la journée, Ln est calculé sur 24 heures tandis que G est négligé car le gain pendant la journée est supposé compenser les pertes nocturnes. Pour une canopée complète, l'évapotranspiration n'aura lieu que pendant la journée, les stomates étant fermés la nuit. Ln sera donc calculé sur la durée du jour, et G sera pris égale à -5% de $(Sn + Ln)$.

1.4.1.2. Calcul des résistances

Le calcul de la résistance stomatique du couvert r_{sc} en fonction du potentiel foliaire ψ_l a déjà été présentée dans la sous-section " Calcul de la photosynthèse brute ".

Différents modèles ont été proposés pour estimer empiriquement la résistance de surface des sol r_{ss} ($s \cdot m^{-1}$) en fonction de leur contenu en eau (e.g. Shu Fen Sun, 1982 ; Camillo et Gurney, 1986). Nous avons retenu le modèle de Camillo et Gurney (1986) :

$$r_{ss} = 4140 \cdot (\theta_{s1} - \theta_1) - 805$$

Équation 2-51

- où θ_1 représente le contenu en eau dans la couche de sol superficielle (0-4cm) ($m^3 H_2O \cdot m^{-3}$ de sol) et θ_{s1} est son contenu en eau à la saturation ($m^3 \cdot m^{-3}$). θ_{s1} est calculé en fonction du pourcentage de sable et d'argile selon Saxton et al., 1986 (voir plus loin).

Les résistances aérodynamiques r_{ac} et r_{as} ($s\ m^{-1}$) sont calculées en supposant un profil logarithmique du vent :

$$r_{ac} = \ln^2 \left(\frac{Z_r - d_c}{Z_{oc}} \right) / k^2 \cdot U \quad \text{et} \quad r_{as} = \ln^2 \left(\frac{Z_r - d_s}{Z_{os}} \right) / k^2 \cdot U$$

Équation 2-52

où

- z_r est la hauteur de référence à laquelle sont mesurées la vitesse du vent U ($m\ s^{-1}$) et l'humidité de l'air ;
- k est la constante de Von Karman (0.41) ;
- d_c et d_s sont respectivement les hauteurs de déplacement du plan 0 (m) pour la canopée et le couvert ;
- z_{oc} et z_{os} sont respectivement les hauteurs de rugosité (m) pour la canopée et le sol nu ;
- z_{oc} et d_s sont respectivement fixés à 0.01 m et 0 m.

z_{oc} et d_c sont calculés en fonction de la hauteur moyenne de la végétation h_c :

$$z_{oc} = 0.1h_c$$

$$d_c = 0.67h_c$$

Équation 2-53

1.4.1.3. Calcul des recouvrements

Le recouvrement par l'ensemble de la canopée (feuilles vertes et sèches), fvt ($= fvg + fvd$) peut être calculé empiriquement par analogie à la pénétration de la lumière en milieu trouble (e.g. Monsi et Saeki, 1953 ; et voir partie expérimentale) :

$$fvt = 1 - e^{(-k_2 \cdot LAI_t)}$$

où

- k_2 représente le coefficient d'extinction, dans la canopée, de la lumière provenant du zénith ;
- LAI_t est le LAI total, calculé comme la somme du LAI du compartiment aérien vivant (feuilles vertes) LAI_g , et du LAI du compartiment aérien mort (feuilles mortes), LAI_d .

Le recouvrement par la végétation verte fvg , et par la végétation sèche, fvd sont ensuite estimés empiriquement à partir du recouvrement par l'ensemble de la canopée, en prenant en compte les proportions de feuilles vertes et sèches dans le couvert :

$$fvg = (1 - e^{(-k_2 \cdot LAI_t)}) \cdot \frac{LAI_g}{LAI_t} \quad \text{et} \quad fvd = (1 - e^{(-k_2 \cdot LAI_t)}) \cdot \frac{LAI_d}{LAI_t}$$

Équation 2-54

Le recouvrement par le sol nu est finalement calculé comme le complément de fvg et fvd :

$$fs = 1 - (fvg + fvd)$$

Équation 2-55

LAI_d est calculé de la même façon que LAI_g (équation 2-19), en fonction de la biomasse aérienne morte et de sa surface spécifique SLA_d :

$$LAI_d = SLA_d * B_{ad}$$

Pour des couverts "homogènes", k_2 peut être calculé en fonction des distributions des angles foliaires (LAD). Pour des couverts "hétérogènes", comme c'est le cas pour les "shortgrass-ecosystems", la répartition des éléments de la canopée en "agrégats" conduit à des valeurs de k_2 plus faibles que celles estimées uniquement à partir des LAD (voir partie expérimentale). Les valeurs du coefficient d'extinction doivent donc être calculées à partir de modèles prenant en compte l'hétérogénéité de la structure, ou être mesurés (Jackson et Palmer, 1979).

1.4.2. Calcul, à partir de E_s , de la contribution à l'évaporation de chaque couche du sol (E_{si})

Pour répartir l'évaporation du sol E_s entre les différentes couches de sol, nous nous sommes basés sur l'approche de Rambal et Cornet (1982) et Van Keulen (1975). Selon ces modèles, l'évaporation E_s est distribuée entre les différentes couches de sol i selon des coefficients f_i qui dépendent du contenu en eau, de l'épaisseur et de la profondeur de chaque couche :

$$E_s = \sum_{i=1}^{i=nb} E_{s_i} = \sum_{i=1}^{i=nb} f_i . E_s$$

Équation 2-56

L'effet du contenu en eau de la couche i sur f_i , est pris en compte après avoir défini pour chaque couche une expression adimensionnelle θ'_i :

$$\theta'_i = \frac{\theta_i - \theta_{di}}{\theta_{ci} - \theta_{di}}$$

Équation 2-57

où θ_{ci} et θ_{di} sont respectivement les contenus en eau à la capacité au champ et les contenus en eau minimum (air dryness) de la couche i . θ'_i varie entre 1 lorsque $\theta_i = \theta_{ci}$ et 0 lorsque $\theta_i = \theta_{di}$. Nous avons défini θ_{di} comme le contenu en eau correspondant à un potentiel hydrique du sol ψ_i de $-15 \cdot 10^4$ kPa.

Un autre terme z_i est calculé pour décrire l'effet de la profondeur :

$$z'_i = e^{-k_e \cdot z_i} - e^{-k_e \cdot z_{i+1}}$$

Équation 2-58

où k_e est un coefficient d'extinction (0.125 cm^{-1} ; Van Keulen, 1975).

Les coefficients f_i sont alors calculés à partir de θ'_i et z_i et en normalisant de manière à ce que leur somme ne dépasse pas l'unité :

$$f_i = \frac{\theta'_i \cdot z'_i}{\sum_{i=1}^{i=nb} \theta'_i \cdot z'_i}$$

Équation 2-59

1.4.2.1. Calcul des paramètres des courbes de rétention du sol

Le modèle de Saxton (1986) basé sur la relation $\psi_i = a_i \theta_i^{b_i}$ où les coefficients a_i et b_i sont calculés à partir des pourcentages de sable et d'argile du sol, a été choisi sur la base des travaux de Kern (1995a, b). A partir d'une base de données concernant plus de 23000 échantillons de sols prélevés aux Etats-Unis, Kern a évalué un certain nombre de modèles de courbe de rétention du sol : parmi les modèles évalués qui nécessitent uniquement en entrée des informations sur la granulométrie du sol, le modèle de Saxton (1986) était celui qui présentait les meilleures performances, en particulier pour estimer la capacité au champ.

Selon ce modèle, les coefficients a_i et b_i sont calculés empiriquement à partir des pourcentages de sable, et d'argile du sol, $Sand_i$ et $Clay_i$ respectivement:

$$\begin{aligned} a_i &= \exp(-4.396 - 0.0715 \cdot Clay_i - 4.88 \cdot 10^{-4} Sand_i^2 - 4.285 \cdot 10^{-5} Sand_i^2 Clay_i) \cdot 100 \\ b_i &= -3.14 - 0.00222 \cdot Clay_i^2 - 3.484 \cdot 10^{-5} Sand_i^2 Clay_i \end{aligned}$$

Équation 2-60

Pour calculer les contenus en eau à saturation à partir des pourcentages de sable et d'argile, nous nous sommes également basés sur une relation empirique obtenue par Saxton et al. (1986) à partir des données de Strait et al. (1979) sur des sols appartenant à différentes classes texturales :

$$\theta_{s_i} = 0.332 - 7.25110^{-4} Sand_i + 0.1276 \log_{10} Clay_i$$

Équation 2-61

1.4.3. Calcul de l'extraction racinaire

Depuis les travaux de Van der Honert (1948), l'extraction racinaire est souvent calculée par analogie à une loi d'Ohm en fonction de la différence de potentiel hydrique entre le sol et les feuilles, et de la résistance sol-plante aux transferts d'eau, r_{sp} :

$$Q = \frac{\psi_s^e - \psi_f}{r_{sp}}$$

Équation 2-62

où ψ_f représente le potentiel hydrique moyen au niveau des feuilles et ψ_s^e le potentiel hydrique effectif du sol.

D'une manière schématique, r_{sp} peut être considérée comme étant la somme de différentes résistances en série. Elle comprend la résistance du sol, r_s , aux transferts de l'eau jusqu'à la surface des racines, la résistance radiale des racines, r_r , due aux différents tissus racinaires (épiderme, cortex, endoderme,...) présents entre la surface des racines et les éléments conducteurs du xylème, et enfin la résistance aux écoulements dans le xylème des racines (résistance axiale des racines, r_{xr}) et des tiges (r_{xt}) (Figure 2-8).

Différents modèles physiques ont été proposés pour estimer chacune de ces résistances (e.g. voir Lhomme, 1998). Par exemple, le modèle de Gardner et al. (1960) calcule la résistance du sol en fonction de la densité racinaire (longueur de racines par unité de volume de sol), le diamètre des racines, et la conductivité hydraulique du sol, elle-même calculée en fonction de l'humidité du sol à partir de relations semi-empiriques comme celles proposées par Campbell (1974), Brooks et Corey (1964), Abramopoulos et al. (1988), ou Saxton et al. (1986). Les résistances radiales et axiales des racines sont calculées à partir des longueurs racinaires, densités racinaires et d'estimations expérimentales de ces résistances par unité de longueur ou de surface de racines (Taylor et Klepper, 1978 ; Chen et Lieth, 1992 ; Braud et al., 1995). Les longueurs racinaires nécessaires pour ces différents calculs sont obtenues à partir des biomasses et longueurs spécifiques des racines (e.g. Chen et Coughenour, 1994).

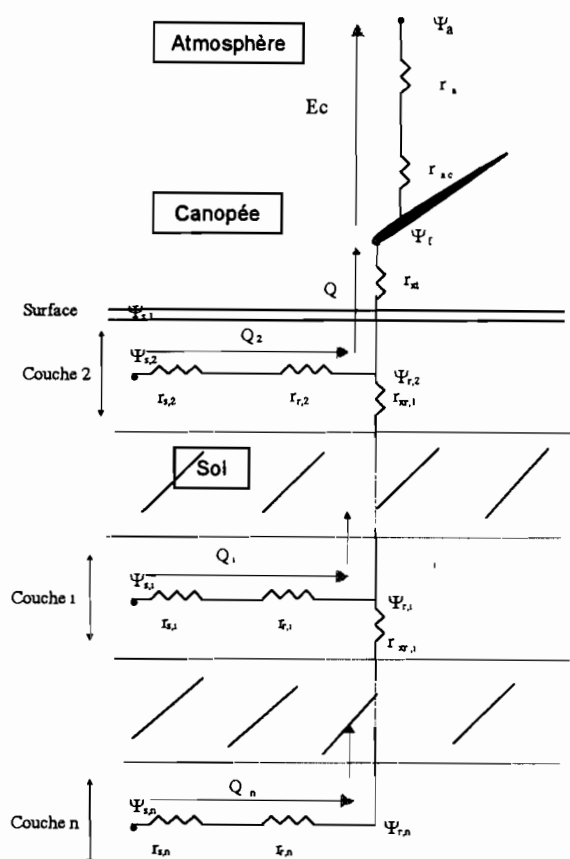


Figure 2-8 : Présentation des transferts d'eau dans le continuum sol - plante - Atmosphère (CSPA) par analogie à un circuit électrique (adapté de Lhomme, 1998 et Guyot, 1997).

Les résistances aux écoulements de la sève brute provoquent une augmentation du potentiel hydrique dans le xylème depuis les feuilles vers les extrémités des racines. Cependant, ces résistances axiales, au moins dans le cas des graminées de régions sèches, sont faibles comparées aux résistances radiales si bien que les variations de potentiel dans le xylème sont généralement négligées lorsque le sol est composé de couches superposées (Chen et Coughenour, 1994). On peut alors écrire :

$$Q = \sum_{i=2}^{i=nb} Q_i = \sum_{i=2}^{i=nb} \frac{\psi_{s,i} - \psi_f}{r_{sp,i}}$$

Équation 2-63

où nb est le nombre de couches de sol ; Q_i et Q représentent, respectivement, l'extraction racinaire dans la couche i et l'extraction racinaire totale.

L'application des modèles physiques pour calculer les résistances sol-plante dans les différentes strates de sol ($r_{sp,i}$) est délicate car des paramètres tels que les longueurs spécifiques, le diamètre des racines ou la résistance radiale par unité de longueur des racines, sont généralement peu connus, et variables temporellement et le long du profil racinaire. Dans le cas des prairies semi-arides, on a souvent recours à des approches plus empiriques pour estimer les $r_{sp,i}$, ces approches ayant permis d'obtenir des résultats satisfaisants. Dans notre modèle, nous avons repris l'approche de Rambal et Cornet (1982), Mougin et al. (1995), Lo Seen et al. (1997) qui calculent les résistances sol-plante dans chaque couche à partir d'une résistance de la plante constante r_p , dérivée de mesures expérimentales ($1.03 \text{ bar j mm}^{-1}$) et réparties dans chaque strate inversement proportionnellement au pourcentage de la biomasse racinaire (Saugier, 1974 ; Rambal et Cornet, 1982) :

$$r_{sp,i} = r_p \cdot FR_i$$

Équation 2-64

où FR_i est la fraction de la biomasse racinaire B_r présente dans la couche i .

I.4.3.1. Calcul du potentiel foliaire

Le potentiel foliaire est nécessaire pour le calcul de la résistance stomatique du couvert contrôlant la transpiration et pour le calcul de l'extraction racinaire. Pour le calculer, nous avons supposé que les variations journalière de l'eau stockée dans la plante étaient négligeables. Dans ces conditions, la transpiration E_c est égale à l'extraction racinaire totale, ce qui donne après avoir remplacé dans l'équation 2-40 r_{sc} par son expression donnée par l'équation 2-14 :

$$fvg \cdot \frac{s \cdot A + \frac{\rho \cdot C_p \cdot D}{r_{ac}}}{\lambda \cdot \left\{ s + \gamma \cdot \left(1 + \frac{r_{smin} \left[1 + \left(\frac{\psi_l}{\psi_{l2}} \right)^n \right]}{r_{ac}} \right) \right\}} = \sum_{i=2}^{i=nb} \frac{\psi_{s,i} - \psi_f}{r_{sp,i}}$$

Équation 2-65

Cette équation est résolue numériquement.

I.4.3.2. Répartition des racines dans le profil : calcul de FR_i

Selon Gale et Grigal (1987) et Jackson et al. (1996), qui se sont intéressés aux distributions dans le profil du sol des biomasses racinaires des principaux écosystèmes terrestres, la proportion de racines comprise entre la surface et une profondeur d (exprimée en cm), $y(d)$ peut être décrite empiriquement suivant une équation asymptotique :

$$y(d) = 1 - \beta^d$$

Équation 2-66

où β est un coefficient qui caractérise la distribution de la biomasse racinaire dans le sol (Gale et Grigal, 1987) et qui dépend de l'écosystème considéré. Par exemple, pour des prairies tempérées, Jackson et al. (1996) trouvent une valeur moyenne de β de 0.943, tandis que pour des graminées de savane, à l'enracinement plus profond une valeur de 0.972 était trouvée. Cette valeur peut être calculée expérimentalement à partir de mesures de biomasses racinaires (voir partie expérimentale).

Suivant ce modèle, les fractions racinaires dans chaque couche FR_i s'écriront :

$$FR_i = \beta^{z_i} - \beta^{z_{i+1}}$$

Équation 2-67

où z_i est la profondeur de la couche i , exprimée en cm.

II. CHOIX D'UN MODELE DE REFLECTANCE

II.1. Introduction

Le flux de rayonnement réfléchi par un couvert végétal et mesuré par un radiomètre dans une bande spectrale donnée, varie en fonction de nombreux facteurs qui dépendent de la surface elle-même (propriétés optiques des feuilles, LAI, structure de la canopée, propriétés optiques du sol) ou de conditions externes (fraction de rayonnement diffus, configuration géométrique d'éclairement et de visée).

De nombreux modèles ont été développés pour calculer, selon différentes approches, la réflectance des couverts végétaux, en prenant en compte les facteurs les plus importants.

II.2. Différentes approches pour modéliser la réflectance des couverts végétaux

On trouvera chez Goel (1987), Bégué (1991), Sinoquet (1995) et Pinel (1997), une revue des principales approches pour modéliser la réflectance des couverts végétaux. Ces approches sont de complexité variable suivant les objectifs à atteindre et peuvent être regroupés en 5 catégories:

- **Les modèles « empiriques » ou « semi-empiriques » :** ces modèles ne simulent pas les mécanismes physiques mis en jeu dans les transferts radiatifs, mais ont des paramètres ajustés à partir de mesures de réflectance obtenues dans différentes configurations géométriques d'éclairement et d'observation. A cette catégorie appartiennent les modèles de Walthall (Walthall et al., 1985), de Shibayama (Shibayama et al., 1985), de Roujean (Roujean et al., 1992) ou encore le modèle de Rahman et al. (1993a,b) qui a été appliqué par Qi et Huete (1994) sur l'un de nos site d'étude en Arizona. Ces modèles sont très utiles pour normaliser des effets bidirectionnels mais leurs paramètres ne sont pas reliés de manière explicite à des variables caractérisant la structure des couverts (LAI, recouvrement par la végétation,...) et ne permettent donc pas le couplage avec le modèle de fonctionnement.
- **Les modèles en milieu turbide:** Dans ces modèles le couvert végétal est représenté, par analogie avec un milieu turbide, par un ensemble de petites particules absorbantes et diffusantes réparties aléatoirement dans une ou plusieurs couches horizontales considérées comme infinies, et orientées suivant des distributions statistiques. L'architecture du couvert est décrite par son indice foliaire (Leaf Area Index ou LAI) et la distribution des angles foliaires (Leaf Angle Distribution ou LAD). Les transferts radiatifs à l'intérieur du couvert sont décrits en faisant appel aux notions de fréquence de trous ou de coefficient d'extinction. Le modèle SAIL (Verhoef, 1984), dérivé du modèle de Suits (Suits, 1972), est le modèle appartenant à cette catégorie qui est le plus utilisé. Le modèle JPF (Gastellu-Etchegorry et al., 1996) ou le modèle de Goudriaan (Goudriaan, 1977) en sont d'autres exemples.

Ces modèles sont en général bien adaptés aux couverts horizontalement homogènes, suffisamment denses et uniformes et dans lesquels les feuilles sont de taille faible par rapport à la hauteur des plantes, mais donnent généralement de mauvais résultats dans le cas de couverts hétérogènes. Les prairies semi-arides constituées de graminées pérennes formant des « touffes » éparses ne sont donc pas favorables à l'application de ces modèles, comme l'ont montré les travaux de Luquet (1998).

- **Dans les modèles géométriques**, le couvert végétal est décrit par des formes géométriques simples (par exemple des cônes, sphères ou cylindres pour des plantes individualisées, parallélépipèdes pour des rangs dans une culture), considérées comme opaques ou partiellement transmittants. Pour une configuration géométrique d'éclairement et d'observation donnée, les proportions de sol nu éclairé, du sol nu à l'ombre, de végétation éclairée et de végétation à l'ombre sont calculées à partir de simples projections géométriques. Pour calculer la réflectance composite de la scène, deux approches discutées par Richardson et Wiegand (1990) sont appliquées : dans la première approche, la réflectance composite est simplement calculée en fonction de la réflectance de chaque composant et la proportion de la surface perçue qu'il occupe. Ces modèles (e.g. Richardson et al., 1975 ; Jackson et al., 1979 ; Li et Strahler, 1985 ; Li Strahler, 1988) appelés AIRM (pour Additive Independent Reflectance Model) négligent les diffusions multiples à l'intérieur et entre les composants. Dans la deuxième approche (e.g. Lillesaeter, 1982), les interactions entre composants de la scène sont pris en compte (modèles TRIM pour Transmittance-Reflectance Interactive Model).
- **Les modèles hybrides**: Ce sont des modèles géométriques pour lesquels les diffusions multiples à l'intérieur des formes géométriques sont traitées par des approches similaires à celle des milieux turbides (e.g. Li et Strahler, 1995).
- **Les modèles discrets ou de lancer de rayon sur maquettes informatiques**: Le modèle DART (Discrete Anisotropic Radiative Transfer ; Gastellu-Etchegorry et al., 1994, 1996 ; Pinel, 1997) ou le modèle de Myneni (1990) sont des exemples de modèles discrets : le couvert végétal est représenté par la juxtaposition de cellules élémentaires parallélépipédiques caractérisées par des propriétés optiques et structurales, et le calcul de la trajectoire des photons est effectué au niveau de chacune de ces cellules.

Les techniques de lancer de rayon combinées à l'approche de Monte Carlo peuvent aussi être appliquées sur des maquettes informatiques 3D décrivant explicitement le couvert, comme dans le cas du modèle ART (Advanced Ray Tracing ; Dauzat, 1993) ou Raytran (Govaerts et Verstraete, 1998). Ces modèles sont très performants du fait de la représentation réaliste du couvert et de la précision des calculs de trajectoires de photons, et constituent donc d'excellents modèles de référence pour diverses études ; cependant ils sont très coûteux en temps de calcul et leur utilisation en couplage avec le modèle de fonctionnement n'est donc pas envisageable à l'heure actuelle.

II.3. Description de l'approche retenue

L'approche que nous avons retenue est celle d'un **modèle additif** où les composants (touffes de graminées et sol nu entre les touffes) sont considérés comme indépendants, à savoir que l'on néglige les diffusions multiples entre ces composants, et l'influence des ombres sur le signal composite n'est pas pris en compte.

Franklin et al. (1994) ont montré que pour des couverts épars avec un faible recouvrement par la végétation, et des angles zénithaux solaires peu importants, cette approximation est raisonnable. Par ailleurs, les « shortgrass ecosystems » sont comme leur nom l'indique constitués de graminées de petites tailles, ce qui tend à limiter les surfaces des ombres portées. Ces hypothèses simplificatrices ont été utilisées par Hanan et al. (1991) et LoSeen et al. (1995) pour modéliser la réflectance des écosystèmes sahéliens, ou encore par Graetz et Gentle (1982) et Pech et Graetz (1986) pour des steppes arbustives australiennes.

La réflectance composite R de la scène pour des angles zénithaux solaires et de visée θ_s et θ_v et pour un azimuth relatif ψ_{sv} (Figure 2-9) est calculée à partir de la proportion de la surface occupée par chaque composant et leur réflectance respective :

$$R(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv}) = P_{st} \cdot R_t(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv}) + P_s \cdot R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$$

Équation 2-68

où

- P_{st} et P_s sont les proportions de la surface de la scène occupée respectivement par les touffes de graminées et par le sol nu entre ces touffes ($P_s = 1 - P_{st}$),
- R_t et $R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$ sont les réflectances correspondant à chacune de ces composantes aux configurations géométriques θ_s , θ_v et ψ_{sv} .

Les différents éléments déterminant la réflectance des touffes $R_t(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$ sont les feuilles (et tiges) vertes, les feuilles mortes, et le sol sous les touffes.

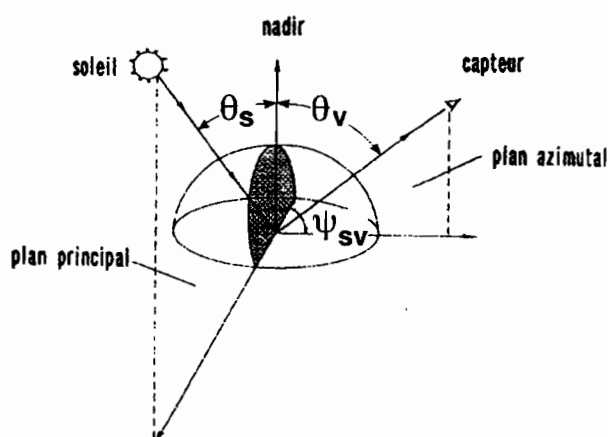


Figure 2-9 : Configuration géométrique d'éclairage et d'observation pour les mesures de réflectance bidirectionnelles (θ_s : angle zénithal solaire ; θ_v : angle zénithal de visée ; ψ_{sv} : angle azimutal relatif) (d'après Irons et al., 1988)

II.3.1. Modélisation de la réflectance du sol nu, $R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$

Dans le cas des prairies semi-arides, où le recouvrement par la végétation est souvent faible, il est important d'avoir une bonne représentation du comportement spectral et bidirectionnel du sol.

Le modèle que nous avons retenu pour modéliser la réflectance spectrale et directionnelle du sol est le modèle SOILSPECT (Jacquemoud, 1992 ; Jacquemoud et al., 1992), inspiré du modèle d'Hapke (Hapke, 1981a,b ; Pinty et al., 1989). Ce modèle assimile le sol à une surface plane constituée de particules irrégulières orientées au hasard, et de grande taille par rapport à la longueur d'onde. Le calcul de la réflectance prend en compte de manière distincte les diffusions simples et multiples, et son expression finale s'écrit (Jacquemoud et al., 1992) :

$$R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv}) = A + B$$

$$A = \frac{\omega}{4} \frac{1}{\cos \theta_s + \cos \theta_v} \{ [1 + B(g)] P(g, g') \}$$

$$B = \frac{\omega}{4} \frac{1}{\cos \theta_s + \cos \theta_v} \{ H(\cos \theta_s) H(\cos \theta_v) - 1 \}$$

Équation 2-69

où

- les expressions A et B correspondent respectivement aux composantes diffusions simples et diffusions multiples ;
- ω est l'albedo de simple diffusion ;
- g et g' sont les angles de phase (angle entre les rayons incidents et la direction de la visée) et d'antiphase (angle entre la direction spéculaire et la direction de la visée) :

$$\cos g = \cos \theta_s \cos \theta_v + \sin \theta_s \sin \theta_v \cos \psi_{sv}$$

$$\cos g' = \cos \theta_s \cos \theta_v - \sin \theta_s \sin \theta_v \cos \psi_{sv}$$

Équation 2-70

$P(g, g')$ est une fonction de phase moyenne, décrivant la distribution angulaire de la lumière diffusée, capable d'expliquer aussi bien la rétrodiffusion que l'effet spéculaire et approximée par les polynômes de Legendre :

$$P(g, g') = 1 + b \cos g + c \frac{3 \cos^2 g - 1}{2} + b' \cos g' + c' \frac{3 \cos^2 g' - 1}{2}$$

Équation 2-71

$B(g)$ est une fonction de rétrodiffusion, introduite par Hapke (1963) pour prendre en compte l'effet d'opposition :

$$B(g) = \frac{1}{1 + (1 + h) \tan(g / 2)}$$

Équation 2-72

où h est un paramètre de rugosité ;

$H(x)$, nécessaire pour le calcul des diffusions multiples est donné par Hapke (1981) :

$$H(x) = \frac{1 + 2x}{1 + 2\sqrt{1 - \omega} x}$$

Finalement, les paramètres nécessaires pour ce modèle sont au nombre de 6 : l'albedo de simple diffusion, ω , qui dépend du type de sol et varie spectralement, et les autres paramètres (h , b , c , b' , c') qui ne dépendent que des conditions de surface.

Ces paramètres sont généralement calés pour chaque sol à partir de mesures effectuées dans différentes configurations géométriques d'éclairement et d'observation (Jacquemoud et al., 1992). Bien que ω soit aussi dépendant de l'humidité du sol, nous n'avons pas pris en compte ce facteur, car en zone semi-aride la couche superficielle du sol se dessèche assez vite après un événement pluvieux, et il est donc raisonnable d'utiliser une valeur de ω calée à partir de mesures de réflectances obtenues sur sol sec.

II.3.2. Modélisation de la réflectance de la végétation (touffes), $R_r(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$

II.3.2.1. Introduction

Dans le cadre de nos recherches sur les prairies semi-arides, un travail a été mené par Luquet (Luquet, 1997, 1998 ; Luquet et al., 1998) pour comparer les performances de divers modèles de transferts radiatifs. L'objectif était dans un premier temps d'élaborer à partir du logiciel AMAP (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes ; Bouchon et al., 1997) des maquettes informatiques de ces prairies (Figure 2-10) pour tester le modèle de lancer de rayons ART (Advanced Ray Tracing) de Dauzat (1993). Les comparaisons des simulations obtenues dans diverses configurations géométriques d'éclairement et de visée avec des mesures de terrain ont montré que ART permettait de reproduire correctement les réflectances observées lorsque l'anisotropie des sols était prise en compte (modèle SOILSPECT) ; ce modèle de réflectance a ainsi pu être utilisé, dans un deuxième temps, comme modèle de référence pour tester les performances d'autres modèles.

Ce travail a permis de confirmer que le modèle SAIL, dont les hypothèses de base supposent le couvert « homogène » est inadapté pour ces couverts épars (Luquet et al., 1998, cf. annexe 3) et de quantifier les erreurs commises sur les réflectances calculées avec SAIL (Luquet, 1998). Ce travail montre qu'en revanche lorsque SAIL est utilisé dans un modèle additif (application de SAIL uniquement sur les surfaces correspondant aux touffes de graminées), de bons résultats sont obtenus pour les angles proches du nadir. Cette approche avait été retenue par Lo Seen et al. (1995) pour modéliser la réflectance de prairies semi-arides sahéliennes, et c'est également celle que nous avons adaptée : pour les fractions de la surface recouverte par les touffes, la réflectance de la végétation est calculée à partir du modèle SAIL.

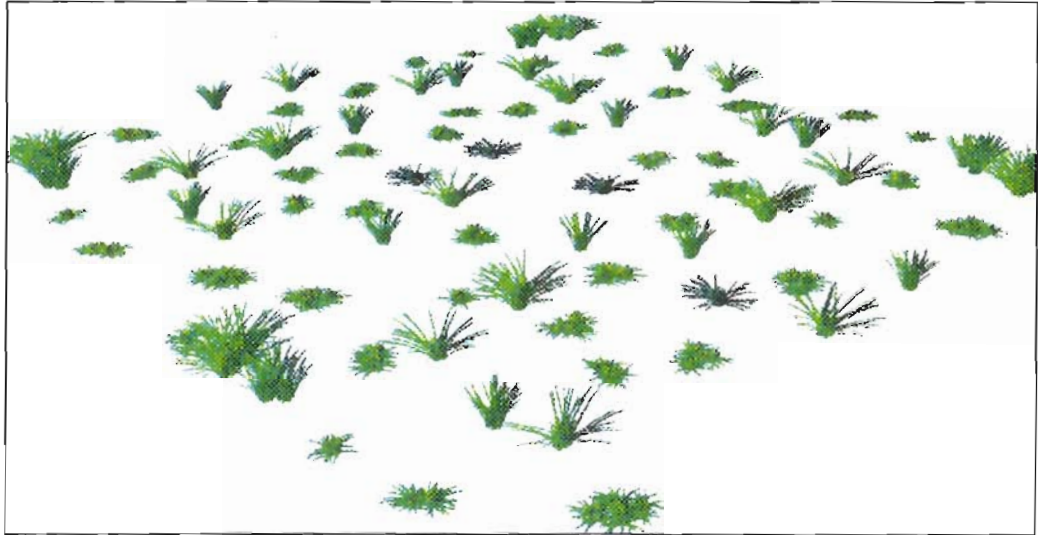


Figure 2-10 : Représentation tridimensionnelle des prairies simulée par le logiciel AMAP : scène de 4 m², site Zapata (d'après Luquet, 1998)

II.3.2.2. Le modèle SAIL

Le modèle SAIL (Verhoef, 1984, 1985) est basée sur la théorie de Kubelka et Munk (1931) de diffusion et d'extinction de la lumière dans un milieu diffusant et plus précisément sur le système de 4 équations différentielles du modèle de Suits (1972) :

$$\begin{cases} dE_s(x)/dx = kE_s(x) \\ dE_-(x)/dx = -sE_s(x) + aE_-(x) - \sigma E_+(x) \\ dE_+(x)/dx = s'E_s(x) - aE_+(x) + \sigma E_-(x) \\ dE_o(x)/dx = wE_s(x) + vE_-(x) + uE_+(x) - KE_o(x) \end{cases}$$

Équation 2-73

où

- $E_s(x)$ et $E_+(x)$ représentent les flux diffus descendants et ascendants à la profondeur x dans le couvert ($E_s(0)$ correspond au flux diffus incident au sommet de la canopée),
- $E_s(x)$ représente le flux directionnel incident ;
- $E_s(0)$ représente le flux directionnel incident au sommet de la canopée),
- $E_o(x)$ le flux directionnel ascendant dans la direction d'observation ;
- k et K sont les coefficients d'extinction pour les flux E_s et E_o respectivement
- a le coefficient d'extinction des rayonnements diffus ;
- σ est le coefficient de diffusion vers l'arrière des flux diffus ;
- s et s' sont respectivement les coefficients de diffusion des flux E_s vers l'avant et vers l'arrière ;
- u , v , w sont respectivement les coefficients de diffusion vers l'avant de E_+ dans la direction E_o , vers l'arrière de E_- dans la direction E_o et vers l'arrière de E_s dans la direction E_o .

Les neuf coefficients de ce système d'équation (k , K , a , σ , s , s' , u , v , w) sont calculés en fonction des propriétés optiques des feuilles supposées lambertiennes (réflectance ρ_l et transmittance τ_l), de la géométrie du couvert (LAI et orientation des feuilles), et de la

configuration géométrique de l'éclairement et de la visée. Dans le cas du modèle de Suits (1972), ces coefficients sont calculés en considérant que les feuilles sont orientées uniquement dans les directions horizontales et verticales ; dans le modèle SAIL, la distribution angulaire des feuilles (LAD) est prise en compte pour le calcul des coefficients. Les expressions analytiques de ces coefficients sont données dans Verhoef (1984), et la résolution du système d'équations pour le calcul des réflectances est présentée dans Verhoef (1985).

II.3.2.3. Paramètres d'entrée du modèle

En résumé, les paramètres d'entrée du modèle SAIL sont:

- la configuration géométrique d'éclairement et de visée (θ_s, θ_v et ψ_{sv}) ,
- l'indice foliaire (LAI), et la fonction de distribution des angles foliaires (LAD),
- la réflectance et la transmittance des feuilles (ρ_l et τ_l)
- la réflectance du sol, R_s
- la fraction diffuse du rayonnement solaire incident (e_d)

II.3.2.3.a. Calcul de la fraction diffuse du rayonnement incident (e_d)

Nous avons calculé la fraction diffuse du rayonnement solaire incident (e_d) en fonction de l'angle zénithal solaire (θ_s) selon Bégue (1994) :

$$e_d = \frac{0.25}{0.25 + \cos \theta_s}$$

Équation 2-74

II.3.2.3.b. Réflectance du sol sous les touffes

Dans les applications du modèle SAIL, le sol sous le couvert est souvent supposé lambertien. Ici, le modèle SOILSPECT a été couplé au modèle SAIL. Il transmet à SAIL la réflectance bidirectionnelle du sol $R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$, sa réflectance directionnelle hémisphérique, $R_{sd}(\theta_s)$ et bihémisphérique, R_{sb} .

La réflectance directionnelle hémisphérique est calculée en intégrant $R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv})$ sur tout l'hémisphère :

$$R_{sd}(\theta_s) = \frac{1}{\pi} \int_0^{\pi} \int_0^{2\pi} R_s(\theta_s, \theta_v, \psi_{sv}) \sin \theta_v \cdot \cos \theta_v \, d\psi_{sv} \, d\theta_v$$

Équation 2-75

et la réflectance bihémisphérique est calculée en intégrant à nouveau sur l'hémisphère :

$$R_{sb} = 2 \int_0^{\pi/2} R_{sd}(\theta_s) \sin \theta_s \cdot \cos \theta_s d\theta_s$$

Équation 2-76

II.3.2.3.c. LAI et distribution des angles foliaires (LAD)

Dans les touffes, les feuilles vertes peuvent se trouver en mélange avec les feuilles sèches, de propriétés optiques différentes. Pour prendre en compte l'influence des feuilles sèches sur la réflectance des touffes, une approche possible qui n'a pas été testée consisterait à utiliser une version multicouche de SAIL, avec une alternance de couches contenant des feuilles vertes et de couches contenant des feuilles sèches ; une telle approche aurait cependant renvoyé à des problèmes de paramétrisation (répartition de la végétation verte et sèche en fonction de la hauteur). Cette complication ne se justifie pas vu la simplicité recherchée pour le modèle de transfert radiatif, et parce que la coexistence de végétation verte et sèche en quantités comparables est généralement limitée à la phase de sénescence. Ici, les feuilles mortes, dont les propriétés spectrales se rapprochent de celles du sol nu, n'ont pas été prises en compte.

Le LAI à l'intérieur des touffes, LAI_{gt} (feuilles vertes) est calculé en fonction de l'indice foliaire du compartiment vert, LAI_g ramené à la surface effectivement occupée par les touffes :

$$LAI_{gt} = \frac{LAI_g}{P_{st}}$$

Équation 2-77

LAI_g est une variable calculée dans le modèle de fonctionnement des prairies (équation 2-19) ; la proportion de la surface occupée par les touffes, P_{st} , est estimée à partir de la densité de touffes D_t et de la surface basale d'une touffe lorsque celle-ci est assimilée à un cylindre (πr^2 , r représentant le rayon d'une touffe). Pour simplifier, nous avons supposé que les touffes occupaient l'espace de manière à minimiser les recouvrements entre elles, et que pour des densités de touffes pour lesquelles les recouvrements sont inévitables, P_{st} était égal à 1. Ainsi :

$$\begin{cases} P_{st} = D_t \pi r^2 & \text{si } 2r\sqrt{D_t} < \sqrt{2} \\ P_{st} = 1 & \text{si } 2r\sqrt{D_t} \geq \sqrt{2} \end{cases}$$

Équation 2-78

Pour les graminées de ces « shortgrass ecosystem », le rayon d'une touffe est relativement constant au cours de la saison (les variations sont importantes uniquement les premiers jours après la reprise de croissance). De même, le nombre de touffes varie relativement peu au cours de la saison, et d'une année à l'autre. Il augmente légèrement lorsque les conditions climatiques sont favorables à la régénération (bonne saison pluvieuse, et surtout lorsque se succèdent plusieurs saisons aux conditions climatiques favorables) et diminue légèrement lors des saisons de croissance peu favorables. Le lien entre D_t et d'autres variables calculées dans le modèle de fonctionnement sera discuté

dans le chapitre III. Dans ce chapitre, les distributions des angles foliaires (LAD) des principales espèces constitutives des prairies seront également étudiées.

II.3.2.3.d. Réflectance et transmittance des feuilles (ρ_l et τ_l)

Nous avons calculé la réflectance hémisphérique des feuilles, ρ_l et leur transmittance, τ_l à partir du modèle PROSPECT (Jacquemoud et Baret, 1990 ; Jacquemoud, 1992). Ce modèle permet de simuler ρ_l et τ_l sur tout le spectre entre 400 et 2500 nm à partir de 3 paramètres d'entrée seulement : un indice décrivant la structure interne du mésophylle, N , la concentration en chlorophylles a et b, C_{ab} ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) et l'épaisseur équivalente en eau de la feuille, C_w (cm) (Jacquemoud, 1992).

III. PRINCIPAUX PARAMETRES ET VARIABLES D'ENTREE

Dans ce paragraphe sont récapitulés les principaux paramètres et variables d'entrée des modèles de fonctionnement et de réflectance.

Pour la plupart des paramètres du modèle, nous donnons une valeur de référence puisée dans la littérature pour des écosystèmes similaires, et précisons si l'on envisage de la vérifier par des mesures. Tous les paramètres ne peuvent être vérifiés lors de l'expérimentation de terrain. Nos critères de choix ont été : (i) la sensibilité du modèle aux paramètres, (ii) la connaissance que l'on pouvait en avoir dans la bibliographie.

Ce paragraphe fait donc la transition avec le chapitre suivant concernant les mesures expérimentales.

Tableau 2-1 : Variables météorologiques journalières en entrée

Variable	Symbole	Unité
Jour julien		
Précipitations journalières	P	mm jour ⁻¹
Températures journalières minimales et maximales *	T _{a,min} et T _{a,max}	°C
Humidités relatives journalières minimales et maximales *	HR _{min} et HR _{max}	%
Vitesse moyenne du vent *	U	m.s ⁻¹
Rayonnement global journalier	R _g	MJ m ⁻² jour ⁻¹

* à la hauteur de référence

Tableau 2-2 : Principaux paramètres d'entrée « spécifiques du site »

Paramètre	Symbole	Eq.	Unité	Remarques
Latitude	<i>l</i>		°	Calcul du rayonnement global extraterrestre R _{go}
Teneur en sable dans la couche de sol <i>l</i>	<i>Sand[l]</i>	2-60 2-61	%	
Teneur en argile dans la couche de sol <i>l</i>	<i>Clay[l]</i>	2-60 2-61	%	
Albedo de simple diffusion du sol (SOILSPECT)	<i>ω</i>	2-69		Obtenu à partir de mesures spectrales et directionnelles par inversion de SOILSPECT
Paramètre de rugosité du sol (SOILSPECT)	<i>h</i>	2-72		Idem
Autres paramètres (SOILSPECT)	<i>b, c, b', c'</i>	2-71		idem
Densité de touffes	<i>D_t</i>	2-78	Touffes m ⁻²	Importance des variations spatiales ?

Tableau 2-3 : Principaux paramètres des modèles de fonctionnement et de réflectance

Paramètres	Symbole	Equation	Unité	Valeur de référence	Référence	Remarque (mesure de terrain ?)
Efficience photosynthétique maximale	α_{max}	2-4	gMS MJ^{-1}	8	Charles-Edwards, 1986	Importance des variations spatiales ? A ajuster ?
Température minimale pour la photosynthèse brute	T_{min}	2-7	$^{\circ}\text{C}$	7.0	Sauer, 1978	
Température optimale pour la photosynthèse brute	T_{opt}	2-7	$^{\circ}\text{C}$	38.0	Penning de Vries and Djalil, 1982	
Résistance stomatique minimale de la canopée	r_{smmin}	2-14	sm^{-1}	100	Rambal and Cornet, 1982	
Potentiel hydrique foliaire correspondant à 50 % de fermeture stomatique	$\Psi_{1/2}$	2-14	MPa	0.6	Rambal and Cornet, 1982	
Paramètre de forme	n	2-14		5	Rambal and Cornet, 1982	
Résistance du mésophylle	r_m	2-15	sm^{-1}	80	Gifford and Musgrave, 1973; Jones, 1992	
Coefficient d'extinction journalier du PAR dans la canopée	k_1	2-18				A mesurer
Surface spécifique de la biomasse aérienne verte	SLA_g	2-19	m^2g^{-1}	0.0105	Goff, 1985 (mesuré sur le site Kendall)	Variations temporelles ? Vérifier
Surface spécifique de la biomasse aérienne morte	SLA_d		m^2g^{-1}	0.0110	Goff, 1985 (mesuré sur le site Kendall)	A vérifier
Rapport minimal biomasse racinaire / biomasse aérienne	r_x	2-22		10.0	Hanson et al., 1988	
Proportion de la biomasse racinaire pouvant être journalièrement transloquée vers les parties aériennes	t_r	2-26		0.005	Hanson et al., 1988	
Coefficient de respiration de maintenance du compartiment aérien	m_a	2-27	$\text{gMS gMS}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	0.02 (à 20°C)	Amthor, 1984	
Coefficient de respiration de maintenance du compartiment racinaire	m_r	2-27	$\text{gMS gMS}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	0.0008 (à 20°C)	Voir texte	
Efficience de croissance pour le compartiment aérien	g_a	2-27 2-29		0.25	McCree, 1970	
Efficience de croissance pour le compartiment racinaire	g_r	2-27 2-29		0.2	Bachelet, 1989	
Chaleur latente de vaporisation	λ	2-40	J kg^{-1}	$-2.45 \cdot 10^6$		
Densité de l'air	ρ	2-40	kg m^{-3}	~ 1.2		
Chaleur spécifique de l'air à pression constante	C_p	2-40	$\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$	~ 1012		
Constante psychrométrique	γ	2-40	kPa K^{-1}	~ 0.066		
Albedo	α	2-45		0.3 (sol) 0.2 (canopée)		
Constante de Stefan-Boltzmann	σ	2-46	$\text{MJ m}^{-2} \text{K}^{-4} \text{ jour}^{-1}$	$4.903 \cdot 10^{-9}$		
Constante de Von Karman	k	2-52		0.41		
Coefficient d'extinction du rayonnement provenant du Zenith dans la canopée	k_2	2-54				A mesurer
Coefficient de distribution des biomasses racinaires	β	2-66				A mesurer Variations spatiales ?
Rayon moyen des touffes des graminées pérennes	r	2-78	m			idem
Paramètre caractérisant la structure interne du mésophylle (PROSPECT)	N				Jacquemoud, 1992	Valeurs pour différentes espèces dans Jacquemoud, 1992
Concentration en chlorophylles a et b (PROSPECT)	C_{ab}		$\mu\text{g cm}^{-2}$		Jacquemoud, 1992	Idem
Epaisseur équivalente en eau de la feuille (PROSPECT)	C_w		cm		Jacquemoud, 1992	Idem

CHAPITRE 3 ACQUISITION ET TRAITEMENT DES DONNEES

I. LES DONNEES EXPERIMENTALES

I.1. Rappel des objectifs

Des données expérimentales sont nécessaires i) **pour déterminer les valeurs des coefficients et des paramètres inconnus** du modèle de fonctionnement hydrique et carboné des prairies et du modèle de réflectance, et ii) pour disposer de mesures **des paramètres et variables d'entrée et de sortie nécessaires** pour la validation des modèles, et pour tester l'assimilation de données radiométriques.

Nous avons utilisé deux jeux de données acquis au cours de différentes expérimentations menées dans le Bassin du San Pedro :

✎ pour la paramétrisation des modèles, deux expérimentations de quatre mois chacune ont été réalisées au Mexique pendant la saison de végétation (juillet-octobre) en 1996 et 1997. Ces expérimentations avaient pour objectifs :

- de caractériser la distribution des racines en fonction de la profondeur (détermination du **coefficient β**) ;
- de mesurer les surfaces spécifiques de la biomasse morte (**SLA_d**) et de la biomasse vivante (**SLA_g**) et leurs variations au cours du temps ;
- d'étudier les relations entre LAI et recouvrement (**coefficient k_2**) et entre LAI et interception journalière (**coefficient k_1**) ;
- d'étudier les relations entre densités de touffes (**D_t**) et certaines variables d'état (biomasse épigée, biomasse racinaire) ;
- de mesurer les distributions des angles foliaires (**LAD**), et la distribution de la surface foliaire à l'intérieur des touffes (**microstructure du couvert**), afin d'évaluer la **hauteur moyenne du couvert**, le **rayon moyen des touffes**, et de tester un modèle physique de calcul des coefficients k_1 et k_2 .
- de déterminer les paramètres du modèle SOILSPECT de réflectance bidirectionnelle du sol ;
- de suivre à l'échelle du site l'évolution temporelle du LAI et des réflectances pour tester le modèle de réflectance du couvert;.

✎ Pour la validation du modèle de bilan hydrique et carboné, un jeu de données différent de celui ayant servi à sa paramétrisation est nécessaire. D'autre part, les données utilisées pour la validation doivent permettre de tester **la capacité du modèle à réaliser des simulations pluri-annuelles**, et doivent donc comprendre des mesures continues des variables d'entrée **sur plusieurs années consécutives**, avec si possible des années présentant des pluviométries contrastées. Le jeu de données qui est utilisé a été acquis entre 1990 et 1992 (3 années) par l'USDA, sur le site Kendall aux Etats-Unis (Arizona).

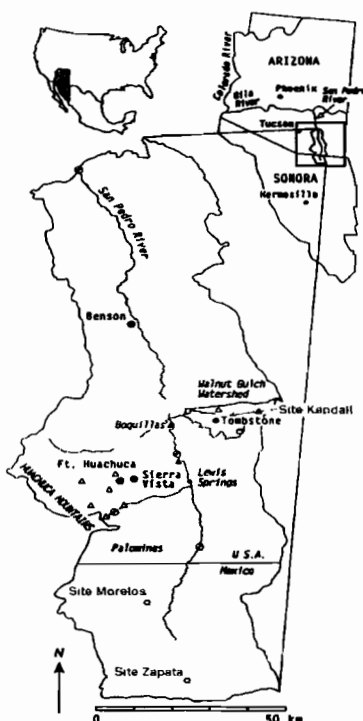
Il comprend un suivi continu des variables météorologiques (température de l'air, humidité relative et vitesse du vent mesurées à 2m, précipitations journalières, rayonnement global journalier) et des mesures régulières de certaines variables de sortie (ou intermédiaires) du modèle (rayonnement net, l'humidité du sol (sonde TDR espacées de 10 cm jusqu'à une profondeur de 60 cm), mesures de biomasse aérienne).

Dans ce chapitre, nous présentons les données acquises pendant les expérimentations au Mexique et sur le site Kendall, ainsi que les méthodologies développées pour déterminer la valeurs de certains coefficients et paramètres des modèles.

I.2. Description des sites

I.2.1. Localisation des sites

Les sites Morelos, Zapata et Kendall sont localisés sur la Figure 3-1 :



I.2.1.1. Sites au Mexique : sites Morelos et Zapata

Les sites de Morelos ($31^{\circ}14'N$, $110^{\circ}15'W$, 1390 m) et Zapata ($31^{\circ}01'N$, $110^{\circ}08'W$, 1430 m) ont été choisis en relation avec l'ORSTOM, l'Université du Sonora et le CIDESON pour leur représentativité, leur accessibilité et sur la base d'autres critères (accord des propriétaires et relief peu marqué pour effectuer des mesures de flux). Depuis 1997, ces sites sont équipés par l'ORSTOM de stations micrométéorologiques. L'installation de cet équipement n'a pas été possible en 1996 en raison des difficultés rencontrées pour l'importation du matériel. Les expérimentations nécessitant un suivi temporel (évolution des surfaces spécifiques, des biomasses, du LAI et des réflectances) ont été réalisées sur le site Morelos en 1996 et sur Morelos et Zapata en 1997.

Figure 3-1 : Localisation des sites d'étude : site Morelos et Zapata au Mexique, site Kendall en Arizona.

Pour la détermination de certains coefficients tels que les coefficients k_1 et k_2 , un important échantillonnage spatial était nécessaire pour prendre en compte les variations des compositions floristiques et des densités de touffes qui peuvent affecter la valeur de ces coefficients. Des mesures ont donc été réalisées sur de nombreux sites supplémentaires répartis dans le bassin. Une partie de ces sites sont localisés sur l'image satellitaire en Annexe 4.

1.2.1.2. Site en Arizona : site Kendall

Le site Kendall (31°43'N, 110°W, 1526 m) est situé à 60 km au Nord-Est de Morelos, dans le bassin versant « Walnut Gulch » instrumenté depuis plus de 20 ans par l'USDA. Le relief y est légèrement plus vallonné qu'à Zapata et Morelos, mais avec des pentes généralement inférieures à 5%.

1.2.2. Pâturage

Tous les sites sont pâturés. Très modérément à Kendall (environ 20 ha/animal), et plus intensivement au Mexique (10 ha/animal à Zapata et 5 à 6 ha/animal à Morelos). Pour référence, au Mexique, dans le bassin du San Pedro, les coefficients de pâturages conseillés par le COTECOCA (Comision Technico Consultativa de coeficientes de Agostadero) sont de 12 ha/animal pour des prairies dont la production moyenne (estimée par des mesures au pic de biomasse) est « normale », soit 49 g MS m⁻² an⁻¹ (COTECOCA, 1974).

Aux Etats-Unis, la pression de pâturage est semble-t-il beaucoup plus faible que celle conseillée par le COTECOCA, tandis qu'au Mexique, elle est souvent dépassée, surtout depuis 1995, date à laquelle les terres des « ejidos » (au Sonora, équivalent des hameaux) ont été distribuées aux « Rancheros ». Certains ont préféré vendre, et ceux qui ont acheté ont souvent beaucoup augmenté les pressions de pâturages pour rembourser leurs emprunts. Une telle augmentation a pu être observée entre 1996 et 1997 dans le ranch où se situe le site Morelos. Sur ce site, une surface de 1 ha a été mis en défens en juillet 1996 afin de disposer d'un site non pâturé.

1.2.3. Sols et compositions floristiques

En surface, les sols peuvent renfermer des proportions non négligeables de cailloux (10 à 30%) et une couche indurée de carbonate de calcium (caliche) est rencontrée vers 50-60 cm. Les granulométries mesurées dans différentes couches sont représentées en Tableau 3-1. Les sols à Zapata et Kendall sont de type argilo-sableux, et sablo-argileux à Morelos.

Tableau 3-1 : Compositions granulométriques des sols sur les sites Morelos, Zapata et Kendall.

	<i>Profondeur</i>	% sable	% argile	% limon
Morelos	0-5 cm	70.3	13.9	15.8
	5-15 cm	68.8	14.5	16.7
	15-60 cm	56.2	23.4	20.4
Zapata	0-5 cm	58.7	18.6	22.7
	5-15 cm	56.2	20.1	23.7
	15-60 cm	46.5	30.6	22.9
Kendall	0-5 cm	69.0	11	20
	5-15 cm	62.7	28.0	9.3
	15-60 cm	60.4	28.3	11.3

Les compositions floristiques mesurées au mois d'août (1996 pour Morelos et 1997 pour Zapata ; exprimées en proportion de la biomasse sèche totale et mesurées à partir de 15 placettes de 1 m²) sont représentées en Figure 3-2. Les proportions de dicotylédones (principalement *Evolvulus arizonicus*, *Croton sp.*, et *Sida sp.*) sont faibles et ont été négligées. A Kendall, les compositions floristiques n'ont pas été mesurées précisément, mais les principales espèces sont *B. hirsuta*, *B. eriopoda*, *Hilaria belangeri*, et *Aristida sp.*

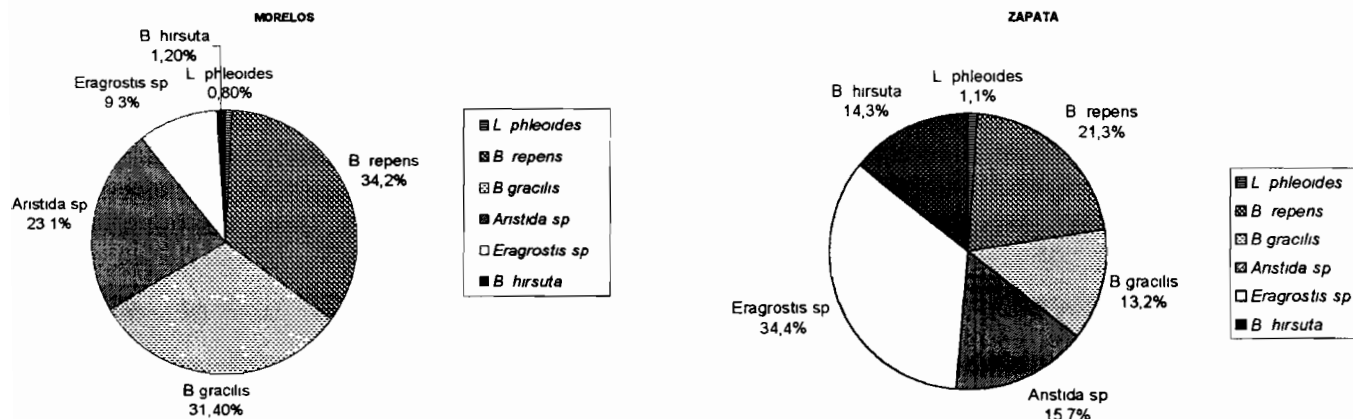


Figure 3-2 : Compositions floristiques des sites Morelos et Zapata (proportions de la biomasse épigée totale)

Toutes ces espèces sont des graminées pérennes, de type C4, à l'exception de *Lycurus phleoides* qui est de type C3, mais dont la proportion est négligeable. Des relevés floristiques établis sur les sites mexicains ayant servi à la détermination des coefficients k_1 et k_2 sont également présentés dans Nouvellon (1996). Il ressort de ces relevés que les genres *Bouteloua* et *Aristida* sont toujours présents, les autres genres dominants étant, suivant les sites, les genres *Hilaria* (en particulier l'espèce *H. belangeri*) ou *Eragrostis*. Les espèces dominantes de *Bouteloua* sont, suivant les sites, *B. repens*, *B. gracilis*, *B. hirsuta*, *B. eriopoda* ou *B. curtipendula*.

Les différentes espèces peuvent se répartir en deux groupes suivant leur taille :

- espèces de petites tailles (shortgrass : *H. belangeri*, et toutes les *Bouteloua* citées à l'exception de *B. curtipendula* ; e.g. Epstein et al., 1998) et
- espèces de taille moyenne (medium grass : *Aristida sp.*, *Eragrostis sp.*, et *B. curtipendula*).

Ces deux groupes sont presque toujours représentés, mais en proportion variable suivant les sites.

I.3. Evolution temporelle des biomasses épigées

I.3.1. Matériel et méthodes :

Un suivi des biomasses épigées a été réalisé au Mexique, sur les sites Zapata et Morelos, à des intervalles de temps de l'ordre de 10 jours, dans le but d'estimer les LAI (à partir des surfaces spécifiques) nécessaires à la validation du modèle de réflectance. Chaque estimation était obtenue à partir de 15 placettes de 1 m² espacées de 10 m sur des transects dirigés dans le sens de la pente. La biomasse épigée totale (vivante et morte) était collectée puis mise à sécher en étuve pendant 3 jours à 70°C. Sur place, des parties aliquotes prélevées toutes les 3 placettes étaient utilisées pour séparer biomasse verte et biomasse morte, qui étaient mises à sécher en étuve afin de déterminer le pourcentage de biomasse verte dans la biomasse totale.

Sur le site Kendall, le protocole d'estimation était similaire, mais avec 8 placettes seulement. Les mesures étaient réalisées à des intervalles de temps de 10 à 15 jours pendant les phases de croissance (petite saison de végétation en mars-avril et « monsoon season » entre juillet et octobre) durant les trois années.

I.3.2. Résultats :

Les résultats obtenus sur le site Kendall et ceux obtenus à Morelos en 1996 et Zapata en 1997 sont présentés respectivement en Figure 3-3 et en Figure 3-4.

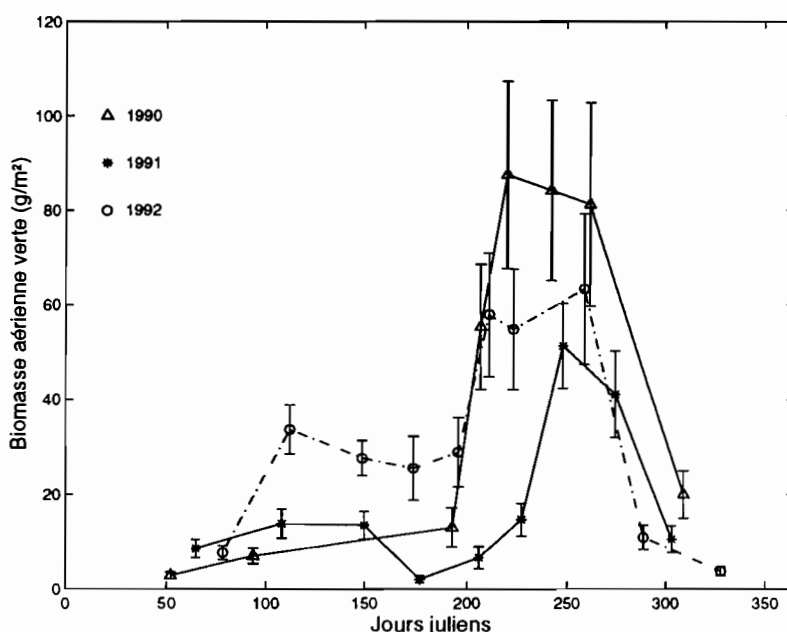


Figure 3-3 : Biomasses aériennes vivantes mesurées sur le site Kendall de 1990 à 1992

Les mesures montrent que les dates de reprise de croissance et des pics de biomasse, les durées des phases de croissance, ainsi que les quantités de biomasse sont fortement variables en fonction du régime pluviométrique. A titre d'exemples, pour des années consécutives :

A Kendall, en 1990, la reprise de croissance avait commencé vers le 11 juillet, et des pluies abondantes (298 mm entre début juillet et fin octobre) et régulièrement réparties avaient conduit à un pic de biomasse de 88 g MS m⁻². En 1991, la reprise de croissance n'a

eu lieu que vers le 13 août, les précipitations ont été peu abondantes (181 mm entre début juillet et fin octobre), et le pic de biomasse atteint n'a été que de 57 g MS m⁻².

A Morelos, en 1996, le démarrage de la végétation a eu lieu vers le 6 juillet, et des précipitations de l'ordre de 359 mm entre début juillet et fin octobre (mesurées à Cananea) ont conduit à un pic de biomasse verte de 71 g MS m⁻² dans les parcelles protégées et pâturées. En 1997, année d'El Nino, la reprise de croissance a eu lieu vers le 24 juillet, les précipitations ont été très mal réparties (total de 232 mm entre début juillet et fin octobre), et les pics de biomasse verte ont été respectivement pour la parcelle protégée et la parcelle pâturée (surpâturée) de 29 et 17 g MS m⁻².

La reprise de croissance intervient très rapidement après les premières pluies efficaces (5 à 6 jours seulement), et plusieurs pics de biomasse très marqués peuvent apparaître au cours de la période estivale. C'était le cas en particulier en 1997 à Zapata où les précipitations du mois d'août ont conduit à un premier pic de biomasse verte fin août, et de nouvelles pluies vers le 15 septembre ont permis un redémarrage de la croissance et un deuxième pic de biomasse vers le 10 octobre.

Des mesures des potentiels hydriques foliaires à l'aube et au midi solaire ont été réalisées tout au long des cycles de croissance à Morelos et Zapata en 1996 et 1997 (chambre à pression Scholander ; Scholander et al., 1965). Les potentiels hydriques illustrent bien la capacité de ces graminées pérennes, en particulier des *Bouteloua*, à réagir très vite à un événement pluvieux en rétablissant un potentiel élevé après une période de dessiccation et de réaliser ainsi plusieurs cycles de croissance au cours des 3 à 4 mois de saison des pluies estivales. Cette résilience très marquée constitue l'une des principales caractéristiques de ces espèces, et a été étudiée par de nombreux auteurs (e.g. Sala et al., 1981 ; Sala et Lauenroth, 1982 ; Lauenroth et al., 1987) qui ont montré qu'après une période de dessiccation *B. gracilis* pouvait rétablir un potentiel élevé en seulement 24 h. En 1997, les potentiels hydriques foliaires de *B. gracilis* avaient chuté en dessous de -2.5 MPa début septembre, entraînant un arrêt de croissance et une diminution des biomasses vertes, mais des potentiels hydriques élevés ont très vite été rétablis après les pluies de septembre permettant ainsi la reprise de croissance.

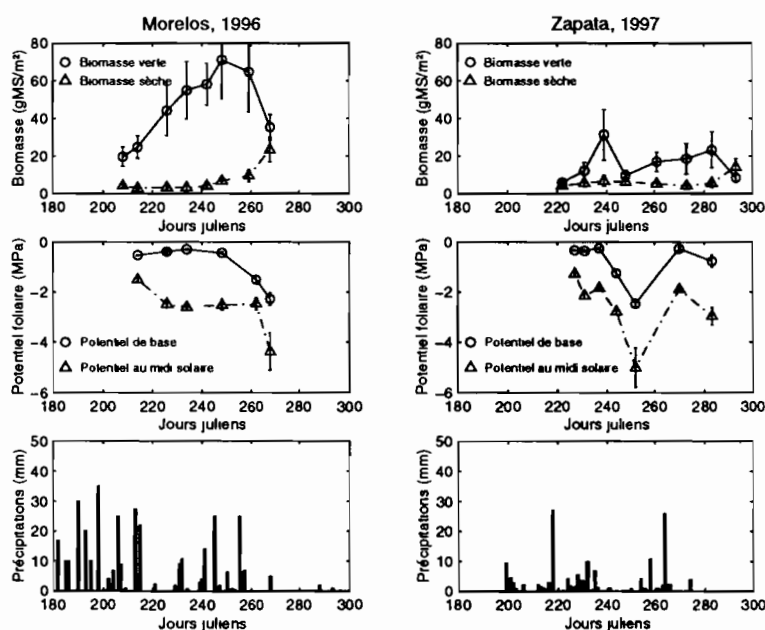


Figure 3-4 : Précipitations, potentiels hydriques foliaires et biomasses aériennes mesurées à Morelos (1996) et Zapata (1997)

Les biomasses épigées pendant la petite saison de croissance (mars-avril) n'ont pas été mesurées au Mexique. D'après Cable (1975), les productions de biomasse aérienne durant cette période ne représentent en moyenne que 10% de la production annuelle. A Kendall, les pics de biomasse enregistrés au cours de cette saison ont tous eu lieu en avril et les biomasses vertes mesurées étaient respectivement 7, 17 et 29 g MS m⁻² pour les années 1990, 1991 et 1992. Le pic de biomasse atteint en 1992 est exceptionnel et résulte de précipitations printanières particulièrement abondantes.

1.4. Macrostructure du couvert : mesures des densités de touffes

La connaissance des densités de touffes D_t est importante pour simuler les transferts radiatifs dans la canopée (Equation 2-77). De simples observations de terrain permettent de mettre en évidence les importantes variations spatiales de ce paramètre. Fin août 1996, une semaine avant le pic de biomasse, 54 placettes de 1 m² espacées de 10 m sur des transects ont été utilisées pour estimer la biomasse sèche aérienne (vivante) et le nombre de touffes.

Les densités de touffes mesurées sur ces différentes placettes étaient extrêmement variables (entre 6 et 63 touffes/m²) avec une moyenne de 37 touffes/m².

La Figure 3-5 montre que la densité de touffes (nbre/m²) peut être reliée à la biomasse aérienne vivante B_{ag} (g MS/m²) par une relation de type exponentielle :

$$D_t = 60.1 * [1 - \exp(-0.0276 * B_{ag})] \quad (r^2 = 0.73)$$

Équation 3-1

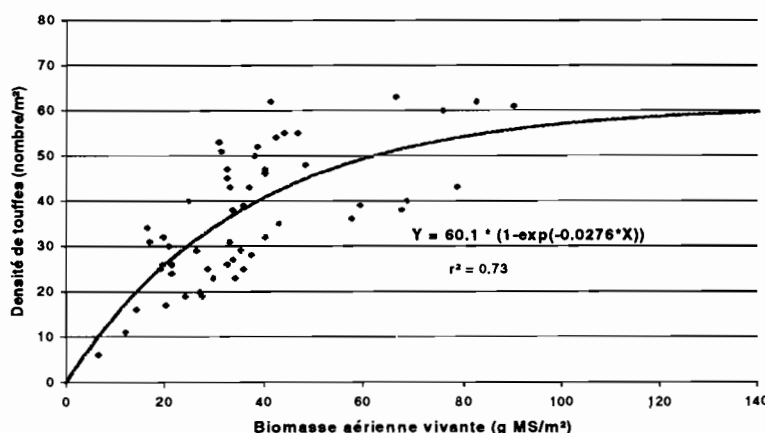


Figure 3-5 : Relation entre densité de touffes et biomasse aérienne vivante (Morelos, fin août 1996)

Ces données permettent ainsi de montrer qu'il existe une relation empirique entre la capacité de production d'un site et sa densité de touffes. En revanche, l'Équation 3-1 établie à une date donnée n'est pas valide pour d'autres dates puisque B_{ag} varie au cours du temps tandis que D_t reste relativement constant au cours de la saison. Il serait beaucoup plus intéressant de relier D_t à la biomasse racinaire B_r puisque celle-ci varie de manière beaucoup moins importante. Une telle relation n'a pas pu être établie directement en raison du manque de mesures simultanées de biomasse racinaire lié à la difficulté de la mesure. Cependant, de nombreuses données expérimentales ont montré que pour une année pluviométrique moyenne, le « root / shoot » ratio, très élevé en début de saison, diminue rapidement après la reprise de croissance, puis se stabilise vers une valeur minimale de l'ordre de 10 pour ces espèces, quelques semaines avant le pic de biomasse (e.g. Hanson

et al., 1988, Milchunas et Lauenroth, 1989). Ainsi, en supposant un root/shoot ratio de 10, l'Équation 3-1 devient :

$$D_t = 60.1 * [1 - \exp(-0.00276 * B_r)]$$

Équation 3-2

Cette équation sera utilisée pour estimer les densités de touffes à partir des biomasses racinaires calculées dans le modèle de fonctionnement des prairies.

I.5. Mesures des surfaces spécifiques : SLA_g et SLA_d et estimations du LAI

Les surfaces spécifiques (rapport entre une surface et une biomasse) permettent d'estimer le LAI à partir des biomasses aériennes (équation 2-19). Il s'agit donc de paramètres très importants puisque le LAI est utilisé pour le calcul de la photosynthèse (via l'interception du PAR), de l'évapotranspiration (via le rayonnement net) et de la réflectance du couvert.

Dans le modèle de fonctionnement, la biomasse aérienne vivante est représentée par un seul compartiment regroupant tiges et feuilles ; nous avons en effet considéré que les tiges, chlorophylliennes chez ces graminées, participaient aussi à la photosynthèse. Dans ce cas, l'utilisation des termes LAI (Leaf Area Index) et SLA (Specific Leaf Area) n'est pas appropriée et nous devrions parler de PAI (Plant Area Index) et SPA (Specific Plant Area). Toutefois, par simplification, les termes LAI et SLA ont été conservés.

Les SLA_g (surface spécifique du matériel vivant) des espèces dominantes de graminées ont été estimées à plusieurs dates successives entre le 15 août et le 15 septembre 1996, et entre le début de la saison de croissance et le 15 septembre en 1997. Les SLA_d (surface spécifique du matériel mort) ont été estimées à partir de mesures réalisées à une seule date en 1996, sur *B. gracilis*.

I.5.1. Matériel et méthodes

Pour chaque date et chaque espèce, 2 touffes sont prélevées. Les feuilles de ces touffes sont collées une à une sur des transparents en prenant soin qu'elles ne se plient pas. Les tiges sont collées sur un transparent différent. Les transparents sont ensuite photocopiés, et le matériel végétal décollé, séché en étuve puis pesé avec une balance de précision. Un analyseur d'image permet de déterminer les surfaces des feuilles et des tiges à partir des photocopies. Les SLA sont calculées comme le rapport des surfaces totales (feuilles + tiges) sur les biomasses totales (feuilles + tiges).

I.5.2. Résultats :

I.5.2.1. Les surfaces spécifiques :

La Figure 3-6 montre que les SLA_g des différentes espèces ne sont pas significativement différentes et qu'elles diminuent fortement au cours de la saison. Elles sont de l'ordre de 130 cm² / g MS en début de saison et 65 cm² / g MS en fin de saison. Des variations similaires ont été observées sur d'autres écosystèmes graminéens, par exemple

par Le Roux (1995) qui constate que les surfaces spécifiques d'*Hyparrhenia sp.* varient entre 135 et 53 cm²/g MS entre le début et la fin de la saison.

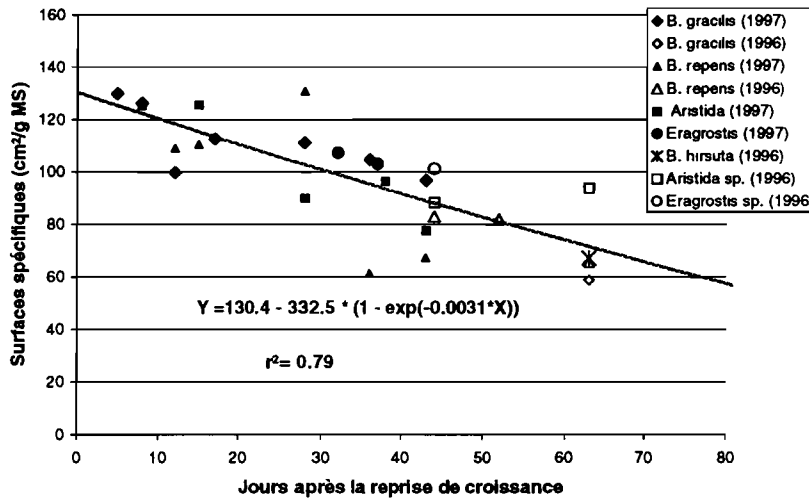


Figure 3-6 : Evolution des surfaces spécifiques du matériel vivant des principales espèces des sites mexicains

Dans notre cas, les variations observées ne résultent pas de variations de la surface spécifique des feuilles ou de la surface spécifique des tiges (tiges plus gaines), qui conservent des valeurs relativement constantes (respectivement 133 et de 51 cm²/g MS, soit des valeurs proches de celles obtenues par Weltz et al., 1992 ou Goff, 1985), mais de la variation des quantités relatives de tige et de feuille : l'augmentation de la proportion de tiges au cours de la saison conduit à une diminution de la surface spécifique des parties aériennes.

Etant donné l'importance des valeurs de SLA dans notre modèle (interviennent dans les calculs de transpiration, photosynthèse et réflectance, via le LAI), nous avons cherché à intégrer leurs variations temporelles par une formalisation simple en fonction du nombre de jours depuis la redémarrage de la végétation nb_{jd} (Figure 3-6):

$$\begin{cases} SLA_g = \{130.4 - 332.5 * [1 - \exp(-0.0031 * nb_{jd})]\} * 10^{-4} & \text{si } nb_{jd} \leq 70 \text{ jours} \\ SLA_g = 65 * 10^{-4} & \text{si } nb_{jd} > 70 \text{ jours} \end{cases} \quad (m^2 g^{-1})$$

Équation 3-3

Aucune mesure de surface spécifique n'a été effectuée plus de 70 jours après le redémarrage de la végétation. Nous avons supposé qu'au delà de 70 jours, SLA_g se stabilisait vers une valeur minimale de 65 cm²/g MS (soit une valeur un peu plus importante que la surface spécifique des tiges).

La valeur obtenue pour la surface spécifique des parties mortes, SLA_d est de 107 cm²/g MS, une valeur proche de celle estimée par Goff (1985) sur le site Kendall (110 cm²/g MS).

1.5.2.2. Le LAI

Sur les différents sites, les évolutions temporelles des LAI_g (LAI vert) sont obtenues à partir des mesures de B_{ag} et de SLA_g . Les valeurs atteintes au pic de LAI_g varient entre 0.95

à Kendall en 1990, et 0.17 sur le site pâturé de Morelos en 1997. Toutes années et tous sites confondus, la valeur moyenne du pic de LAI_g est de l'ordre de 0.55, soit du même ordre de grandeur que celles mesurées par Knight (0.5 ; Knight, 1973) ou par Hazlett (entre 0.31 et 0.55 ; Hazlett, 1992) sur des « shortgrass prairie » dominées par *B. gracilis*.

I.6. Microstructure du couvert : distribution des angles foliaires (LAD) et répartition de la surface foliaire dans les touffes

La distribution spatiale des feuilles dans la canopée, et leur orientation (angles azimutaux et inclinaison) influencent les interactions entre rayonnement électromagnétique et la plante, et donc la part de rayonnement absorbé par la canopée, et la réflectance du couvert. Dans le cas des prairies, on peut considérer comme négligeables les orientations azimutales préférentielles des feuilles (De Wit, 1965), de sorte que l'orientation des feuilles est essentiellement décrite par les inclinaisons foliaires.

I.6.1. Matériel et méthode

A plusieurs dates successives au cours des saisons de croissance 1996 et 1997, ont été mesurées : l'inclinaison (θ), la hauteur d'insertion (sur le talle), et la longueur de chaque feuille de 2 touffes entières « représentatives » de chacune des espèces dominantes de graminée.

Ces mesures ont permis de calculer les distributions des angles foliaires et la répartition de la surface foliaire en fonction de la hauteur (et donc la hauteur moyenne des touffes) et en fonction de la largeur (rayon moyen des touffes).

I.6.2. Résultats

I.6.2.1. Distribution des angles foliaires

La Figure 3-7 présente les fréquences cumulées d'occurrence d'inclinaisons foliaires obtenues pour 4 espèces dominantes (*B. gracilis*, *B. repens*, *Aristida terniceps*, et *Eragrostis intermedia*) à différents moments des cycles végétatifs des années 1996 et 1997 (les stades sont exprimés en jours après la reprise de la croissance). Ces courbes peuvent être comparées à celles des 6 grands types de port foliaires (Figure 3-8), dont les distributions angulaires sont décrites par les fonctions $g(\theta_i)$ développées par De Wit (1965) et présentées dans le tableau suivant ($\int_0^{\pi/2} g(\theta_i) d\theta_i = 1$) :

Tableau 3-2 : Grands types de port foliaire selon De Wit (1965)

Port foliaire	$g(\theta)$	θ , moyen	Description
Plagiphile	$2[1+\cos(\theta)]/\pi$	26.76°	Majorité de feuilles horizontales
Erectophile	$2[1-\cos(\theta)]/\pi$	63.24°	Majorité de feuilles verticales
Plagiophile	$2[1-\cos(\theta)]/\pi$	45.00°	Majorité de feuilles obliques
Extrémophile	$2[1+\cos(\theta)]/\pi$	45.00°	Distribution bimodale (majorité de feuilles horizontales et de feuilles verticales)
Uniforme	$2/\pi$	45.00°	Distribution uniforme
Sphérique	$\sin(\theta)$	57.30°	Fonction de distribution identique à celle des éléments de surface d'une sphère

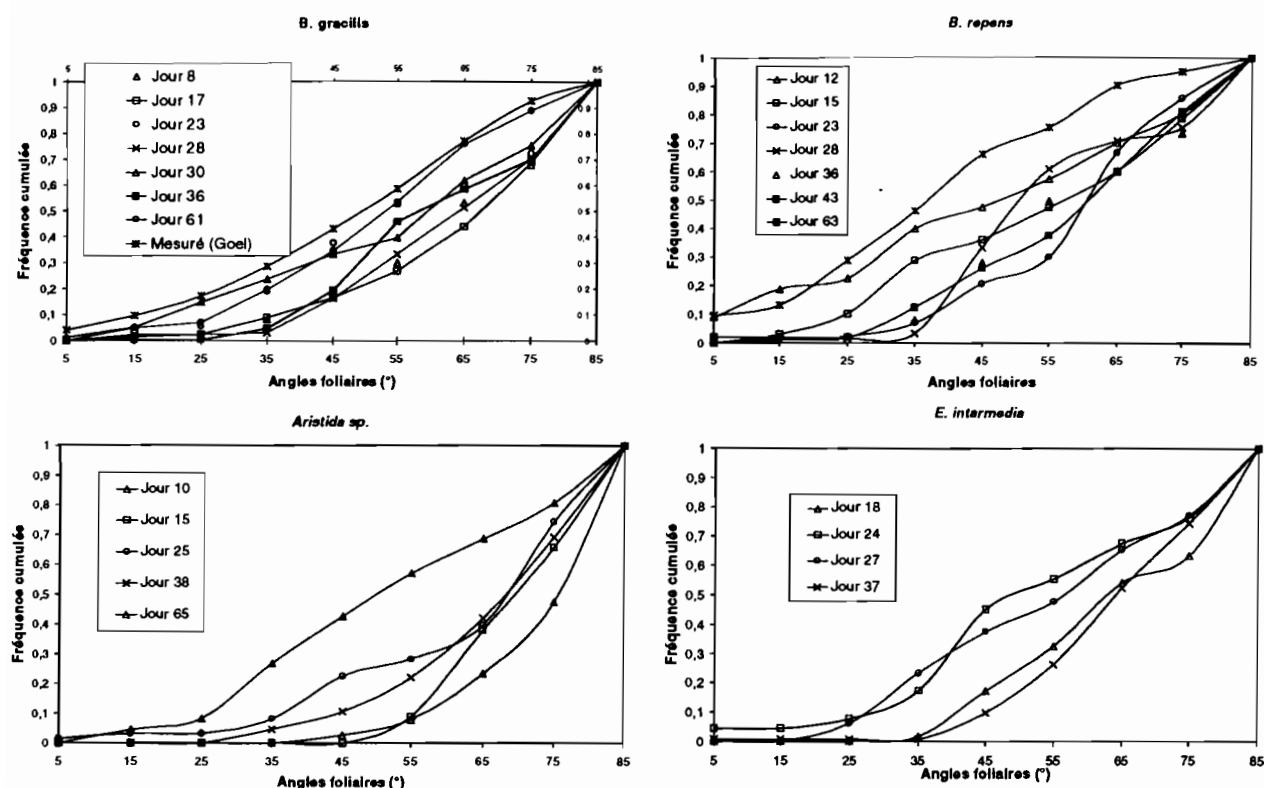


Figure 3-7 : Distributions des angles foliaires des espèces dominantes mesurées à différents stades (exprimés en jours après reprise de croissance)

Sur le graphe de Figure 3-8 correspondant à *B. gracilis*, nous avons reporté les mesures citées par Goel et Strebel (1984) concernant cette espèce.

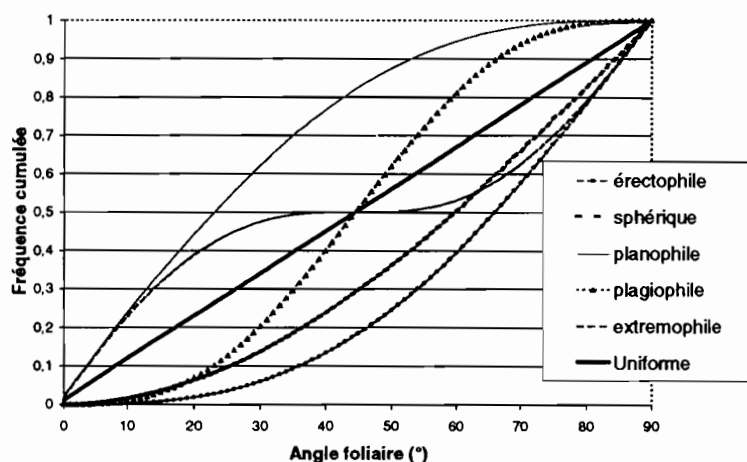


Figure 3-8 : Distributions des angles foliaires des grands types de port foliaire (d'après De Wit, 1965)

Les résultats montrent des variations importantes des distributions des angles foliaires en fonction de l'espèce et en fonction du stade phénologique. *B. repens* a une distribution pratiquement uniforme tandis que les autres espèces ont des distributions érectophiles à sphériques. *Aristida terniceps* est l'espèce la plus érectophile. On constate (e.g. *B. gracilis* et

A. terniceps) que les premiers stades ont tendance à être nettement érectophiles puis il y a progressivement passage vers des distributions sphériques voire uniformes à des stades ultérieurs. Des variations similaires sont mentionnées par De Wit (1965) pour des prairies de ray-grass. Le stress hydrique semble être aussi un facteur important de variation des distributions des angles foliaires, tendant à rendre plus érectophile le couvert (e.g. jours 36 à 43).

Il n'est pas possible dans le cadre de cette étude de prendre en compte les différents facteurs affectant la distribution des angles foliaires du couvert (composition floristique, stade phénologique, stress hydrique). Nous avons retenu une distribution sphérique qui au vu des résultats semble être le meilleur compromis.

1.6.2.2. Répartition de la surface foliaire par strates

La connaissance des hauteurs d'insertion des feuilles, de leur longueur et de leur inclinaison permet de décrire la répartition dans l'espace des surfaces foliaires. Les cumuls des surfaces foliaires entre la surface du sol et une hauteur donnée (normalisés à la surface foliaire totale) pour différents stades phénologiques (exprimés en jours depuis la reprise de croissance) sont présentés en Annexe 5 pour les espèces *B. repens*, *B. gracilis*, *E. intermedia* et *A. terniceps*.

Nous avons arbitrairement défini la hauteur moyenne des touffes comme la hauteur en dessous de la quelle se trouve 80% de la surface foliaire totale. L'évolution des hauteurs moyennes de *B. repens*, *B. gracilis*, *A. terniceps* et *E. intermedia* est présentée sur la Figure 3-9. Cette figure met en évidence les importantes différences de taille entre espèces. *B. repens* est dans ces prairies l'espèce la plus petite : sa hauteur moyenne n'est que de 5 cm environ avant la montaison et ne dépasse pas 8 cm après la montaison. Par comparaison, *E. intermedia* et *Aristida sp.* présentent des hauteurs moyennes supérieures à 20 cm après montaison.

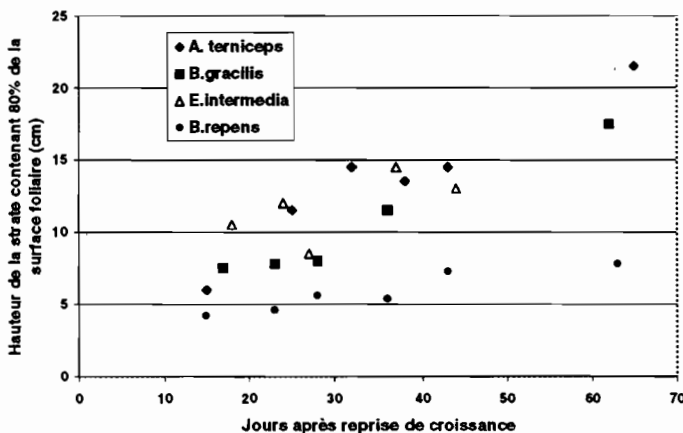


Figure 3-9: Evolution des hauteurs des 4 espèces dominantes

La définition d'une hauteur moyenne du couvert n'est donc pas aisée puisqu'elle dépend de la composition floristique, du stade phénologique, ... Pour les calculs des résistances aérodynamiques, nous considérons une hauteur moyenne constante de 12 cm. Cette hauteur correspond aussi à celle estimée par Goff (1985) puis Weltz et al. (1994) sur le site Kendall.

I.6.2.3. Répartition de la surface foliaire en fonction de la distance au centre de la touffe

Le diamètre des touffes est peu variable au cours de la saison : une fois que les premières feuilles ont atteint leur pleine extension, c'est surtout la densité de feuilles dans les touffes qui augmente.

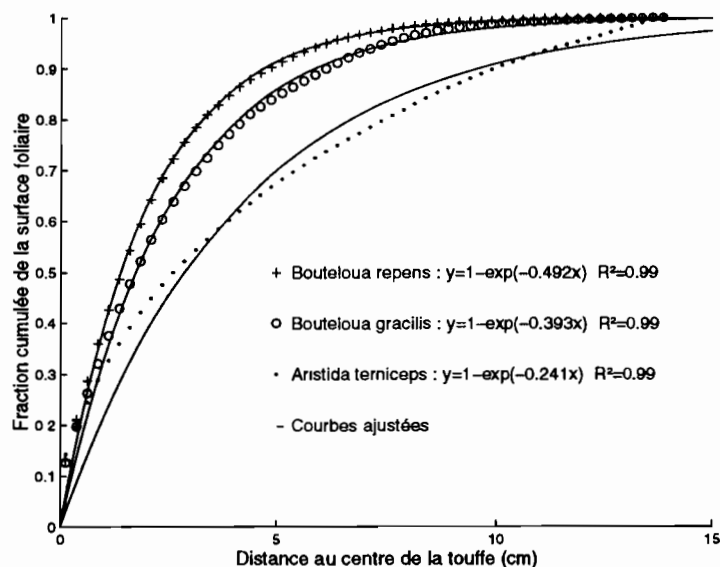


Figure 3-10 : Fractions cumulées mesurées et ajustées de la surface foliaire en fonction de la distance au centre de la touffe (fin août, 1996, site Morelos)

En Figure 3-10 sont représentées les fractions cumulées de surface foliaire F_{cf} (cumuls des surfaces foliaires normalisés par la surface foliaire totale, calculés à partir de la longueur des feuilles et leur inclinaison) en fonction de la distance d par rapport au centre de la touffe, pour *B. repens*, *B. gracilis*, et *Aristida terniceps* (mesures effectuées fin août 1996). Cette figure montre que les F_{cf} peuvent être exprimées en fonction de la distance d (m) par des relations du type :

$$F_{cf}(d) = 1 - \exp(-k_{cf} d)$$

Équation 3-4

où

- les coefficients ajustés k_{cf} valent respectivement 49, 39 et 24 m^{-1} pour *B. repens*, *B. gracilis* et *Aristida terniceps*.

Ces trois espèces sont les espèces dominantes sur de nombreux sites, en particulier le site Morelos où elles sont trouvées dans des proportions comparables (Figure 3-2). Sur certains sites, *B. gracilis* et *B. repens* sont remplacées par des espèces de dimensions similaires : *B. hirsuta*, *B. eriopoda*, et *Hilaria belangeri*. Pour déterminer la distribution des feuilles dans une « touffe moyenne », nous avons moyenné les $F_{cf}(d)$ des trois espèces. Le coefficient k_{cf} ajusté à partir des $F_{cf}(d)$ moyennes est de 36 m^{-1} ($R^2=0.99$). Nous avons utilisé

cette valeur pour calculer à partir de l'Équation 3-4 , le rayon moyen des touffes, défini comme le rayon du cylindre qui contiendrait 80% de la surface foliaire. La valeur obtenue est de 4.5 cm.

I.7. Distribution de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur : détermination du coefficient β

Nous avons effectué des mesures de biomasse racinaire en 1997 avant le démarrage de la végétation (fin juillet) et à la fin de la saison des pluies (fin septembre) sur le site Zapata, Morelos pâturé et Morelos non pâturé afin de caractériser le profil racinaire. A Kendall, des mesures similaires ont été réalisées en août 1983 (Cox et al., 1986).

I.7.1. Matériel et Méthode

Pour chaque site, trois prélèvements de carottes de 10 cm de diamètre (surface de 78.5 cm²) et 60 cm de profondeur ont été effectués avec une tarière manuelle. Afin de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale liée à la distribution des touffes, le premier prélèvement était réalisé sous une touffe de graminée, le deuxième dans une zone ouverte entourée de plusieurs touffes relativement rapprochées, et la troisième sur une zone ouverte de plus grande taille. Chaque carotte a ensuite été divisée en 6 tronçons de 10 cm, correspondant aux profondeurs 0-10 cm, 10-20 cm, ..., 50-60 cm.

Pour estimer la biomasse racinaire présente dans chaque tronçon, un protocole semblable à celui décrit par César (1992) et Mordelet (1993) a été appliqué : le sol est lavé sur tamis à maille carrée de 500 μ m, de manière à éliminer les particules d'argile, de limons et de sable fin. Les racines et particules de sol plus grossières retenues par le filtre sont ensuite placées dans une cuve d'eau de 30 cm de profondeur, qui est brassée puis laissée au repos de manière à séparer par flottation les racines. L'opération est répétée plusieurs fois, et les quelques racines qui continuent à adhérer aux particules de sol après ces lavages successifs sont séparées avec une pince à épiler. La biomasse racinaire ainsi recueillie dans chaque tronçon a ensuite été placée en étuve à 70°C jusqu'à stabilisation de sa masse (1 semaine), et pesée avec une balance de précision.

I.7.2. Résultats

Les distributions de biomasse racinaire mesurées sur les trois sites mexicains en juillet et en septembre 1997 entre 0 et 60 cm sont représentées en Figure 3-11, et comparées avec les distributions obtenues sur le site Kendall en août 1983. Sur tous les sites, on constate que la majeure partie de la biomasse racinaire est localisée proche de la surface, et qu'en dessous de 50 cm, il n'y a pratiquement plus de racines. Outre les caractéristiques d'enracinement propres à ces espèces, la quasi absence de racines en dessous de 50-60 cm peut être expliquée sur les sites étudiés par la présence d'une couche d'induration à base de carbonate de calcium (caliche) entre 40 et 60 cm de profondeur. La présence d'une telle couche est très fréquente dans ces prairies semi-arides (Sims et al., 1978 ; Richards, 1990).

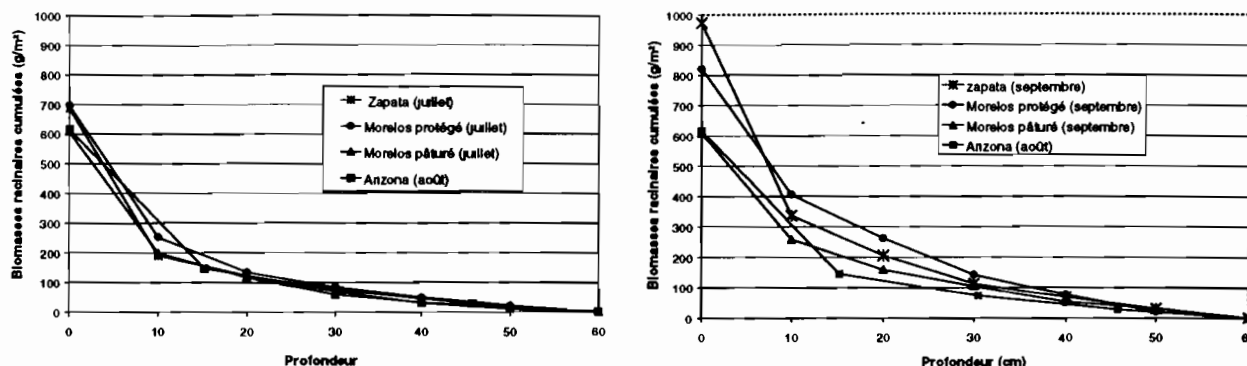


Figure 3-11 : Distribution des biomasses racinaires en début et fin de "monsoon season" (Morelos et Zapata) et en milieu de saison (Site Kendall)

Les biomasses mesurées en juillet ont des profils similaires sur l'ensemble des sites et sont de l'ordre de 650 g MS/m² ; en fin de saison de végétation, la biomasse atteint une valeur moyenne d'environ 800 g MS/m². Ces valeurs sont proches de celles mesurées par Singh et Coleman (1975) sur une prairie semi-aride du Nord-Est du Colorado dominée par *B. gracilis* (625 g MS /m² en juillet et 835 g MS /m² en septembre), et dans la gamme des valeurs mesurées par Sims et Sing (1978) sur différentes prairies semi-arides dans l'ouest des Etats-Unis.

Les différences observées en septembre entre la parcelle protégée à Morelos et la parcelle pâturée pourraient résulter du pâturage qui avait été particulièrement intensif en 1997. Du fait d'une année pluviométrique défavorable, ce pâturage avait conduit à une surexploitation des ressources, et à d'importantes différences de biomasses aériennes entre la parcelle protégée et la parcelle pâturée. Cette surexploitation aurait aussi pu affecter le système racinaire. Le faible nombre de carottes utilisé pour les estimations de biomasse racinaire ne permet cependant pas d'établir des conclusions fermes, mais si elles étaient confirmées par d'autres expérimentations, elles iraient dans le sens des résultats obtenus par Schuster (1964) et Blydenstein (1966) qui ont montré qu'un pâturage intensif affectait la biomasse racinaire des graminées pérennes de ces « short-grass prairie ».

Nos mesures concernent la biomasse racinaire totale incluant à la fois les racines mortes et les racines vivantes, car des procédures telles que celles présentées par Singh et Coleman (1973), basées sur l'utilisation de rayons X pour distinguer les racines vivantes des racines mortes n'ont pas pu être appliquées dans le cas de cette étude. Sur leur site, Singh et Coleman (1975) ont estimé à 62% la proportion de racines vivantes dans l'horizon 0-60 cm au cours de la saison de végétation (proportion qui était restée relativement constante entre le début de la saison et septembre). En se basant sur cette valeur, les estimations de biomasse racinaire vivante sur nos sites seraient de l'ordre de 400 g MS/m² en juillet et 500 g MS/m² fin septembre.

Les fractions cumulées de biomasse racinaire calculées sur les différents sites en juillet et en septembre sont représentées en Figure 3-12. Ces figures montrent qu'en juillet environ 65% de la biomasse racinaire se situe dans les 10 premiers centimètres de sol, et 81% dans les 20 premiers centimètres de sol. Ces valeurs sont légèrement plus faibles en octobre (respectivement 57% et 73%). Ces légères variations au cours de la saison de végétation pourraient résulter d'une dégradation de la biomasse morte plus rapide dans les couches

superficielles de sol qu'en profondeur du fait d'une plus grande activité biologique favorisée par les pluies.

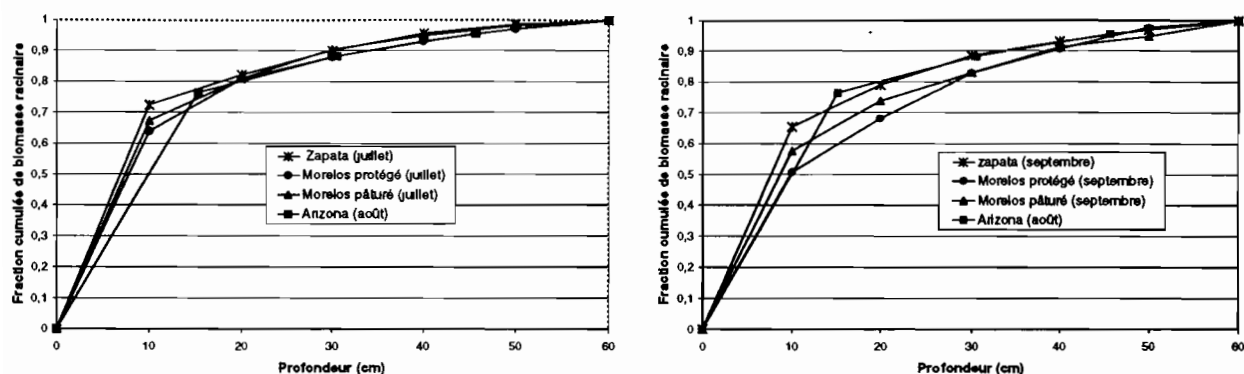


Figure 3-12 : Fractions cumulées de biomasse racinaire en fonction de la profondeur en début et fin de "monsoon season" (Morelos et Zapata) et en milieu de saison (Site Kendall)

Afin de modéliser la distribution de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur, nous avons utilisé l'ensemble des données disponibles (sites mexicains en juillet et septembre et site Kendall en août). Le modèle retenu est celui proposé par Jackson et al. (1996) (Equation 2-67) et la valeur obtenue pour le coefficient β est 0.921 (Figure 3-13).

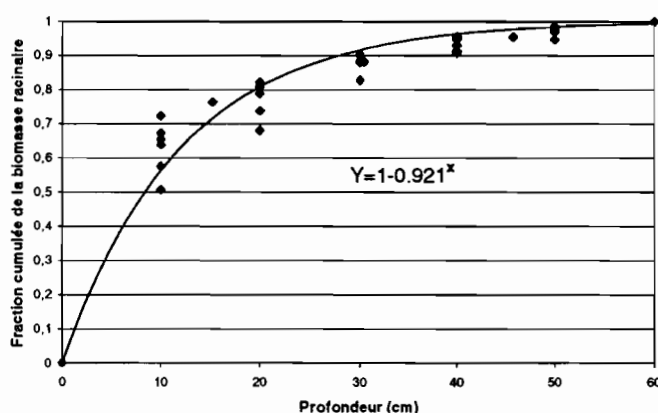


Figure 3-13 : Mesures et ajustement de la fraction cumulée de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur

Ce modèle permet de bien reproduire les distributions de biomasse racinaire en fonction de la profondeur, et prédit que 81% de la biomasse racinaire est localisée dans les 20 premiers centimètres de sol. Par comparaison, Singh et Coleman (1975) trouvaient que sur le site Pawnee 78% de la biomasse racinaire se trouvait dans les 20 premiers centimètres de sol. La faible valeur du coefficient β fait de ces prairies un des écosystèmes à l'enracinement les plus superficiels. Par comparaison, les coefficients β rapportés par Jackson et al. (1996) sont de 0.943 pour les prairies tempérées et de 0.972 pour des savanes tropicales (correspondant à des proportions de biomasse racinaire dans les 20 premiers centimètres de sol de 69% et 43 % respectivement).

L'intérêt pour les graminées d'un système racinaire aussi superficiel est discuté par divers auteurs dont Burgess (1995) qui classe les graminées pérennes de ces prairies semi-arides (« short-grass prairie ») dans la catégorie des explorateurs intensifs (des couches

superficielles) vis à vis de leur stratégie d'utilisation de l'eau : elles sont capables de répondre extrêmement rapidement à un événement pluvieux, et concentrent leur développement racinaire dans les parties superficielles du sol où les pluies pénètrent le plus fréquemment, tandis que pour les « tall-grass prairie », situées dans des régions à plus forte pluviométrie, le développement racinaire se fait plus en profondeur, car l'infiltration de l'eau est plus profonde.

I.8. Acquisition et traitement des données radiométriques de terrain

Dans le but de paramétrer le modèle SOILSPECT, des mesures de réflectances bidirectionnelles (BRDF), acquises dans différentes configurations d'éclairement et de visée ont été effectuées, sur sol nu, avant le démarrage de la végétation, sur les sites Morelos et Zapata en 1997, et Kendall en 1990.

D'autres mesures de BRDF ont été effectuées au cours de la saison de croissance 1997 sur les sites Zapata et Morelos, à des intervalles de 7 à 8 jours, afin de fournir les données nécessaires pour tester le modèle couplé de réflectance du sol et de la végétation. Les profils temporels de réflectance du couvert ont également été suivis à partir de mesures de réflectance effectuées au nadir, le long de transects.

I.8.1. Matériel et méthodes

Ces mesures sont obtenues avec un radiomètre de terrain, l'Exotech, d'angle d'ouverture 15° et équipé des filtres correspondant aux bandes bleu, vert, rouge et PIR du capteur TM (LANDSAT). Les longueurs d'onde filtrées par ces bandes sont données dans le Tableau 3-3.

Tableau 3-3 : Bandes spectrales du radiomètre EXOTECH

Bande	Longueur d'onde (µm)
Bleu	0.45-0.52
Vert	0.53-0.61
Rouge	0.62-0.69
PIR	0.78-0.90

I.8.1.1. Mesures de réflectances bidirectionnelles

Pour mesurer les BRDF, l'Exotech est fixé sur un bras rotatif de 2 m permettant d'effectuer des mesures (d'énergie réfléchie) pour des angles d'observation compris entre

-45° et + 45°, avec des incréments de 10° (site Kendall) ou 5° (sites Zapata et Morelos). L'appareil (conçu par l'USDA, e.g. Jackson et al., 1990) est présenté en Figure 3-14. Les mesures sont effectuées dans le plan du soleil (angle relatif ψ_{sv} égal à 0 ou 180°), et à différentes heures de la journée (différents angles solaires). Chaque série de mesures (un aller-retour entre -45 et +45°, les deux mesures correspondant à chaque angle étant ensuite moyennées) est précédée et suivie d'une mesure effectuée verticalement au dessus d'une « constant plate » (surface recouverte de Sulfate de Barium, quasi-lambertienne et de réflectance connue). Ces deux mesures de référence sont moyennées et utilisées pour

calculer les réflectances de la surface (rapport entre énergie réfléchie et énergie incidente) à partir des mesures d'énergie réfléchie effectuées aux différents angles d'observation.

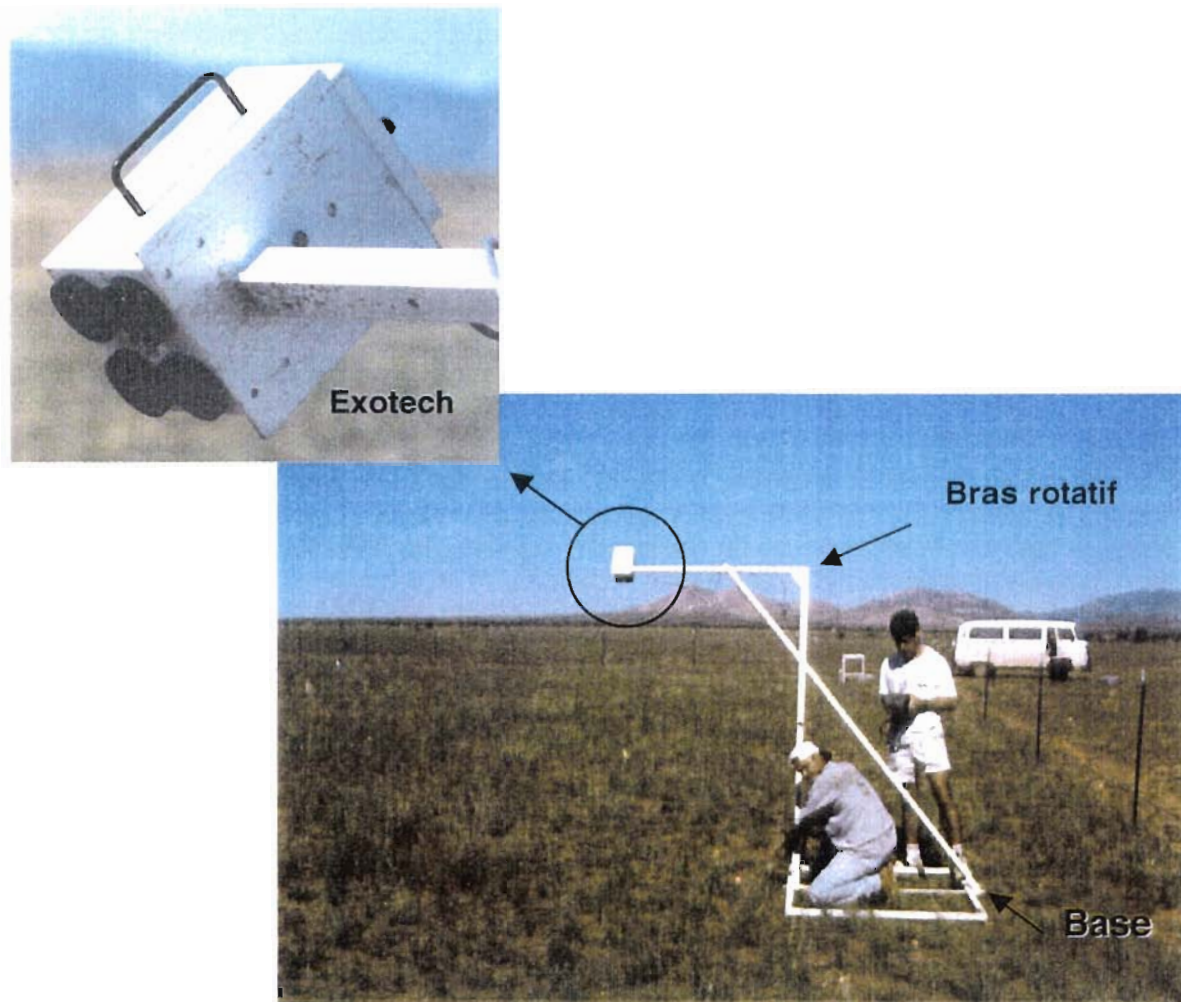


Figure 3-14 : Présentation de l'exotech et du dispositif utilisé pour les mesures de BRDF

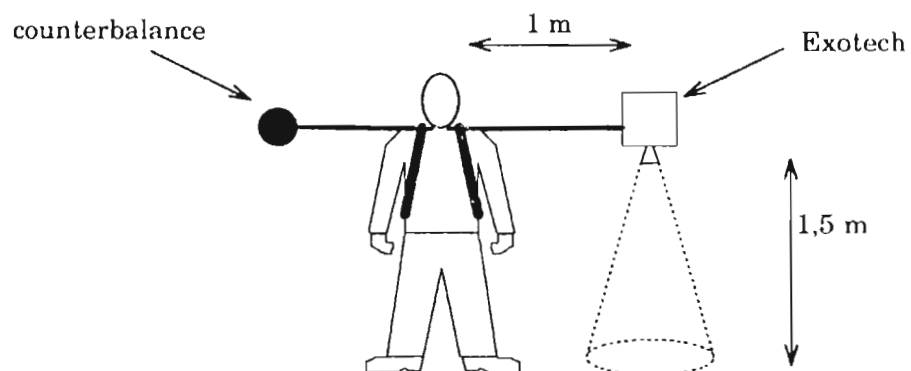


Figure 3-15 : Mesures de réflectance le long des transects : dispositif expérimental

I.8.1.2. Mesures de réflectances le long de transects

L'évolution de la réflectance du couvert a été suivie à partir de mesures effectuées au nadir, sur des transects de 150 m, à raison d'une mesure tous les 5 m (30 mesures à chaque date, précédées et suivies d'une mesure de « constant plate »). Pour ces mesures, l'Exotech est monté sur un « Yoke » (Figure 3-15). L'angle solaire varie entre 10° et 35° suivant le jour julien (parfois plus en fin de saison).

Les mesures sur transects ont été effectuées pendant les périodes de végétation tous les 10 jours environ en 1990 et en 1992 à Kendall, et tous les 7 à 8 jours sur les sites Morelos et Zapata en 1997.

I.8.2. Résultats**I.8.2.1. Paramétrisation du modèle de réflectance bidirectionnelle des sols (SOILSPECT)**

Nous avons utilisé les mesures de BRDF sur sol nu pour paramétrer le modèle SOILSPECT. Les paramètres sont recherchés numériquement, en minimisant le carré des différences entre les réflectances simulées et les réflectances mesurées, suivant la méthode Simplex (Nelder et Mead, 1965).

Le paramètre de rugosité (h), et les paramètres de fonction de phase (b , c , b' , c') sont indépendants de la longueur d'onde (Jacquemoud, 1992). Leurs valeurs sont donc obtenues en une seule fois à partir des quatre bandes spectrales de l'Exotech.

Les valeurs des paramètres obtenus après ajustement sont présentés dans le Tableau 3-4 pour le site Kendall et Zapata, et pour les bandes rouge et PIR.

Tableau 3-4 : Paramètres ajustés du modèle SOILSPECT.

Site	ω_{rouge}	ω_{PIR}	h	b	c	b'	c'
Zapata	0.4419	0.5626	0.0001	0.5859	1.0459	0.7451	0.1075
Kendall	0.6611	0.7586	0.0325	0.0461	0.3734	-0.2774	0.0416

Après ajustement des paramètres, le modèle donne une bonne description de la BRDF du sol pour les différentes bandes spectrales et configurations d'observation et d'éclairement, comme le montre la Figure 3-16 où sont comparées les réflectances simulées par SOILSPECT et celles mesurées sur le site Kendall. Cette figure montre aussi que ces sols ont des propriétés directionnelles et des « hot spot » particulièrement marqués, d'où l'importance de bien décrire les variations de réflectance avec la configuration géométrique d'observation et de visée.

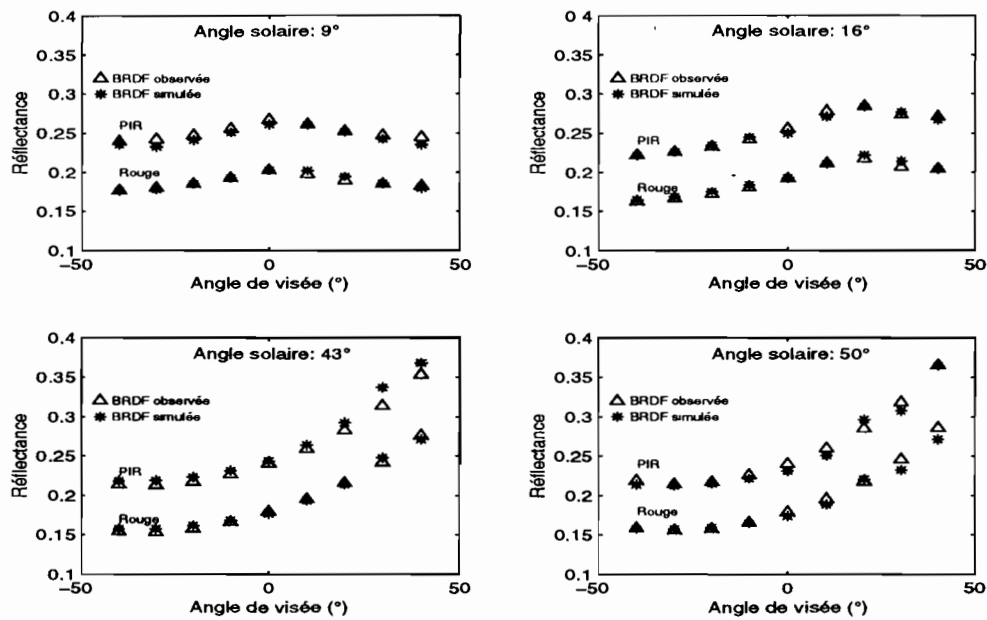


Figure 3-16 : Comparaison des BRDF simulées par SOILSPECT après ajustement des paramètres et des BRDF mesurées (sol nu, site Kendall).

1.8.2.2. Profils temporels de réflectance

Un exemple de profil temporel est présenté en Figure 4-12 (chapitre suivant ; site Zapata ; 1997) et est comparé au profil temporel du LAI. Les mesures sont caractérisées par des écarts types importants. La figure montre aussi la très forte similitude entre les profils temporels de NDVI et ceux de LAI_g, les pics de LAI et de NDVI étant atteints simultanément.

II. LES DONNEES « DERIVEES » : LES COEFFICIENTS D'EXTINCTION.

Nous entendons par « données dérivées », des données qui ne sont pas issues directement de mesures expérimentales, mais qui reposent sur une modélisation physique des phénomènes.

C'est le cas de l'**interception du rayonnement** par le couvert, et du **taux de couverture** du sol par la végétation, qui peuvent être estimés par modélisation à partir des mesures de structure présentées dans la section « données expérimentales ».

Fin août 1996, un jeu de données a été collecté afin d'estimer la valeur des coefficients d'extinction dans le couvert végétal - le coefficient k_1 qui permet le calcul de l'efficacité d'interception journalière du PAR par le couvert (équation 2-18) et le coefficient k_2 permettant le calcul du recouvrement par la végétation (complément de la fréquence de trous au zénith (équation 2-54)) - selon deux approches :

- la première approche utilise des mesures d'interception du PAR à différents angles d'incidence obtenues avec un LAI-2000;

- la deuxième approche est basée sur la modélisation des transferts radiatifs dans des couverts hétérogènes, et plus précisément sur le modèle géométrique développé par Bégue (1991).

Ces deux approches sont présentées et discutées dans cette section, après quelques rappels sur la notion de « fréquence de trous ».

II.1. Notion de fréquence de trous

La notion de fréquence de trous (« gap fraction ») introduite par divers auteurs (Waren Wilson et Reeve, 1959 ; Waren Wilson, 1963 ; De Wit 1965) se rapporte à la probabilité de non interception d'un rayon lumineux au cours de son trajet dans la canopée, et constitue une notion de base pour de nombreux modèles de transfert radiatif (ex. Nilson, 1971 ; Norman et Welles, 1983).

La fréquence de trous dépend de la longueur du chemin parcouru dans la canopée (donc de l'angle θ d'incidence du rayon lumineux), de la densité du feuillage et de la distribution des angles foliaires. Dans le cas d'un couvert homogène, infini et sans agencement particulier des feuilles, la fréquence de trous $T(\theta)$ est calculée selon :

$$T(\theta) = \exp[-G(\theta)d_f S(\theta)]$$

Équation 3-5

où

- $G(\theta)$ représente la fraction de feuillage projetée dans la direction θ ,
- d_f la densité de feuillage exprimée en m^2 de feuilles par m^3 de canopée,
- $S(\theta)$ est le trajet optique du rayon à travers la canopée.

Sachant que $d_f = LAI/h$ (h est la hauteur du couvert) et que $S(\theta) = h/\cos\theta$, on peut écrire :

$$T(\theta) = \exp\left[-\frac{G(\theta)}{\cos\theta} \cdot LAI\right]$$

Équation 3-6

L'expression $G(\theta)/\cos\theta$ est souvent notée $\mu(\theta)$, et correspond au coefficient d'extinction du rayonnement pour l'angle d'incidence θ (le coefficient k_2 équivaut à $\mu(0)$).

La possibilité de retrouver certaines informations concernant la structure des couverts (LAI, angles foliaires) à partir de mesures de fraction de trous et inversion de modèles de transferts radiatifs (Waren Wilson et Reeve, 1959 ; Miller, 1967 ; Lang et al., 1985 ; Lang, 1987 ; Perry et al., 1988 ; Welles, 1990 ; Welles et Norman, 1991) a incité au développement de nombreuses méthodes d'estimation de fréquences de trous : points quadrats (Waren Wilson et Reeve, 1959), photographies hémisphériques (Anderson, 1970) ou mesures de rayonnement transmis à partir de capteurs placés sous la canopée (Lang et al., 1985 ; Pierce et Running, 1988 ; Bégué, 1991 ; Welles, 1990).

II.2. Mesures : Le LAI2000

II.2.1. Principe

Le LAI2000 (Li-Cor Inc., 1990) est l'un des appareils mis au point pour permettre des estimations rapides du LAI et de l'angle moyen des feuilles (MTA : Mean Tilt Angle) d'un couvert à partir de mesures de transmittance. Son capteur de type « fisheye » et ses détecteurs disposés sur 5 anneaux concentriques permettent de mesurer le rayonnement incident (entre 320 et 490 nm) simultanément dans 5 directions (Figure 3-17).

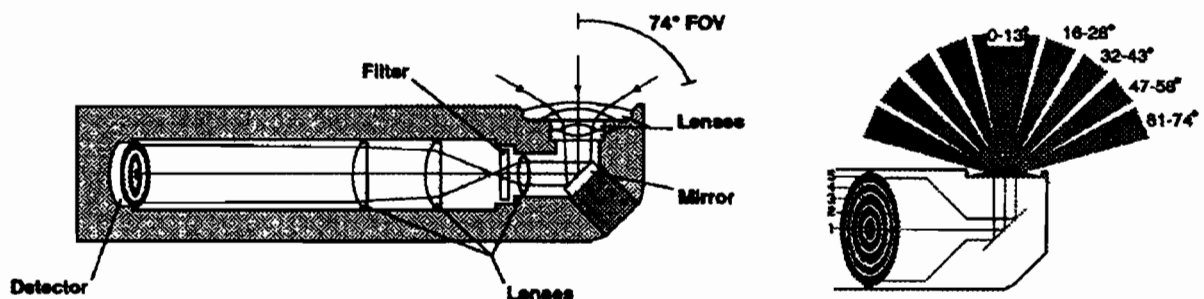


Figure 3-17 : Représentation schématique du LAI 2000 (d'après Li-Cor, 1990 et Welles et Norman, 1991)

En réalisant successivement des mesures du rayonnement diffus au dessus et en dessous de la canopée, les transmittances $T(\theta)$ sont estimées pour chacune de ces directions θ . Le LAI est ensuite estimé à partir des mesures de transmittance $T(\theta)$ sachant que :

$$d_f = 2 \int_0^{\pi/2} \frac{-\ln(T(\theta))}{S(\theta)} \sin \theta \, d\theta \quad (\text{Miller, 1967})$$

Équation 3-7

ce qui donne, après avoir remplacé d_f et $S(\theta)$ par leurs expressions faisant intervenir la hauteur du couvert :

$$LAI = 2 \int_0^{\pi/2} -\ln[T(\theta)] \cos \theta \sin \theta \, d\theta$$

Équation 3-8

Le LAI peut ainsi être calculé numériquement à partir des mesures $T(\theta)$ obtenues dans les 5 directions θ (7° , 22° , 38° , 52° , 68°) pour lesquelles $d\theta$ sont connus (Figure 3-17 ; Li-Cor Inc., 1990 ; Welles et Norman, 1991).

Pour de nombreux couverts, notamment les couverts épars, l'hypothèse d'homogénéité du couvert n'est pas respectée, ce qui peut conduire à d'importantes sous-estimations du LAI par le LAI-2000 (Chason et al., 1991 ; Hanan et Bégue, 1995). En revanche, Hanan et Bégue (1995) montrent que même dans le cas de couverts hétérogènes, les mesures de transmittance $T(\theta)$ effectuées par le LAI-2000 peuvent fournir une information suffisante pour estimer l'interception du rayonnement à d'autres angles d'incidence ainsi que l'efficacité d'interception journalière.

II.2.1.1. Calcul du coefficient k_2

Rappelons ici que le coefficient k_2 intervient dans l'équation permettant de calculer le recouvrement par la végétation en fonction du LAI :

$$f_v = 1 - \exp(-k_2 LAI)$$

Équation 3-9

f_v est le complément de la fréquence de trous pour $\theta = 0^\circ$. Les mesures de fréquence de trous obtenues avec le LAI-2000 entre 0 et 13° [$T(7^\circ)$] peuvent donc être utilisées pour estimer k_2 :

$$\exp(-k_2 LAI) \cong T(7^\circ)$$

Équation 3-10

d'où

$$k_2 = \frac{-\ln[T(7^\circ)]}{LAI}$$

Équation 3-11

Comme nous l'avons indiqué plus haut, les mesures de LAI par le LAI-2000 sont généralement sous-estimées dans le cas des couverts hétérogènes car l'hypothèse d'homogénéité du couvert n'est pas respectée. Par contre, les mesures de fréquence de trous $T(\theta)$ sont des données brutes pouvant donc être utilisées si le nombre de mesures est suffisant pour bien intégrer l'hétérogénéité spatiale. Il suffit que sur les sites sur lesquels $T(7^\circ)$ sont mesurés, les LAI soient aussi mesurés par une autre méthode pour que l'on puisse estimer k_2 (équation 3-11). Dans notre étude, les estimations de LAI ont été obtenues à partir de mesures de biomasse et de surfaces spécifiques.

II.2.1.2. Calcul du coefficient k_1

Le coefficient k_1 intervient dans l'équation reliant la fraction de PAR intercepté par le couvert au cours de la journée f_{IPAR} au LAI :

$$f_{IPAR} = 1 - \exp(-k_1 LAI)$$

Équation 3-12

- k_1 peut être estimé à partir de mesures, sur plusieurs sites, de f_{IPAR} et du LAI.

II.2.2. Estimation de l'interception du PAR (f_{IPAR}) à partir des mesures de fréquence de trous

f_{IPAR} peut être calculé si au cours de la journée les fractions du PAR diffus intercepté $f_{diffus}(\theta_s)$ et de PAR direct intercepté $f_{direct}(\theta_s)$ sont connues :

$$f_{IPAR} = \frac{\int_t [R_{diffus}(t) f_{diffus} + R_{direct}(t) f_{direct}(t)] dt}{\int_t [R_{diffus}(t) + R_{direct}(t)] dt}$$

Équation 3-13

où

- le numérateur correspond au PAR total (direct + diffus) intercepté au cours de la journée
- le dénominateur est le PAR total journalier incident.
- $R_{diffus}(t)$ et $R_{direct}(t)$ sont les PAR diffus et direct incidents au temps t .

L'intégration sur le temps se fait entre le lever du jour et le coucher du soleil. Les conversions entre t et θ_s se font par de simples calculs astronomiques.

$R_{diffus}(t)$ et $R_{direct}(t)$ peuvent être mesurés, ou calculés à partir de mesures de PAR total incident $R_{total}(t)$ et de la fraction diffuse du PAR total, e_d :

$$R_{diffus}(\theta_s) = R_{total}(\theta_s) \cdot e_d(\theta_s)$$

Équation 3-14

$$R_{direct}(\theta_s) = R_{total}(\theta_s) \cdot [1 - e_d(\theta_s)]$$

Équation 3-15

- $e_d(\theta_s)$ est estimé selon Bégué (1994) (équation 2-74).

II.2.2.1. Calcul de $f_{diffus}(\theta_s)$ à partir des mesures de $T(\theta)$ du LAI-2000

La probabilité de non interception par la canopée du rayonnement diffus τ_d ($\tau_d = 1 - f_{diffus}$) peut être calculée à partir de $T(\theta)$ selon :

$$\tau_d = \frac{\int_0^{\pi/2} \Gamma(\theta).T(\theta).\sin\theta.\cos\theta.d\theta}{\int_0^{\pi/2} \Gamma(\theta).\sin\theta.\cos\theta.d\theta} \quad (\text{Welles et Norman, 1991})$$

Équation 3-16

où

- $T(\theta)$ est une fonction décrivant l'intensité du rayonnement diffus en fonction de l'angle θ . Pour une distribution isotrope du rayonnement diffus [$\Gamma(\theta)=1$],
- τ_d peut être calculée numériquement à partir des 5 mesures $T(\theta)$. Une telle estimation de τ_d est fournie directement par le LAI-2000 sous l'appellation DIFN (DIFfuse Non intercepted ; LI-Cor Inc., 1990).

f_{diffus} est donc calculé selon :

$$f_{diffus}(\theta_s) = 1 - DIFN$$

Équation 3-17

II.2.2.2. Calcul de $f_{direct}(\theta_s)$ à partir des mesures de $T(\theta)$ du LAI-2000

$f_{direct}(\theta_s)$ peuvent être connus pour les 5 angles zénithaux pour lesquels le LAI-2000 effectue des mesures de fréquence de trou (7°, 22°, 38°, 52° et 68°) :

$$f_{direct}(\theta) = 1 - T(\theta)$$

Équation 3-18

Par ailleurs, lorsque θ_s tend vers 90°, $f_{direct}(\theta_s)$ tend vers 1.

Hanan et Bégue (1995) ont montré que les 5 valeurs connues de $f_{direct}(\theta)$ et la prise en compte de l'angle 90° pour lequel f_{direct} est approximé à 1, fournissent suffisamment d'information pour établir une expression empirique permettant de calculer avec une précision satisfaisante f_{direct} à tout angle θ_s . Les meilleurs résultats sont obtenus pour une expression du type :

$$f_{direct}(\theta_s) = \exp[a.\cos\theta_s + b.(\cos\theta_s)^2]$$

Équation 3-19

où

- a et b sont des coefficients ajustés (figure 3-24).

II.2.3. Mesures effectuées et résultats

Pour calculer les coefficients k_1 et k_2 selon la démarche présentée ci-dessus (mesures de LAI et mesures de fréquence de trous), nous avons procédé en 2 temps (dernière semaine d'août 1996):

- Dans un premier temps, sur 120 placettes de 1m² espacées de 10 m le long de transects, nous avons effectué successivement des mesures avec le LAI-2000, puis des mesures de biomasse afin d'estimer le LAI à partir des surfaces spécifiques. Chaque mesure par le LAI-2000 était obtenue à partir d'une mesure au dessus de la canopée, 5 à 6 mesures en dessous de la canopée, régulièrement espacées selon les diagonales de la placette, et une nouvelle mesure au dessus de la canopée. Les mesures étant basées sur l'interception du rayonnement diffus, les précautions d'usage étaient prises pour protéger le capteur des rayons directs du soleil. Les LAI estimés par le LAI-2000 et estimés à partir des mesures de biomasses et de surfaces spécifiques sont comparées en Figure 3-18.

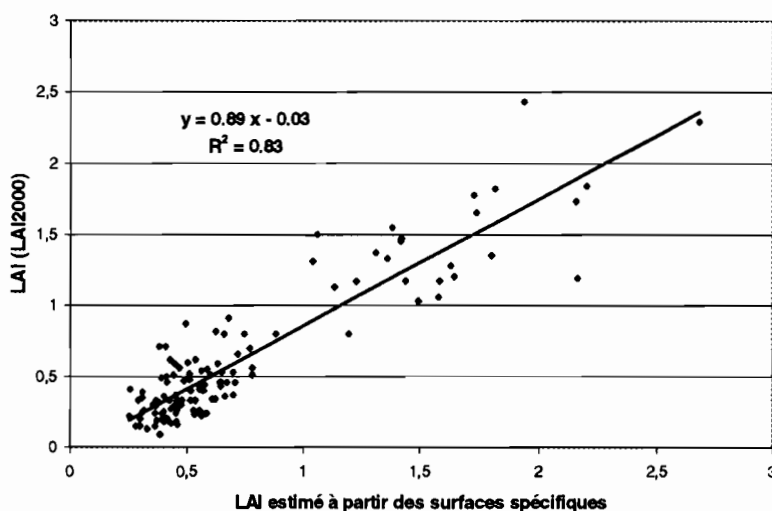
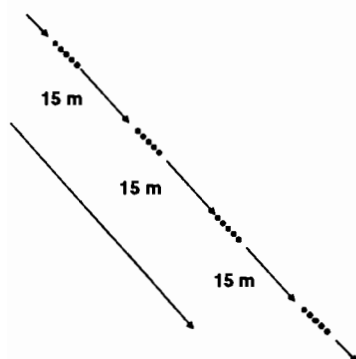


Figure 3-18 : Comparaison des LAI mesurés avec le LAI2000 et estimés à partir des biomasses et surfaces spécifiques (Morelos, fin août 1996)

Ces observations confirment la tendance du LAI-2000 à sous-estimer le LAI dans le cas des couverts hétérogènes, cette sous-estimation étant ici de l'ordre de 11 à 12%.



- Dans un deuxième temps, nous avons effectué un échantillonnage beaucoup plus important avec le LAI-2000, sur 25 sites plus ou moins dégradés (de LAI variable) répartis sur le bassin. Pour chaque site, 15 mesures avec le LAI-2000 étaient effectuées à intervalle régulier (tous les 15 m) le long d'un transect dont la direction était fixée par celle du soleil (Figure 3-19).

Chaque mesure comprenait 1 mesure de rayonnement diffus au dessus de la canopée, 5 mesures espacées de 20 cm dans la direction du transect en dessous de la canopée et une nouvelle mesure au dessus de la canopée.

Figure 3-19 : Protocole de mesure des fractions de trous (avec le LAI2000) le long de transects

Sur chaque site, les 15 valeurs de LAI et de transmittance $T(\theta)$ fournies par le LAI-2000 ont été moyennées ; les LAI ainsi calculés ont été corrigés à partir de la régression présentée en Figure 3-18.

Les relations obtenues entre les fractions de rayonnement direct intercepté $f_{direct}(\theta)$ (calculés à partir des fréquences de trous $T(\theta)$) et les LAI corrigés sont présentées en Figure 3-20.

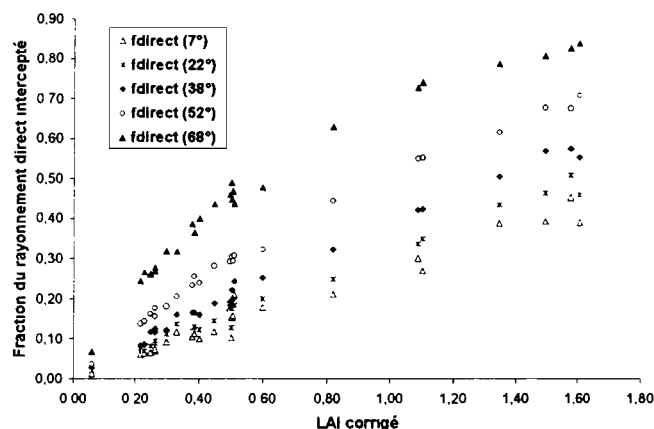


Figure 3-20: Relations entre interception du rayonnement direct à différents angles et LAI

Pour chaque angle, les fractions de rayonnement direct intercepté $f_{direct}(\theta)$ augmentent exponentiellement avec le LAI. Les coefficients des exponentielles sont respectivement pour les angles 7°, 22°, 38°, 52° et 68°, 0.33 ($R^2=0.96$), 0.40 ($R^2=0.98$), 0.51 ($R^2=0.97$), 0.73 ($R^2=0.99$) et 1.16 ($R^2=0.99$), et 0.65 pour f_{diffus} ($R^2=0.99$; voir Figure 3-21).

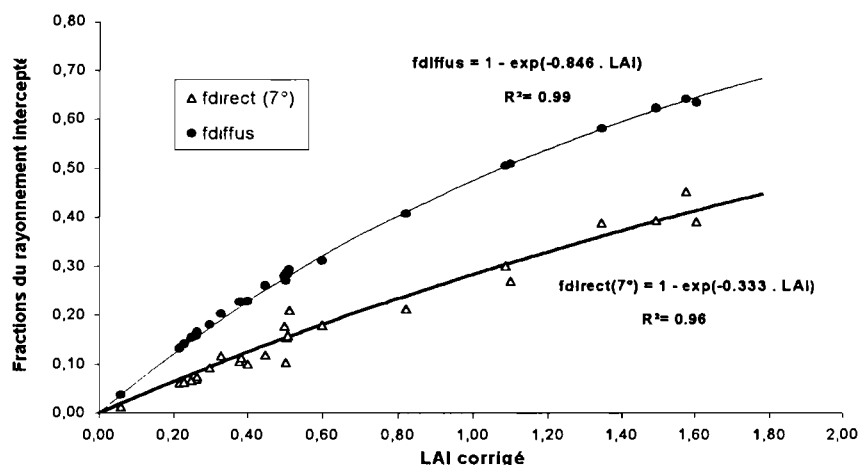


Figure 3-21: Relations entre l'interception des rayonnements direct (proche nadir) et diffus et le LAI

La régression obtenue entre le LAI et $f_{direct}(7^\circ)$ permet d'estimer le coefficient k_2 (0.33).

En Figure 3-22, nous comparons la relation ainsi obtenue entre f_v et le LAI à celle que Parton (1978) utilise pour les « shortgrass prairies » dans la section abiotique du modèle ELM. Ces deux modèles donnent des résultats très similaires pour des LAI faibles (inférieurs à 0.6) et des différences assez importantes apparaissent pour des LAI plus élevés.

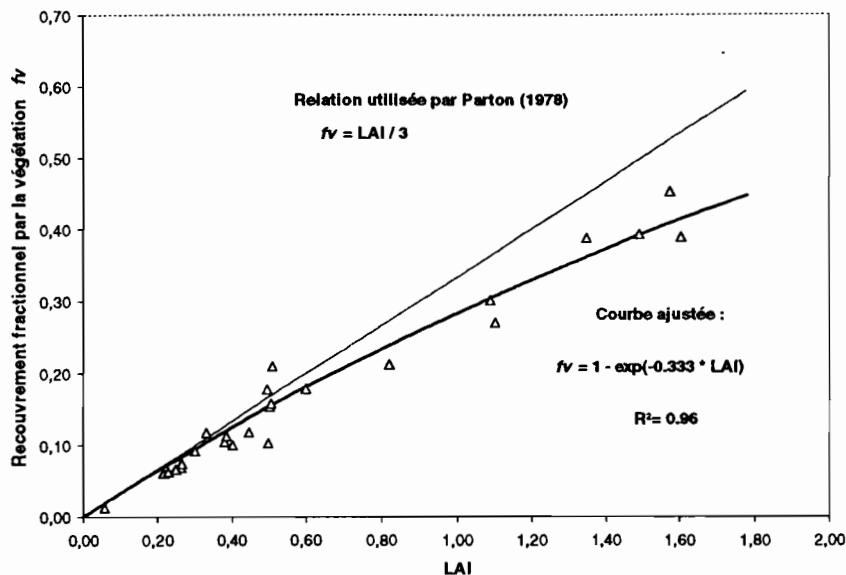


Figure 3-22 : Relation entre le recouvrement du sol par la végétation et le LAI

La Figure 3-23 compare, pour plusieurs sites de LAI contrastés, les interceptions $f_{direct}(\theta)$ mesurées par le LAI-2000 et les interceptions $f_{direct}(\theta_s)$ simulées à partir de l'équation 3-19 après ajustement des coefficients a et b . Un autre exemple est donné dans la figure 3-24 (décrivant la démarche générale) pour un site dont le LAI est de 0.38. Cette figure montre également l'évolution de $f_{direct}(\theta_s)$ au cours d'une journée du mois d'août (sur le site d'étude), ainsi que l'évolution des flux de PAR total, diffus et direct incidents (mesurés) et interceptés (simulés). L'intégration sur la journée permet le calcul de f_{IPAR} . Les résultats obtenus pour chaque site sont reportés en Figure 3-25 en fonction du LAI. La régression obtenue à partir de ces valeurs permet d'estimer à 0.545 le coefficient k_1 .

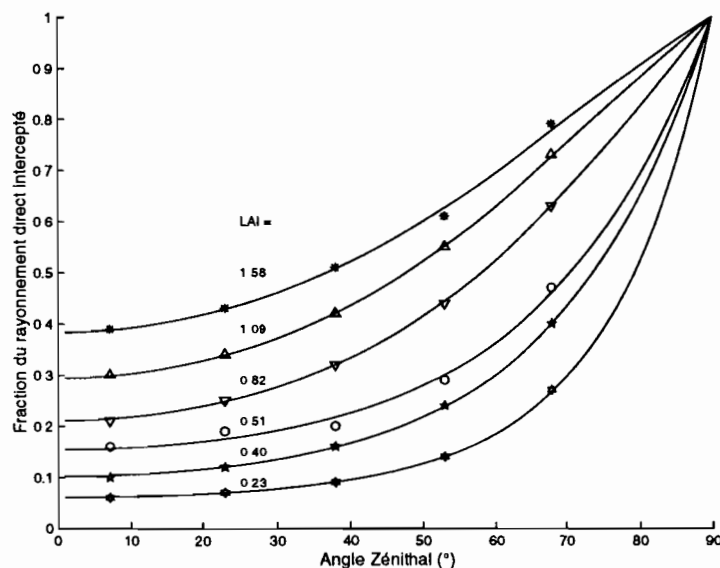


Figure 3-23 : Comparaison des interceptions $f_{direct}(\theta)$ simulées après ajustement des coefficients a et b et des interceptions $f_{direct}(\theta)$ mesurées

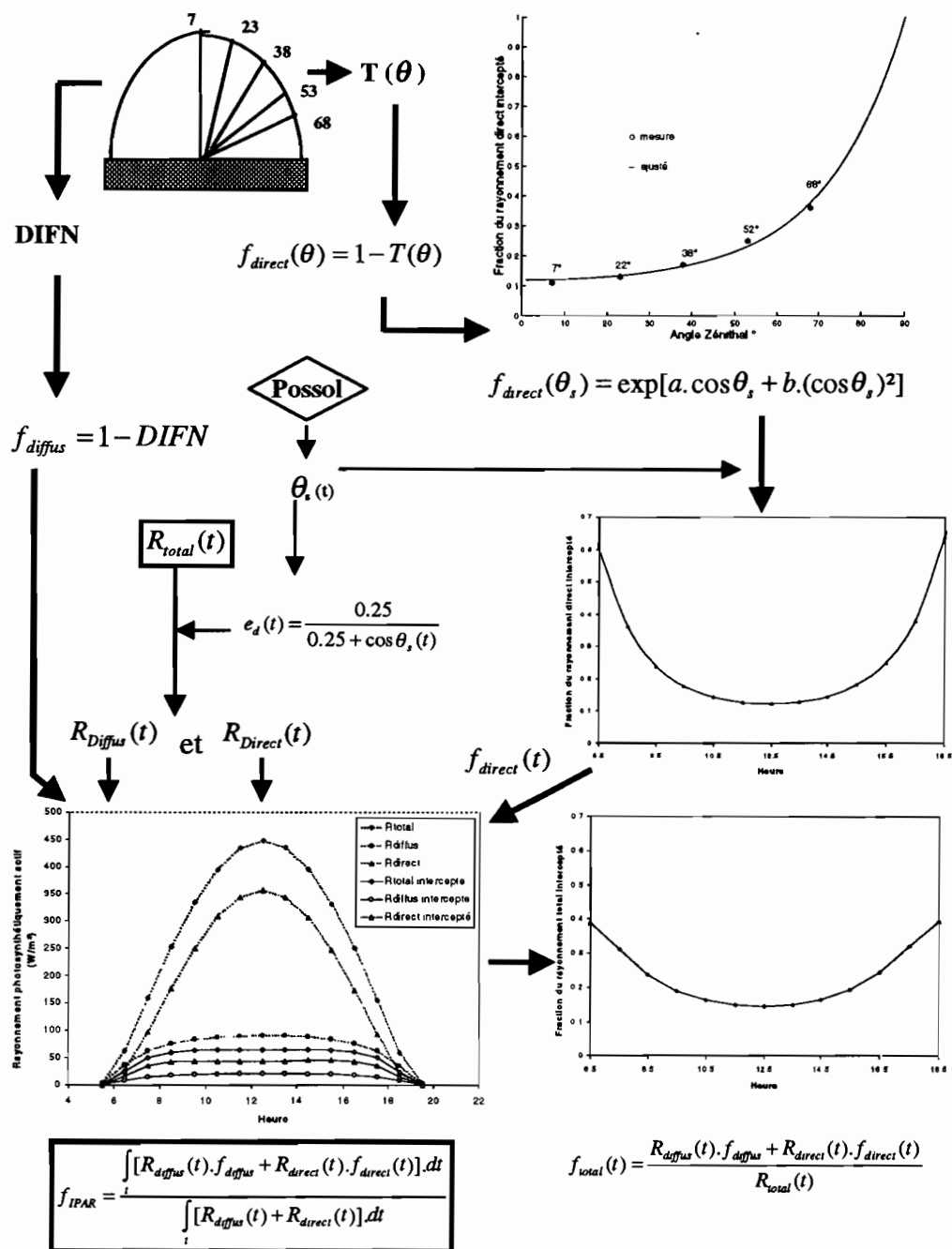


Figure 3-24 : Méthodologie pour l'estimation du coefficient k_1 à partir des mesures $T(\theta)$ du LAI2000

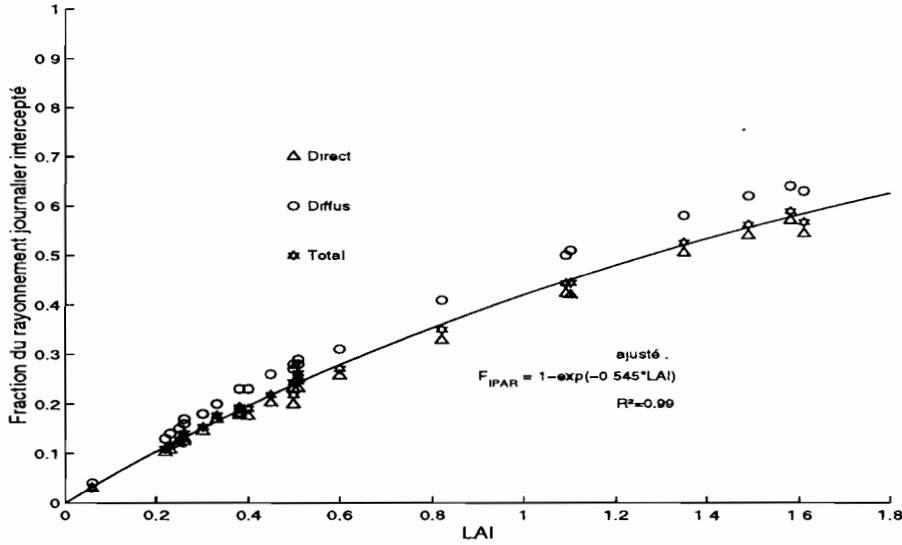


Figure 3-25 : Relation entre interception journalière et LAI

II.3. Estimation des coefficients d'extinction par modélisation des transferts radiatifs

Fin août 1996, parallèlement aux mesures de LAI-2000, un important jeu de données concernant la structure du couvert a également été acquis (compositions floristiques, surfaces spécifiques, densités de touffes, distributions des angles foliaires ... ; cf sections précédentes), permettant ainsi de paramétrer correctement des modèles de transferts radiatifs et de comparer les simulations aux mesures du LAI-2000. Ces simulations et comparaisons permettent de tester la cohérence des estimations des paramètres k_1 et k_2 , d'étudier l'effet de la structure du couvert sur l'interception mais aussi d'évaluer des modèles de transfert radiatif qui pourraient être utilisés dans le cadre de notre étude.

II.3.1. Calcul de l'interception du rayonnement direct $f_{direct}(\theta_s)$ dans un couvert homogène

Dans un couvert homogène, l'interception du rayonnement direct dans la direction θ_s , $f_{direct}(\theta_s)$ s'écrit (équations 3-5 et 3-18) :

$$f_{direct}(\theta_s) = 1 - \exp[-G(\theta_s) \cdot d_f \cdot S(\theta_s)] = 1 - \exp[-\mu(\theta_s) \cdot LAI]$$

Équation 3-20

$$\text{avec } \mu(\theta_s) = G(\theta_s) / \cos \theta_s$$

La fraction de feuillage projetée dans la direction θ_s , $G(\theta_s)$, peut être calculée en fonction de la distribution des angles foliaires $g(\theta_l)$:

$$G(\theta_s) = \int_0^{\pi/2} A(\theta_s, \theta_l) \cdot g(\theta_l) \cdot d\theta_l$$

Équation 3-21

où

- $A(\theta_s, \theta_l)$ représente la projection d'une unité de surface de feuilles ayant une inclinaison (θ_l).

L'expression de $A(\theta_s, \theta_l)$ est donnée par Warren Wilson (1960) :

$$\begin{cases} A(\theta_s, \theta_l) = \cos(\theta_s) \cdot \cos(\theta_l) & \text{si } \theta_s + \theta_l \leq \pi/2 \\ A(\theta_s, \theta_l) = \cos(\theta_s) \cdot \cos(\theta_l) \cdot |2(\Phi_o - \tan(\Phi_o)) / \pi - 1| & \text{si } \theta_s + \theta_l > \pi/2 \end{cases}$$

Équation 3-22

où

- Φ_o est défini par :

$$\Phi_o = a \cos(-\cot(\theta_s) / \tan(\theta_l))$$

Équation 3-23

II.3.2. Relation entre LAI et recouvrement f_v

II.3.2.1. Cas d'un couvert homogène

Rappelons que le recouvrement f_v équivaut à $f_{direct}(0^\circ)$, et le coefficient k_2 au coefficient d'extinction du rayonnement direct à 0° , $\mu(0^\circ)$. Pour un couvert homogène, ils sont calculés suivant les équations décrites au paragraphe précédent. Les valeurs des coefficients k_2 calculés pour les grands types de port foliaires (Tableau 3-2) sont donnés dans le Tableau 3-5.

Tableau 3-5 : Coefficients d'extinction pour les grands types de port foliaire.

Port foliaire	k2
Planophile	0.85
Erectophile	0.42
Plagiophile	0.68
Extrémophile	0.59
Uniforme	0.64
Sphérique	0.50

Au moment où les mesures de LAI-2000 ont été effectuées (fin août 1996), la distribution des angles foliaires des feuilles était de type sphérique. La valeur du coefficient k_2 estimé à partir des mesures de fréquences de trous du LAI-2000, 0.33 est beaucoup plus faible que celle d'un couvert homogène au port sphérique (0.5). Cette différence suggère l'important « effet de touffes » (clumping effect) réduisant l'interception du couvert, et donc la nécessité de prendre en compte l'hétérogénéité du couvert.

II.3.2.2. Prise en compte de l'hétérogénéité du couvert

L'effet de l'hétérogénéité du couvert sur la relation LAI-recouvrement peut être étudié à partir de la technique du lancer de rayon sur maquettes informatiques 3D (e.g. Luquet, 1998), ou à partir de modèles géométriques (e.g. Bégué, 1991).

Nous présentons ci-dessous deux modèles géométriques simples développés en intégrant les résultats obtenus lors de l'étude de macro- et micro-structure du couvert. Les recouvrements calculés par ces modèles seront comparés à ceux mesurés par le LAI-2000 aux mêmes dates. Les simulations permettront aussi d'étudier la sensibilité de la relation LAI-recouvrement à certains paramètres.

Dans le premier modèle, les touffes sont représentées par des cylindres, et la distribution des feuilles à l'intérieur du cylindre est prise en compte (champ de cylindres hétérogènes). Ce modèle se base donc sur une description précise de la structure du couvert. Dans le deuxième modèle, les touffes sont aussi représentées par des cylindres, mais l'hétérogénéité à l'intérieur des cylindres n'est pas prise en compte (champ de cylindres homogènes).

II.3.2.2.a. Représentation du couvert par un champ de cylindres hétérogènes

Les mesures de macrostructure (fin août 1996) ont permis d'établir une relation entre biomasse aérienne et densité de touffes (Equation 3-1) qui peut être utilisée pour estimer, pour un LAI donné, la densité de touffes :

$$D_t = 60.1 * [1 - \exp(-0.0276 * LAI / SLA)]$$

Équation 3-24

puis la surface foliaire par touffe, S_{tf} :

$$S_{tf} = LAI / D_t$$

Équation 3-25

Les mesures de microstructure ont permis de décrire la répartition de la surface foliaire en fonction de la distance au centre de la touffe (Equation 3-4). Cette équation peut être utilisée pour calculer, dans une touffe, le LAI à une distance d du centre de la touffe :

$$LAI(d) = \frac{k_{cf} \cdot \exp(-k_{cf} \cdot d) \cdot S_{tf}}{2\pi d}$$

Équation 3-26

Si les touffes sont représentées par des cylindres de rayon r_{max} (rayon maximal correspondant aux extrémités des feuilles les plus excentrées), une expression du recouvrement moyen à l'intérieur du cylindre, f_{vc} , peut être obtenue en combinant les équations 3-20 et 3-26.

$$f_{vc} \cong \frac{\int_0^{r_{max}} \left\{ 1 - \exp[-G(0^\circ) \cdot \frac{k_{cf} \cdot \exp(-k_{cf} \cdot d) \cdot S_{tf}}{2\pi d}] \right\} \cdot 2\pi d \, dd}{\pi(r_{max})^2}$$

Équation 3-27

Finalement, le recouvrement moyen du couvert peut être calculé en prenant en compte la densité de touffes :

$$f_v = D_t \int_0^{r_{\max}} \left\{ 1 - \exp\left[-G(0^\circ) \cdot \frac{k_{cf} \cdot \exp(-k_{cf} \cdot d) \cdot S_{tf}}{2\pi d}\right] \right\} 2\pi r \, dd$$

Équation 3-28

Cette équation permet d'établir la relation entre recouvrement et LAI lorsque D_t et S_{tf} sont remplacés par leurs expressions données en équation 3-24 et 3-25.

II.3.2.2.b. Représentation du couvert par un champ de cylindres homogènes

Lorsque les touffes sont représentées par des cylindres homogènes de rayon r , le LAI à l'intérieur du cylindre (LAI_c) est calculé selon :

$$LAI_c = \frac{LAI}{D_t \pi r^2}$$

Équation 3-29

Le recouvrement moyen à l'intérieur du cylindre, f_{vc} , peut donc s'écrire :

$$f_{vc} = 1 - \exp\left[-G(0^\circ) \cdot \frac{LAI}{D_t \pi r^2}\right]$$

Équation 3-30

et le recouvrement du couvert :

$$f_v = D_t \pi r^2 \left\{ 1 - \exp\left[-G(0^\circ) \cdot \frac{LAI}{D_t \pi r^2}\right] \right\}$$

Équation 3-31

La difficulté avec cette approche (cylindres homogènes) consiste à déterminer le rayon du cylindre. Comme l'effet de « clumping » à l'intérieur de la touffe n'est pas pris en compte, f_v sera surestimé si l'on donne à r la valeur de $r_{\max}$ (rayon maximal correspondant aux extrémités des plus excentrées).

II.4. Comparaisons mesures-simulations

II.4.1. Comparaison des recouvrements simulés et mesurés par le LAI-2000

Nous avons effectué des simulations du recouvrement en fonction du LAI 1) en supposant la densité de touffes D_t constante (égale à la densité moyenne mesurée : 37 touffes/m²) et 2) en faisant varier la densité de touffes en fonction du LAI selon l'équation 3-24. Pour les cylindres homogènes, nous avons considéré 2 valeurs de r , 4.5 cm et 6.5 cm correspondant aux rayons des touffes pour des fractions cumulées de surface foliaires F_{cf} respectivement de 80% et 90% (cf. équation 3-4 pour les calculs de r).

Les résultats obtenus sont présentés Figure 3-26 et Figure 3-27 et comparés à des simulations faites pour un couvert homogène et à la régression obtenue à partir des mesures de LAI-2000.

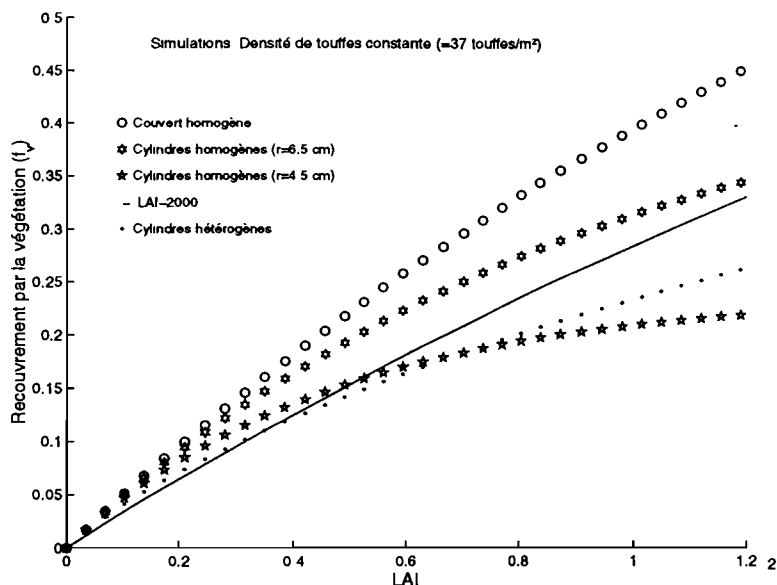


Figure 3-26 : Comparaison des recouvrements simulés en considérant une densité de touffes **constante** aux recouvrements estimés à partir du LAI2000

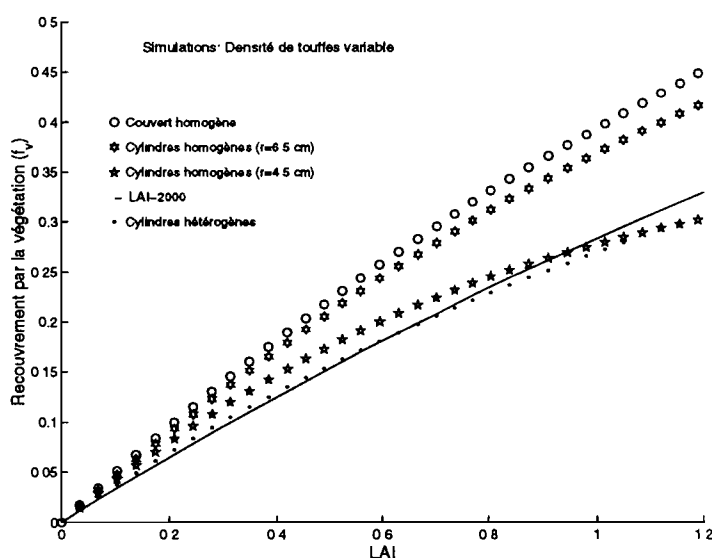


Figure 3-27 : Comparaison des recouvrements simulés en considérant une densité de touffes **variable** aux recouvrements estimés à partir du LAI2000

Ces résultats montrent l'importance de prendre en compte les variations de densité de touffes. D'une manière générale, si l'on utilise une densité moyenne (constante), f_v est surestimé sur les sites peu productifs, et sous-estimé sur les sites à fort LAI.

Les simulations avec cylindres homogènes montrent la très forte sensibilité du modèle à la valeur de r . Des recouvrements proches de ceux mesurés par le LAI-2000 sont obtenus pour un rayon correspondant à une F_d de 80%.

Lorsque les variations de densités de touffes et la microstructure du couvert sont prises en compte (cylindres hétérogènes), on obtient des résultats très similaires à ceux obtenus à partir du LAI-2000. Des différences apparaissent cependant pour des LAI élevés. Pour ces sites, il est possible que la densité de touffes soit sous-estimée par l'équation 3-24. Par ailleurs, le coefficient k_d liant la fraction cumulée de surface foliaire à la distance au centre

de la touffe pourrait être plus faible sur ces sites : en général, les espèces les plus petites telles que *B. repens* sont remplacées par des espèces de plus grande taille dans les sites plus productifs. Indépendamment de la composition floristique, les meilleures conditions de croissance sur les sites productifs pourraient conduire à des touffes de plus grande taille.

II.4.2. Comparaison des interceptions journalières simulées par un modèle de transfert radiatif avec celles estimées à partir du LAI-2000

Un modèle de transfert radiatif représentant le couvert par un champ de cylindres homogènes est proposé par Bégué (1991) et Bégué et al. (1993). Dans ce modèle, les touffes sont définies par leur hauteur h et leur rayon r , et le modèle permet de calculer $f_{direct}(\theta_s)$ et $f_{diffus}(\theta_s)$ en deux étapes :

- Dans la première étape, la transmittance moyenne des touffes $T_c(\theta_s)$ est calculée en se basant sur la théorie du transfert radiatif en couvert homogène (Equation 3-5) qui nécessite le calcul du trajet optique moyen à l'intérieur des cylindres $\bar{S}(\theta_s)$. Une expression de $\bar{S}(\theta_s)$ est donnée par Bégué (1991) après avoir réalisé une double intégration, sur le rayon et sur la hauteur des cylindres :

$$\bar{S}(\theta_s) = \frac{8h\eta}{\pi} \int_0^{\pi/4} \frac{\cos(\gamma)}{\sin(\theta_s) + 2\eta \cos(\theta_s) \cos(\gamma)} d\gamma$$

Équation 3-32

où

- γ est un angle obtenu après avoir effectué un changement de variable lors de l'intégration du trajet optique sur le rayon r (Bégué, 1991)
- η est le rapport entre r et h .

La densité foliaire dans les cylindres d_{fc} est calculée en fonction du LAI du couvert, de la densité de touffes D_t , de r et h selon :

$$d_{fc} = \frac{LAI}{D_t \pi r^2 h}$$

Équation 3-33

et l'expression finale de $T_c(\theta_s)$ est donc :

$$T_c(\theta_s) = \exp[-G(\theta_s) \cdot d_{fc} \cdot \bar{S}(\theta_s)] = \exp[-G(\theta_s) \cdot \frac{8\eta LAI}{D\pi^2 \cdot r^2} \int_0^{\pi/4} \frac{\cos(\gamma)}{\sin(\theta_s) + 2\eta \cos(\theta_s) \cos(\gamma)} d\gamma]$$

Équation 3-34

- Dans une deuxième étape, l'interception directionnelle par le couvert du rayonnement direct $f_{direct}(\theta_s)$ est calculée en prenant en compte les ombrages mutuels entre cylindres. L'ombre d'un cylindre à un angle θ_s peut être calculée à partir de h et r :

$$A(\theta_s) = \pi r^2 + 2rh \tan(\theta_s)$$

Équation 3-35

et si l'on suppose une distribution aléatoire des touffes, un model booléen peut être utilisé pour calculer la probabilité P de n interceptions :

$$P_n(\theta_s) = \frac{[D.A(\theta_s)]^n}{n!} \cdot \exp[-D.A(\theta_s)]$$

Finalement, $f_{direct}(\theta_s)$ est calculée en considérant P et en tenant compte de la transmittance des cylindres :

$$f_{direct}(\theta_s) = \sum_{i=1}^{i=n} P_i(\theta_s) \cdot \{1 - [T_c(\theta_s)]^i\}$$

Équation 3-36

La transmittance du couvert $T(\theta_s)$ (qui est le complément de $f_{direct}(\theta_s)$) est ensuite utilisée pour calculer l'efficacité d'interception du PAR diffus $f_{diffus}(\theta_s)$ selon l'Equation 3-16. Nous avons supposé, dans ce cas aussi, une distribution isotrope du rayonnement diffus ($I(\theta_s)=1$).

Les efficacités d'interception journalières f_{IPAR} sont ensuite calculées à partir de mesures de rayonnement au cours de plusieurs journées suivant la même démarche que celle que nous avons suivie pour estimer f_{IPAR} à partir des mesures de fréquences de trous du LAI-2000.

Les simulations ont été effectuées à partir des LAI des sites échantillonnés par le LAI-2000. Les densités de touffes D_i varient avec le LAI et sont déterminées à partir de l'équation 3-24. Sur la base des résultats obtenus précédemment, la valeur du rayon r a été calculée de manière à coïncider avec une fraction cumulée de surface foliaire de 0.8 (4.5 cm). La hauteur h a été calculée de la même manière. La hauteur moyenne obtenue à partir des mesures effectuées sur les trois espèces est de 17.5 cm. En figure 3-28 les interceptions du rayonnement direct $f_{direct}(\theta)$ simulées sur les 25 sites aux 5 angles de mesure du LAI-2000 sont comparées aux valeurs obtenues à partir des mesures du LAI-2000. Les comparaisons des interceptions journalières sont données en figure 3-29 et 3-30.

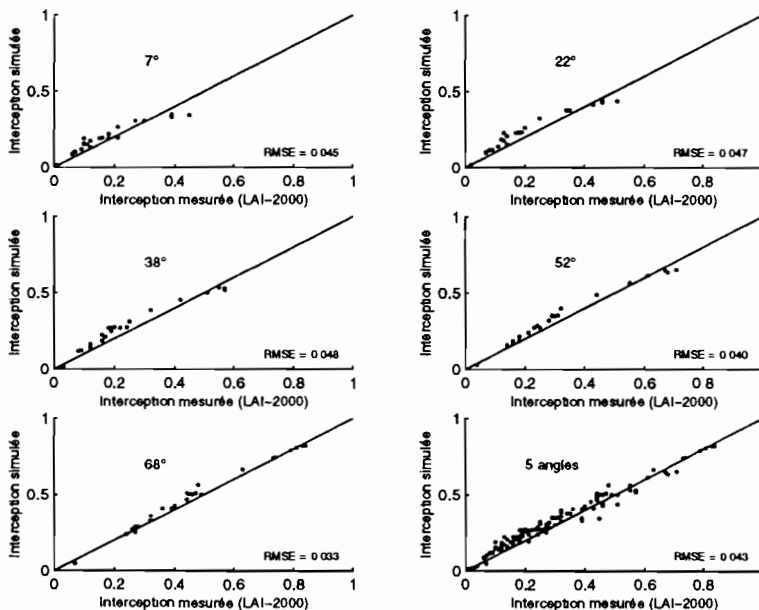


Figure 3-28 : Comparaison des interceptions directionnelles simulées par le modèle des cylindres homogènes et des interceptions mesurées par le LAI2000

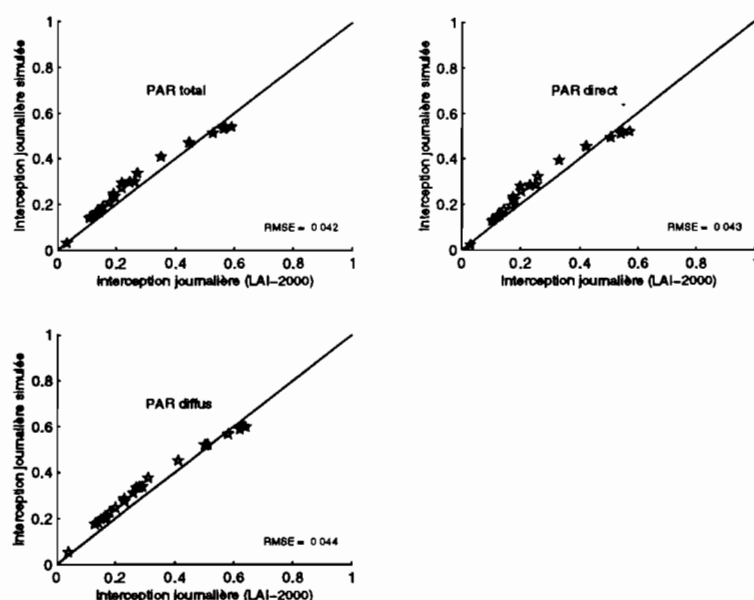


Figure 3-29 : Comparaison des interceptions journalières simulées par le modèle des cylindres homogènes et estimées à partir des mesures de LAI2000

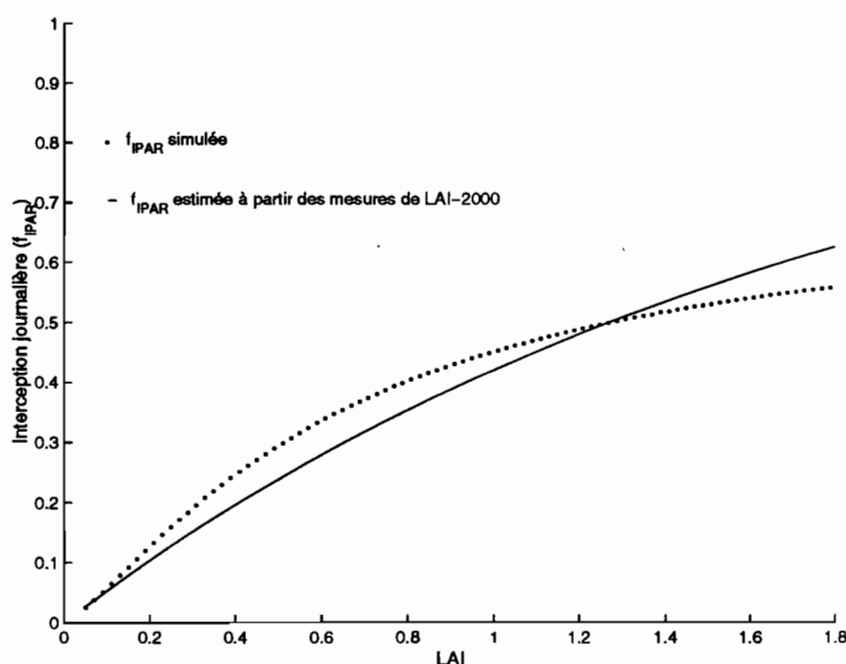


Figure 3-30 : Comparaison des interceptions journalières simulées par le modèle des cylindres homogènes et estimées à partir des mesures de LAI2000

On constate en général un très bon accord entre valeurs simulées et valeurs obtenues à partir du LAI-2000 avec cependant une tendance à surestimer l'interception pour des LAI faibles et à sous-estimer l'interception pour des LAI élevés. Les causes pourraient être celles que l'on a évoquées précédemment : non prise en compte des variations de composition floristique et des tailles des touffes en fonction du site, et/ou sous-estimation de la densité de

touffes pour les sites les plus productifs. Les mesures effectuées par le LAI-2000, quant à elles, intègrent ces variations. Les résultats obtenus au paragraphe précédent suggèrent que les simulations pourraient être améliorées en prenant en compte l'hétérogénéité à l'intérieur des touffes.

II.5. Conclusions

II.5.1. Conclusions sur la valeur des coefficients k_1 et k_2

La valeur particulièrement faible du coefficient k_2 , 0.33 (alors que l'on s'attendrait à 0.5 pour un couvert homogène au port sphérique) montre l'effet de « clumping » très important pour ces couverts hétérogènes et permet de conclure que l'application d'un modèle de transfert radiatif conçu pour couverts homogènes conduirait à d'importantes erreurs.

Peu de données sont disponibles dans la littérature concernant la valeur du coefficient k_1 pour ces prairies. Dans leur modèle de photosynthèse des « shortgrass prairie », Connor et al. (1974) utilisent une valeur de 0.5 pour ce coefficient, soit une valeur assez proche de la notre (0.545). Ils l'avaient calculée simplement en faisant deux hypothèses, l'une conduisant à sous-estimer le coefficient k_1 (sachant que le rayonnement incident est maximal quand le soleil est élevé, ils supposaient que k_1 valait approximativement k_2), et l'autre conduisant à le surestimer (ils supposaient le couvert homogène).

II.5.2. Conclusions sur le modèle géométrique d'interception

Les résultats obtenus montrent que ce modèle physique d'interception pourrait s'avérer très intéressant dans le cadre de notre étude puisqu'il peut aussi être couplé avec un modèle de réflectance du sol et adapté pour simuler la réflectance bidirectionnelle du couvert (Bégué, 1991). Les résultats montrent aussi la forte sensibilité du modèle à des paramètres variant spatialement. L'intérêt du couplage avec un modèle écologique serait de fournir les informations concernant les variations spatiales et temporelles des paramètres importants du modèle (compositions floristiques, coefficients k_{cf} , densité de touffes,...). Nous avons cependant jugé encore insuffisante notre connaissance des variations de ces paramètres en fonction des conditions du milieu ou du stade phénologique, et avons préféré, à ce stade de notre étude, simuler l'interception du rayonnement à partir des relations dérivées des mesures du LAI-2000 qui permettent d'intégrer les variations spatiales de nombreux paramètres.

CHAPITRE 4 VALIDATION ET DISCUSSION DES MODELES

I VALIDATION DU MODELE DE FONCTIONNEMENT

Les données météorologiques acquises sur le site Kendall entre le 28 juin 1990 (jour 179) et décembre 1992 permettent de réaliser des simulations ininterrompues sur cette période de deux ans et demi qui comprend trois « monsoon season » (grandes saisons des pluies) et deux petites saisons des pluies (printemps).

Dans ce chapitre, les rayonnements nets, l'évolution du contenu en eau des différentes couches de sol et les biomasses simulés par le modèle sont comparés aux mesures afin d'évaluer les points forts et les limites du modèle.

Pour une étude plus complète du modèle, la comparaison d'un grand nombre de variables d'état serait souhaitable, mais elle est limitée par la disponibilité des mesures. Afin de tester la cohérence des simulations, les grandeurs simulées (e.g. photosynthèses par unité de surface), les termes du bilan carboné, et des efficacités calculées à partir des données simulées (e.g. efficacités d'utilisation de l'eau, efficacités de conversion photosynthétiques) seront discutés et comparés à des résultats présentés dans la littérature.

I.1. Données météorologiques et mise en œuvre du modèle

I.1.1. Données météorologiques

La zone d'étude est marquée par une forte variabilité de ses précipitations. Le modèle doit donc être testé sur des années de pluviométries contrastées si l'on veut évaluer ses capacités prédictives. La période 90-92 sur laquelle est testée le modèle présente de tels contrastes (Figure 4-1) :

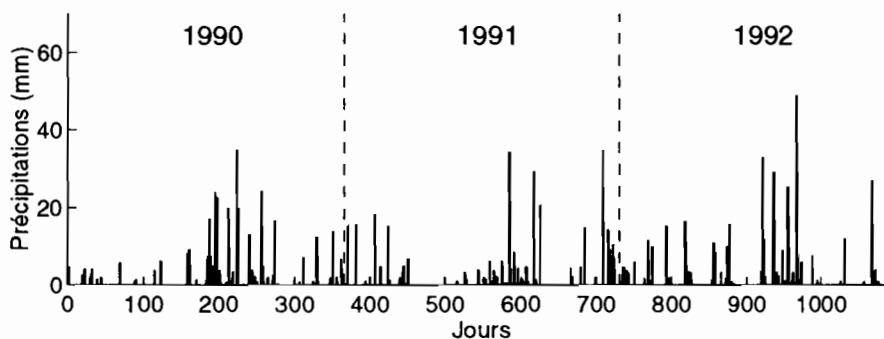


Figure 4-1 : Précipitations journalières sur le site Kendall , Arizona (janvier 1990 à décembre 1992)

- En 1990, pendant la « monsoon season », les précipitations sont abondantes (321 mm entre début juillet et fin novembre), et bien réparties au cours de la saison.
- Au contraire, en 1991 les précipitations sont faibles (200 mm entre début juillet et fin novembre), et très mal réparties.
- L'année 1992 est intermédiaire avec un cumul de 229 mm entre juillet et novembre, tandis que ses précipitations printanières sont exceptionnellement élevées.

Les totaux annuels sont de 415, 369 et 434 mm respectivement pour les années 1990, 1991 et 1992 (Figure 4-1 et Tableau 4-2).

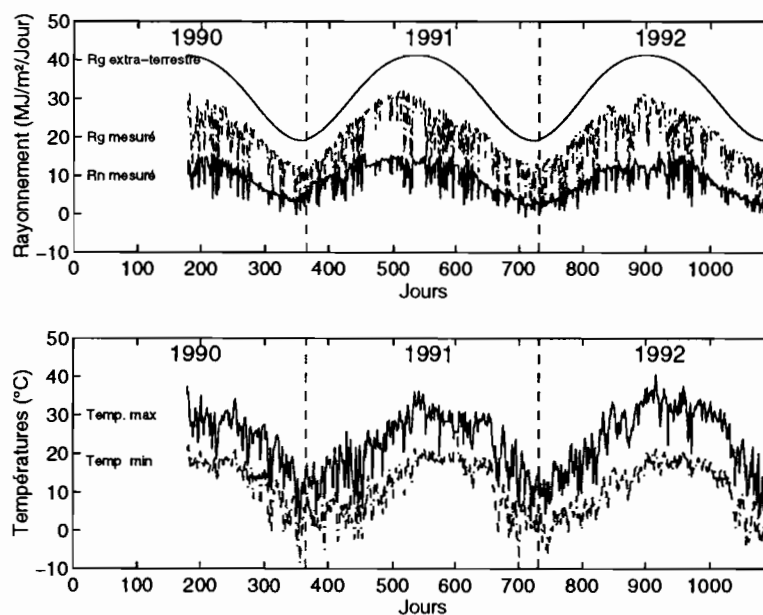


Figure 4-2 : Rayonnements globaux, rayonnements nets et températures minimales et maximales journalières (site Kendall, Arizona, 28 juin 1990 - décembre 1992)

Les variations annuelles du rayonnement global extraterrestre, du rayonnement global mesuré sur le site et du rayonnement net sont présentées en Figure 4-2. Les cumuls annuels, reportés dans le Tableau 4-2 s'élèvent à environ $7000 \text{ MJ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ($19.2 \text{ MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) pour le rayonnement global au sol, soit 0.61 fois le rayonnement global extraterrestre, et $3150 \text{ MJ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ($8.6 \text{ MJ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) pour le rayonnement net, soit 0.45 fois le rayonnement global.

Les températures (Figure 4-2) suivent les variations du rayonnement global, avec des minima en décembre/janvier (-8.6°C en décembre 1990), et des maxima (40.5°C) en juin/juillet. Les températures moyennes annuelles sont respectivement 16.4 et 17.0°C pour les années 1991 et 1992.

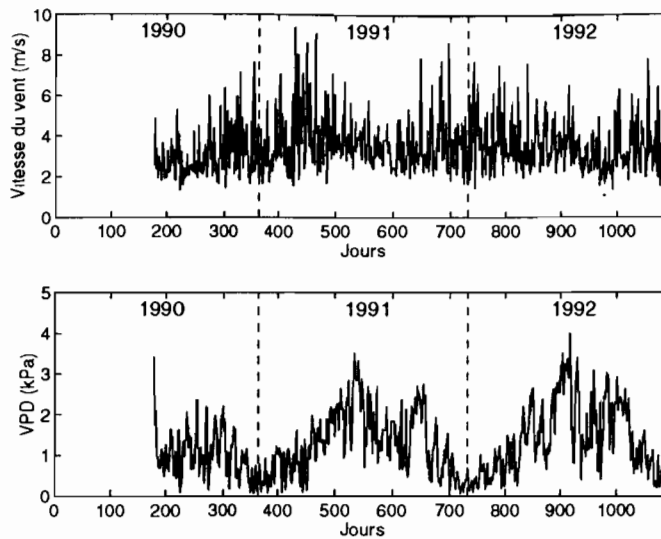


Figure 4-3 : Vitesses moyennes journalières du vent (à 2 m) et déficits de pression de vapeur saturante (site Kendall, Arizona)

Le déficit de pression de vapeur saturante moyen était de 1.28 et 1.39 kPa respectivement pour les années 1991 et 1992 (Figure 4-3). Les déficits sont particulièrement élevés en juin avec des pics atteignant 4 kPa.

1.1.2. Epaisseur et caractéristiques des couches de sol

L'épaisseur de la couche superficielle du sol qui contrôle l'évaporation a été fixée à 2 cm. En dessous, nous avons divisé le profil en deux strates : la première de 2 à 15 cm qui comprend 71% de la biomasse racinaire (équation 2-67) et la deuxième entre 15 à 60 cm. La prise en compte d'une couche plus profonde ne nous a pas paru nécessaire pour ces prairies à l'enracinement très superficiel et limité en profondeur par l'existence de couches de « caliche ».

Les valeurs des paramètres a_i et b_i des courbes $\psi_i = a_i \theta_i^{b_i}$, calculées dans le modèle à partir des granulométries (équations 2-60 et 2-61) sont reportées dans le Tableau 4-1. Les capacités au champ, θ_{ch} , les contenus en eau minimaux (air dryness), θ_{dl} , et contenus en eau à saturation, θ_{si} sont également reportés dans ce tableau.

Tableau 4-1 : Granulométries et paramètres des courbes de rétention des différentes couches de sol

Profondeur	% sable	% argile	% limon	a_i	b_i	θ_{ch}	θ_{dl}	θ_{si}
0-2 cm	69.0	11	20	$5.83 \cdot 10^{-5}$	-5.23	0.191	0.038	0.415
2-15 cm	62.7	28.0	9.3	$0.22 \cdot 10^{-5}$	-8.71	0.254	0.097	0.471
15-60 cm	60.4	28.3	11.3	$0.33 \cdot 10^{-5}$	-8.51	0.258	0.096	0.473

Rappelons que les capacités au champ θ_{ch} sont définies ici comme les contenus en eau correspondants à des potentiels du sol de -33 kPa. A ce potentiel le contenu en eau mesuré entre 0 et 15 cm par Tiscareno-Lopez (1994) sur le site Kendall est de 0.239 (écart type

0.052). La valeur calculée pour la couche 2 (2-15 cm), 0.254, est proche des estimations de Tiscareno-Lopez.

I.1.3. Efficience de conversion maximale ε_{bmax} et biomasse racinaire initiale

Sur le site Kendall, les biomasses racinaires n'ont pas été mesurées en juin 1990 (début des simulations). De même l'efficience de conversion maximale pour la photosynthèse brute (ε_{bmax} ; équation 2-5) n'est pas connue. Sa valeur théorique maximale pour les C4 est de l'ordre de 8.3 g MS/MJ IPAR. Elle peut varier suivant les sites en fonction de la disponibilité en éléments minéraux, ...

Les autres conditions initiales (biomasses épigées vivantes et mortes, B_{ag} et B_{ad} , contenus en eau des couches de sol, θ) ont été mesurées. Les mesures de biomasse aérienne, B_{ag} , de l'année 1990 ont été utilisées pour rechercher par recalibration et réinitialisation les valeurs inconnues de ε_{bmax} et de la biomasse racinaire initiale. Les valeurs obtenues sont respectivement 8.06 g MS/MJ IPAR et 480 g MS/m². Par comparaison, Cox et al. (1986) avaient estimé à 615 g MS/m² la biomasse racinaire sur le site Kendall en août 1983. Des simulations ininterrompues sur les 3 années ont ensuite été effectuées.

I.2. Résultats des simulations

I.2.1. Simulations du bilan hydrique

Le rayonnement net des prairies, calculé comme la somme du rayonnement net du sol nu, de la canopée morte (d'albédo supposé identique à celui du sol nu) et de la canopée verte, pondérée par leurs recouvrements respectifs (f_s , f_{vd} et f_{vg}) est comparé, en Figure 4-4, aux mesures de l'année 1990. Cette figure montre que le rayonnement net est en général correctement simulé. Des écarts entre simulations et observations sont cependant observés en période hivernale. A l'échelle annuelle, le rayonnement net représente 45% du rayonnement global. Une même valeur a été mesurée par Lapitan et Parton (1996) sur des « shortgrass ecosystem » du Colorado.

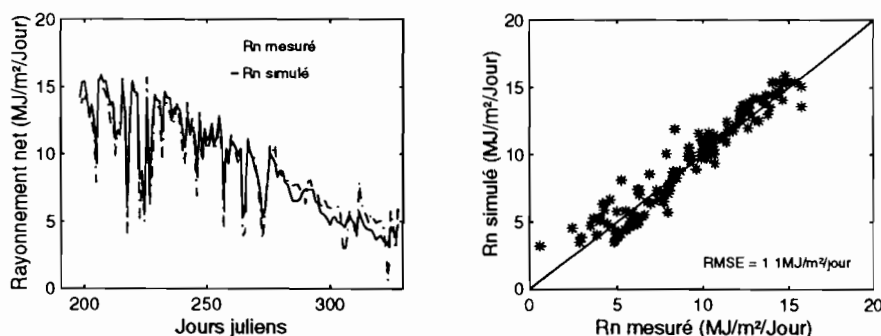


Figure 4-4 : Comparaison des rayonnements nets simulés et mesurés (28 juin 1990 – décembre 1990, site Kendall, Arizona).

Les simulations du rayonnement net dans les courtes longueurs d'onde, S_n , et dans les longues longueurs d'onde, L_n , sont présentées en Figure 4-5. L_n varie de manière importante au cours de l'année et présente une valeur annuelle moyenne de $-5.3 \text{ MJ/m}^2/\text{jour}$.

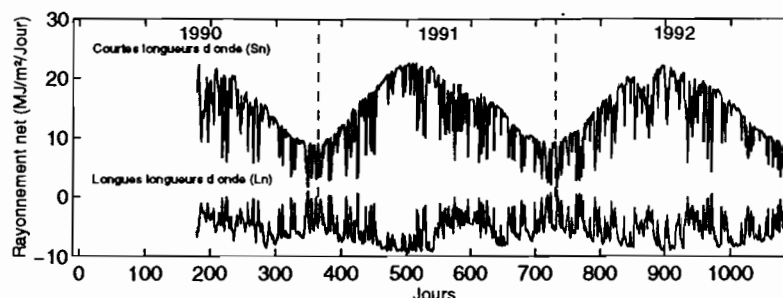


Figure 4-5 : Rayonnements nets simulés dans les courtes et longues longueurs d'ondes (site Kendall, Arizona)

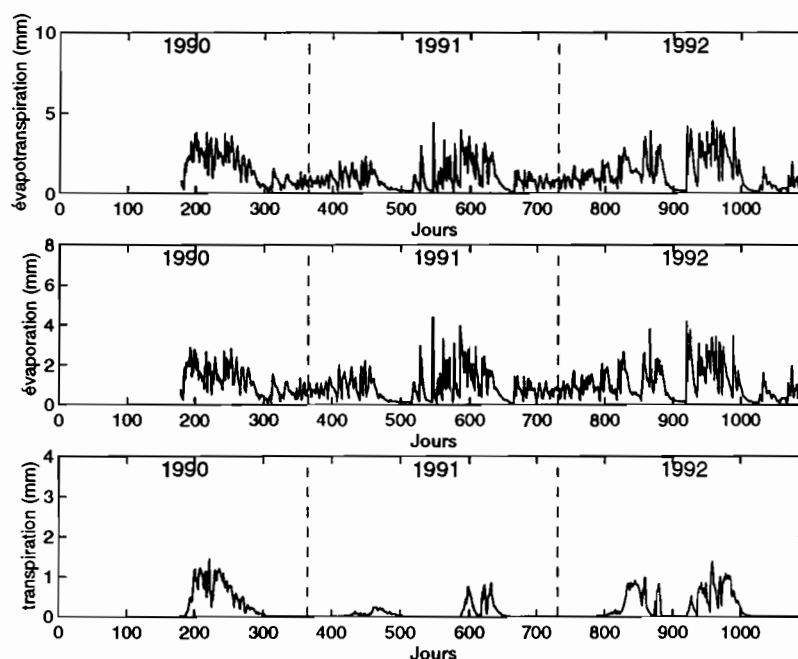


Figure 4-6 : Transpiration, évaporation du sol nu, et évapotranspiration journalières simulées (site Kendall, Arizona)

Les simulations des évaporations, transpirations et évapotranspirations journalières (AET) sont présentées en Figure 4-6. AET varie au cours de l'année en fonction de l'évapotranspiration potentielle et de la disponibilité en eau du sol. Les valeurs maximales (de l'ordre de 4.5 mm/jour) sont observées pendant la « monsoon season ». La transpiration suit le développement de la plante et est donc nulle pendant une bonne partie de l'année. En raison d'un faible recouvrement, elle est généralement inférieure à l'évaporation du sol nu. Entre juin 1990 et la fin de l'année 1992, les cumuls de la transpiration, de l'évaporation du sol nu et de l'évapotranspiration sont respectivement de 179, 908 et 1087 mm (Tableau 4-2).

Le drainage en dessous de 60 cm ne représente que 5% des précipitations totales. Ce résultat ne peut être vérifié car aucune mesure de drainage n'a été effectuée.

Au niveau annuel, les flux de chaleur latente représentent 33.5% du R_n . 83% de l'AET simulée provient de l'évaporation du sol nu tandis que la transpiration n'en représente que 17%. Cette valeur paraît faible mais peut être expliquée : 22% de l'AET annuelle se produit en dehors de toute saison de végétation. Sur les 78% restant 15% proviennent de la couche superficielle du sol (0-2 cm). La transpiration représente donc 25% de l'eau évapotranspirée en provenance des couches 2 et 3 pendant les saisons de végétation, ce qui paraît raisonnable sachant que les recouvrements par la végétation verte sont toujours inférieurs à 25%.

Les variations du contenu en eau des couches 2 et 3 (respectivement 2-15 cm et 15-60 cm) simulées et mesurées par des sondes TDR sont comparées en Figure 4-7. Les simulations commencent après une période de sécheresse de plusieurs mois. A ce moment, le contenu en eau dans la couche 2 était de 9.7% soit une valeur identique au contenu en eau minimum calculé par le modèle (θ_{d2} ; voir Tableau 4-1). En revanche, le contenu en eau initial dans la couche profonde (16.4%) conservait une valeur bien supérieure à θ_{d3} (9.6%). Les variations du contenu en eau des couches du sol sont simulées de manière satisfaisante. Des différences sont cependant observées vers les jours 242 et 258 où les contenus en eau de la couche 2 sont surestimés par le modèle. Cette surestimation pourrait résulter de la non prise en compte de l'interception des pluies par la canopée et surtout du ruissellement.

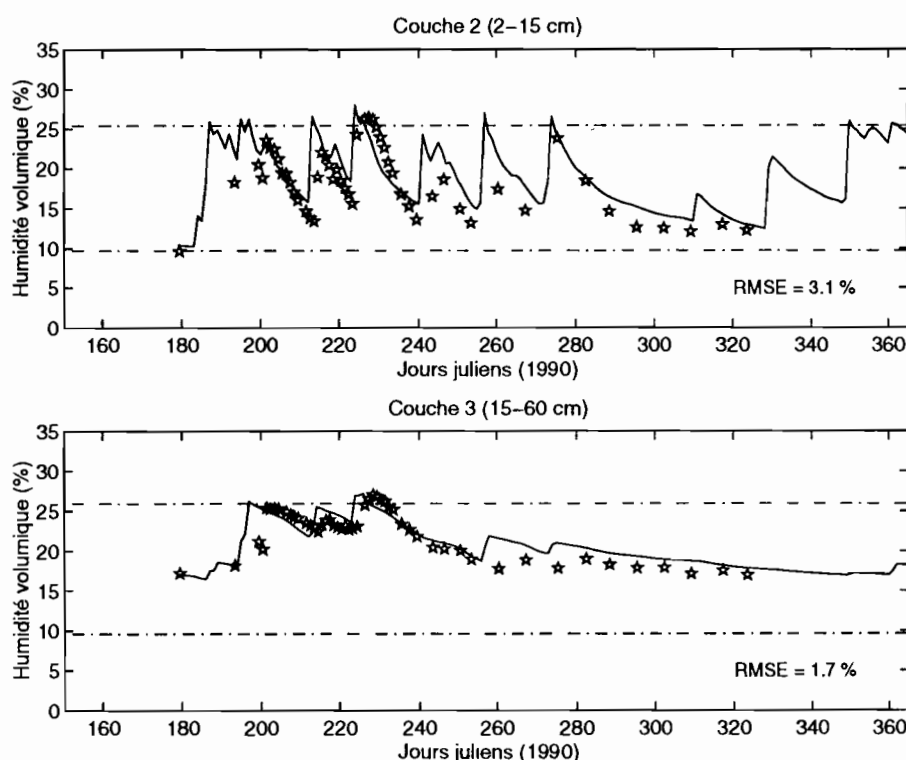


Figure 4-7 : Comparaison des humidités volumiques simulées et mesurées (couches 2 et 3 ; site Kendall, Arizona).

I.2.2. Simulations du bilan carboné

I.2.2.1. Evolution des biomasses aériennes

Les biomasses aériennes vivantes simulées sont comparées aux estimations en Figure 4-8.

Le développement de la végétation est bimodal, comme la distribution des pluies. La croissance printanière est généralement très limitée, en raison des faibles températures et d'une faible disponibilité en eau. Des précipitations exceptionnellement élevées au printemps 1992 ont cependant conduit à une plus forte production de biomasse. En mai-juin, les limitations en eau conduisent au dessèchement de la biomasse aérienne, puis la croissance reprend avec les précipitations de la « monsoon season ».

Sur les trois années le modèle permet de reproduire correctement l'évolution des biomasses épigées. En particulier, les pics de biomasse simulés (respectivement 86, 60 et 65 g MS/m² pour les années 1990, 1991 et 1992, obtenus pour les trois années vers la mi-septembre) sont très similaires à ceux mesurés (87, 51 et 63 g MS/m²).

Le modèle semble surestimer la production pendant le printemps 1992. Les études menées par Cable (1975) montrent que dans la zone d'étude (Arizona), la production printanière ne représente que 10% de la production de biomasse aérienne annuelle (moyenne sur plus de 10 ans). Selon ce même auteur, les changements (de la plante) observés pendant cette saison consistent plus dans des changements physiologiques que dans une production, d'où une réponse peu importante aux précipitations. La non prise en compte de cette particularité printanière pourrait être à l'origine de la surestimation observée au printemps 1992.

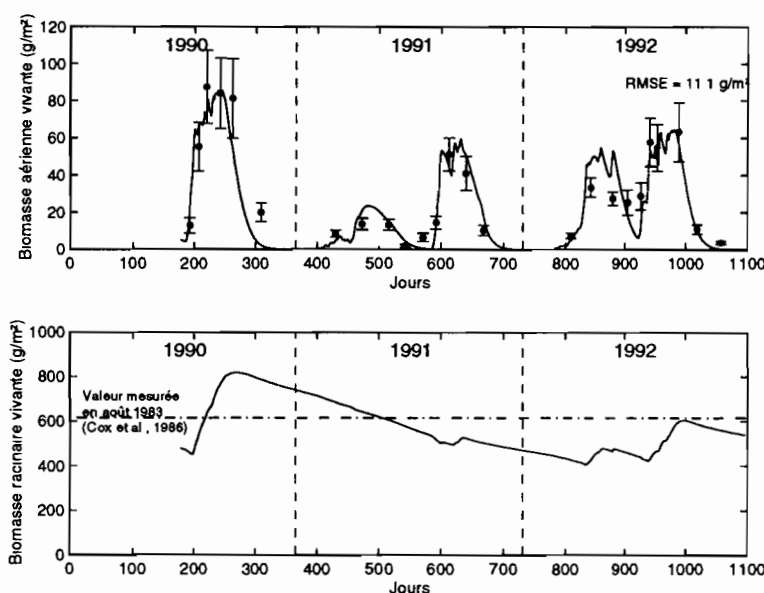


Figure 4-8 : Comparaison des biomasses aériennes simulées et mesurées (site Kendall, Arizona).

I.2.2.2. Evolution des biomasses racinaires

L'évolution simulée des biomasses racinaires vivantes est présentée en Figure 4-8. Nous avons reporté sur ce graphique la valeur estimée par Cox et al. (1986) en août 1983 sur ce site. Pendant les années 1990 à 1992 aucune estimation n'a été effectuée. Les variations annuelles sont similaires à celles mesurées par différents auteurs sur des « shortgrass prairies » du Colorado (e.g. Detling et al., 1978 ; Bachelet, 1989) : la biomasse racinaire vivante décroît entre deux saisons de croissance à cause de la respiration et de la sénescence. Cette diminution est accélérée au moment de la reprise de croissance en raison des translocations d'hydrates de carbone des racines vers les jeunes pousses. De telles variations sont décrites dans de nombreuses études concernant des steppes pérennes (e.g. Trlica et Singh, 1979) ou des savanes humides (e.g. Menaut et César, 1979 ; Le Roux, 1995). Après la reprise de croissance, lorsque la quantité de photosynthétats alloués vers les racines excède les pertes dues à la respiration et la sénescence, la biomasse racinaire augmente, et atteint sa valeur maximale à la fin de la saison de croissance (fin septembre / début octobre). L'accroissement simulé de la biomasse racinaire est particulièrement important pendant la « monsoon season » de 1990, modéré en 1992 et négligeable en 1991. Sur l'ensemble de l'année 1991 (de janvier à décembre), le modèle simule une diminution importante de la biomasse racinaire vivante (270 g MS/m² ; Tableau 4-2). Les conditions particulièrement défavorables en 1991 auraient ainsi beaucoup plus affecté le système racinaire que le développement aérien. Des résultats similaires ont été observés sur d'autres écosystèmes à graminées pérennes telles que les savanes à *Loudetia simplex* (Menaut et César, 1979).

I.2.2.3. Les termes du bilan carboné

Les différents termes du bilan carboné (exprimés en g C/m² ; 1 g MS contenant ~ 0.4 g C) sont reportés dans le Tableau 4-2.

Tableau 4-2 : Bilans hydriques et carbonés simulés entre juin 1990 et décembre 1992 (site Kendall, Arizona)

	Unités	1990 (à partir du 28 juin)	1991	1992	mi 1990-1992
Précipitations	mm	349	369	434	1152
Rayonnement global	MJ.m ⁻²	3679	7036	6916	17631
Rayonnement net	MJ.m ⁻²	1635	3182	3133	7950
Flux de chaleur latente	MJ.m ⁻²	696	848	1120	2663
Evapotranspiration	mm	284	346	457	1087
Evaporation	mm	216	316	376	908
Transpiration	mm	68	30	81	179
Photosynthèse brute	g C.m ⁻²	351	109	321	782
Photosynthèse nette	g C.m ⁻²	266	44	209	519
Respiration totale	g C.m ⁻²	168	126	196	491
Respiration aérienne	g C.m ⁻²	85	65	112	262
Respiration racinaire	g C.m ⁻²	83	61	85	229
Allocation vers les racines	g C.m ⁻²	231	29	176	436
Translocations vers le compartiment aérien	g C.m ⁻²	5	14	12	31
TNPP	g C.m ⁻²	183	-17	125	291
ANPP	g C.m ⁻²	40	30	46	115
BNPP	g C.m ⁻²	143	-46	79	176
Mortalité totale	g C.m ⁻²	81	92	98	271
Mortalité compartiment aérien	g C.m ⁻²	42	30	46	119
Mortalité compartiment racinaire	g C.m ⁻²	38	62	52	152
Variation de la biomasse racinaire	g C.m ⁻²	105	-108	27	24

Les variations saisonnières de la photosynthèse brute, P_g , et de la photosynthèse nette, P_n ($P_n = P_g - R_{at}$), sont présentées en Figure 4-9. Les valeurs maximales journalières ont été obtenues pour des LAI de 0.69, et s'élèvent à 21.5 g CH₂O/m²/jour (31.1 g CH₂O/m² feuille/jour) et 17.5 g CH₂O/m²/jour (25.4 g CH₂O/m² feuille/jour) respectivement pour la photosynthèse brute et la photosynthèse nette. Par comparaison, les valeurs maximales mesurées par Brown et Trlica (1977) au cours d'une saison de croissance dans une prairie du Colorado dominée par *B. gracilis* ont été obtenues pour des LAI de 0.39 et s'élevaient à 16.5 g CH₂O/m²/jour (42.3 g CH₂O/m² feuille/jour) et 14.3 g CH₂O/m²/jour (36.7 g CH₂O/m² feuille/jour) respectivement pour la photosynthèse brute et la photosynthèse nette. Malgré la valeur élevée de ε_{bmax} (8.06 g MS/MJ IPAR), nous n'avons jamais obtenu des valeurs aussi élevées de photosynthèse par unité de surface foliaire.

Le cumul des photosynthèses brutes et nettes est très variable d'une année à l'autre : en 1990 la photosynthèse brute simulée est 3.2 fois celle de 1991. Les variations de la production primaire nette aérienne annuelle (ANPP ; voir dans article II pour la définition des termes utilisés) sont beaucoup moins importantes car les années à forte production brute sont aussi celles où les proportions de carbone allouées vers les racines sont les plus importantes.

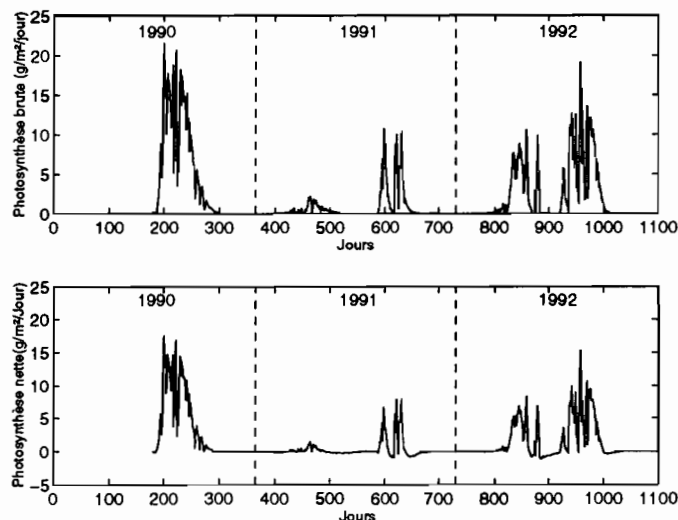


Figure 4-9 : Simulations des photosynthèses brutes et nettes journalières (site Kendall, Arizona)

La production primaire nette des racines (BNPP) simulée en 1991 est négative car les faibles quantités de carbone allouées vers les racines sont inférieures à celles perdues par respiration ou transloquées vers les parties aériennes lors des reprises de croissance.

La respiration racinaire est la somme de la respiration de maintenance et de la respiration de croissance et dépend donc de la biomasse racinaire et de la quantité de carbone alloué vers les racines. Pour les années 90 et 92, les allocations élevées vers les racines ont conduit à de plus fortes respirations de croissance et respirations racinaires totales.

Les translocations des racines vers le compartiment aérien (en début de saison), cumulées sur la période 90-92 (trois « monsoon season », et deux saisons printanières) sont de 31 g C/m², soit en moyenne 6.2 g C/m²/saison (15.5 g CH₂O/m²/saison), soit 7.1% de la quantité de carbone qui est alloué du compartiment aérien vers les racines. Par

comparaison, Le Roux (1995) a montré pour des savanes humides que lors de la repousse, sur des placettes placées à l'obscurité totale, les translocations permettent l'élaboration de 12 g MS aérienne/m². Si l'on considère un coefficient de respiration de croissance de 0.25, 16 g CH₂O/m² sont nécessaires pour cette production (valeur sous-estimée car la respiration de maintenance n'est pas prise en compte dans le calcul). Ces translocations importantes permettent d'expliquer la réponse si rapide de la végétation après les premières pluies.

I.3. Discussion

I.3.1. Productivités et importance relative des termes du bilan carboné

Les ANPP et TNPP (production nette totale) annuelles moyennes simulées par le modèle entre 1990 à 1992 sont respectivement de 96 et 243 g MS/m²/an. Le rapport ANPP/TNPP est donc de 0.39. Pour les prairies semi-arides dominées par des graminées pérennes ce rapport varie entre 0.25 et 0.6 (Sims et Singh, 1978 ; Milchunas et Lauenroth, 1992).

En moyenne sur les trois années, 56% de la photosynthèse brute et 84% de la photosynthèse nette sont alloués vers les racines. Ces résultats sont semblables à ceux de Detling et al. (1979) qui évaluaient à 65% et 80% respectivement les proportions de la *Pg* et de la *Pn* qui étaient allouées vers le compartiment souterrain pour des prairies dominées par *B. gracilis*. 7.1% du carbone alloué vers les racines est ensuite réaffecté vers le compartiment aérien pour assurer le redémarrage de la croissance.

La respiration totale représente 63% de la photosynthèse brute. Par comparaison, Bachelet (1989) trouvait une valeur moyenne de 54%. La part de la respiration racinaire dans la respiration totale est de 47%. Cette valeur est intermédiaire entre celles trouvées par Bachelet (1989) et Detling et al. (1979), respectivement 21% et 71%, pour des prairies dominées par *B. gracilis*. La quantité de carbone perdue par la respiration aérienne représente 33% de la photosynthèse brute.

I.3.2. Efficacités d'utilisation de l'eau

Les efficacités d'utilisation de l'eau (WUE pour Water Use Efficiencies) peuvent être calculées à partir des simulations et comparées à des estimations pour ces écosystèmes. Elles sont définies comme le rapport entre l'ANPP ou la TNPP et la quantité d'eau évapotranspirée ou transpirée sur une période de temps donnée. La plupart des valeurs de WUE présentées dans la littérature pour les écosystèmes naturels sont calculées comme le rapport ANPP/AET du fait des difficultés d'estimation de la BNPP et de la transpiration. Les valeurs estimées pour les « shortgrass prairies » aux Etats-Unis varient entre 0.2 et 0.7 g MS/kg d'eau évapotranspirée (e.g. Webb et al., 1978 ; Lauenroth, 1979 ; Le Houérou, 1984 ; Sala et al., 1988 ; Liang et al., 1989). La valeur moyenne calculée pour les trois années est de 0.26 ou 0.37 lorsque le calcul se fait uniquement sur les saisons de végétation, soit des valeurs situées dans la gamme inférieure des estimations citées ci-dessus. Selon Le Houérou (1984), les WUE tendent à diminuer lorsque l'aridité, l'évapotranspiration potentielle, et la proportion de pluies inefficaces augmentent. Les conditions climatiques sur le site Kendall pourrait donc expliquer ces faibles valeurs de WUE, liées au faible rapport transpiration/AET (17%).

Les efficacités calculées comme le rapport TNPP/AET (WUE-TNPP) sont de 0.67 g MS/kg d'eau évapotranspirée, ou 0.95 lorsqu'elles sont calculées uniquement sur les saisons de végétation. Les estimations de Sims et Singh (1978), sur différents « shortgrass ecosystems », varient entre 0.87 et 2.07 (estimations limitées aux saisons de croissance).

Les efficacités d'utilisation de l'eau transpirée (TUE pour Transpiration Use Efficiencies) peuvent être définies comme le rapport ANPP/transpiration (TUE-ANPP) ou TNPP/transpiration (TUE-TNPP).

Nous obtenons à partir des simulations une TUE-ANPP de 1.61 g MS/kg d'eau transpirée, soit une valeur supérieure à celle estimée par Aguiar et al.(1996) (1.07 g MS/kg d'eau transpirée) sur des prairies semi-arides pérennes, et similaire à celle de Downes (1969) (1.49 g MS/kg d'eau transpirée).

Les TUE-TNPP simulées sont de 4.06 et 4.59 g MS/kg d'eau transpirée, respectivement pour des calculs annuels ou les calculs limités aux saisons de croissance. Ces valeurs sont supérieures à celle estimée par Dwyer et DeGarmo (1970) (2.29 g MS/kg d'eau transpirée pour *Bouteloua eriopoda* Torr. et *Hilaria mutica* (Bckl.) Benth.), mais inférieures à celles estimées par Wright et Dobrenz (1973) pour différentes lignées d'*Eragrostis lehmanniana* Nees (entre 5.62 et 7.41 g MS/kg d'eau transpirée, suivant les lignées).

I.3.3. Efficacités de conversion du PAR intercepté en production brute, nette aérienne, et nette totale (ϵ_g , ϵ_{an} et ϵ_n)

Les simulations du modèle sur ces trois années de pluviométrie contrastées ont permis d'étudier les efficacités de conversion du PAR intercepté en biomasse. Les efficacités de conversion en production brute, nette totale et nette épigée ont été estimées à différents pas de temps, et les effets sur ces efficacités des principaux facteurs environnementaux (stress hydrique, température) et phénologiques (âge, allocations des assimilats entre les différents compartiments de la plante, ...) ont été quantifiés. Ces travaux et résultats sont présentés dans un article soumis pour publication à « *Remote Sensing of Environment* » (Annexe II).

Les principales conclusions de cette étude sont :

- Les estimations des GPP ou des NPP de ces prairies semi-arides pérennes, à un pas de temps annuel, basées uniquement sur des données de télédétection en utilisant des valeurs fixes d'efficacité de conversion ne seraient pas fiables en raison des importantes variations temporelles de ces efficacités.
- L'estimation de ANPP au pas de temps annuel semble moins influencée par les facteurs environnementaux, alors que pour des pas de temps plus courts, les estimations de GPP, NPP et ANPP sont délicates.
- La quantification des effets environnementaux a montré que le stress hydrique était le facteur prépondérant responsable pour une large part des variations temporelles des efficacités. Une relation presque linéaire a été observée entre le facteur de stress hydrique et le ratio AET/PET. Ceci pourrait rendre possible l'estimation du facteur de stress hydrique à l'aide de températures de surface ou d'indices dérivés de l'infrarouge thermique obtenus par télédétection dans le but d'améliorer l'estimation de GPP et NPP.

I.3.4. Conclusions sur l'évaluation du modèle et améliorations envisagées

Les simulations effectuées sur une durée de deux ans et demi sans interruption montrent le bon comportement général du modèle, et sa stabilité sur des périodes pluri-annuelles.

Les variations du contenu en eau des différentes couches de sol sont correctement reproduites, excepté quelques petits « décrochages » probablement liés à la non prise en compte du ruissellement.

Les variations de biomasse aérienne en réponse à la disponibilité en eau et aux autres conditions météorologiques sont en accord avec les mesures. En particulier, les pics de biomasse simulés et estimés pendant les « monsoon season » sont très similaires. De moins bons résultats sont obtenus pour la petite saison printanière, où le modèle semble surestimer la production, en particulier pour des printemps exceptionnellement humides.

Les comparaisons des sorties du modèle -ou d'efficiences calculées à partir des simulations- avec des résultats présentés dans la littérature ont permis de vérifier la cohérence des simulations.

La simulation du ruissellement est l'une des améliorations à envisager. Une prise en compte des particularités physiologiques de la plante au printemps, qui conduisent à une plus faible production en réponse aux précipitations, serait aussi souhaitable. Cependant, compte tenu que la production printanière ne représente en moyenne que 10% de la production annuelle (Cable, 1975), une approche simple pourrait être envisagée.

II. VALIDATION DU MODELE DE REFLECTANCE

Dans cette partie, le modèle de réflectance est mis en œuvre indépendamment du modèle de fonctionnement hydrique et carboné des prairies, en utilisant en entrée :

- les LAI_g estimés à partir des mesures de biomasse et de surface spécifique,
- les recouvrements par la végétation P_{st} estimés selon l'Equation 2-78 à partir des estimations des densités de touffes D_t et de leur rayon moyen r ,
- les distributions angulaires des feuilles LAD mesurées et présentées dans le chapitre précédent (distribution sphérique),
- les paramètres du modèle SOILSPECT obtenus par inversion du modèle à partir des mesures de BRDF sur sol nu.

II.1. Propriétés optiques des feuilles

Tous les paramètres d'entrée du modèle de réflectance sont donc connus, à l'exception des paramètres du modèle PROSPECT de simulation des propriétés optiques des feuilles, qui n'ont pu être mesurées sur le terrain.

Rappelons que les paramètres d'entrée de PROSPECT sont la concentration en chlorophylle a et b, C_{ab} ($\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$), l'épaisseur équivalente en eau de la feuille, C_w (cm), et le paramètre N caractérisant la structure interne des feuilles. En absence de données concernant la valeur de ces paramètres pour les graminées des « shortgrass prairies », nous avons utilisé les valeurs données par Jacquemoud (1992 ; p.32) pour le blé vert (Tableau 4-3).

Tableau 4-3 : Valeurs données aux paramètres d'entrée de PROSPECT

Paramètre	C_a	C_b	C_{ab}	C_w	N
Unité	$\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$	$\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$	$\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$	cm	
Valeur	34.04	10.38	44.42	0.0144	1.2572

Les réflectances hémisphériques et les transmittances des feuilles (respectivement ρ_l et τ_l) simulées par PROSPECT à partir de ces paramètres, entre 400 et 1200 nm, sont présentées en Figure 4-10. Nous avons également représenté les bandes spectrales « rouge » et « PIR » de TM (et de l'exotech). Pour ces bandes, les valeurs moyennes de ρ_l et τ_l sont respectivement 0.058 et 0.057 (rouge) et 0.422 et 0.538 (PIR).

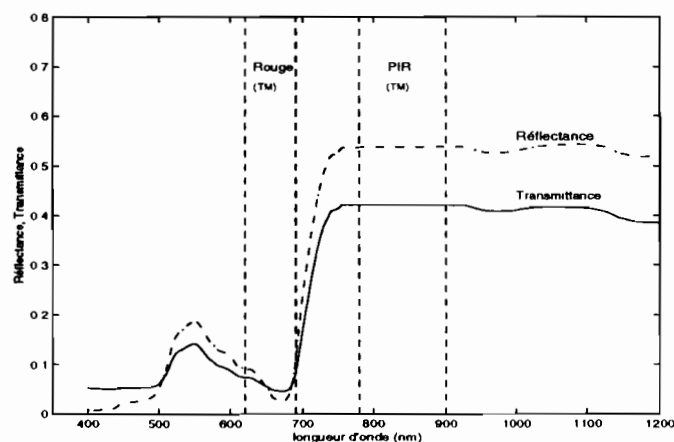


Figure 4-10 : Simulations par PROSPECT des transmittances et réflectances hémisphériques des feuilles

II.2. Comparaison des réflectances bidirectionnelles simulées et mesurées

Nous avons vu dans le chapitre III qu'après ajustement de ses paramètres, le modèle SOILSPECT permettait de reproduire très fidèlement la BRDF du sol nu (figure 3-16). Or, compte tenu des faibles recouvrements par la végétation verte, le signal du couvert est toujours très fortement influencé par celui du sol. La capacité du modèle à reproduire les réflectances observées dans différentes configurations d'éclairement et de visée dépend en grande partie du modèle de réflectance du sol nu.

A Zapata, le pic de LAI vert a été atteint au jour 239 (LAI_g de 0.32 ; Figure 4-12). C'est aussi pour ce jour que les contrastes entre la réflectance du couvert et celle du sol nu sont les plus importants. Les BRDF, NDVI et SAVI simulés et observés au jour 239 sont comparés en Figure 4-11. Ces simulations ont été effectuées avec une densité de touffes D_t égale à 43 touffes/m², estimée à partir de l'Equation 3-2 et des estimations de biomasses racinaires vivantes ($B_r \approx 450$ g MS/m²). Cette valeur de D_t est proche des estimations obtenues à partir de comptages sur 5 placettes de 1 m² (41 touffes/m² ; Luquet, 1997). Le recouvrement par la végétation, P_{st} estimé selon l'Equation 2-78 est de 0.27 (rayon moyen des touffes $r = 4.5$ cm ; cf. chapitre précédent).

La Figure 4-11 met en évidence des hot-spot peu marqués, ce qui peut s'expliquer dans le cas des mesures par l'important angle d'ouverture de l'Exotech (15°), et dans le cas des simulations par sa non prise en compte. Cette figure montre aussi que pour les angles solaires inférieurs à 45°, la BRDF est très bien simulée par le modèle quelque soit l'angle d'observation (compris entre -45° et +45°). Par contre pour des angles solaires supérieurs à 45°, la réflectance du PIR est sous-estimée, celle du rouge est surestimée, d'où une sous-estimation des indices NDVI et SAVI. Ces différences pourraient résulter de la non prise en compte des ombres sur le sol nu : les différences s'accroissent avec l'angle solaire, car la proportion de sol à l'ombre augmente.

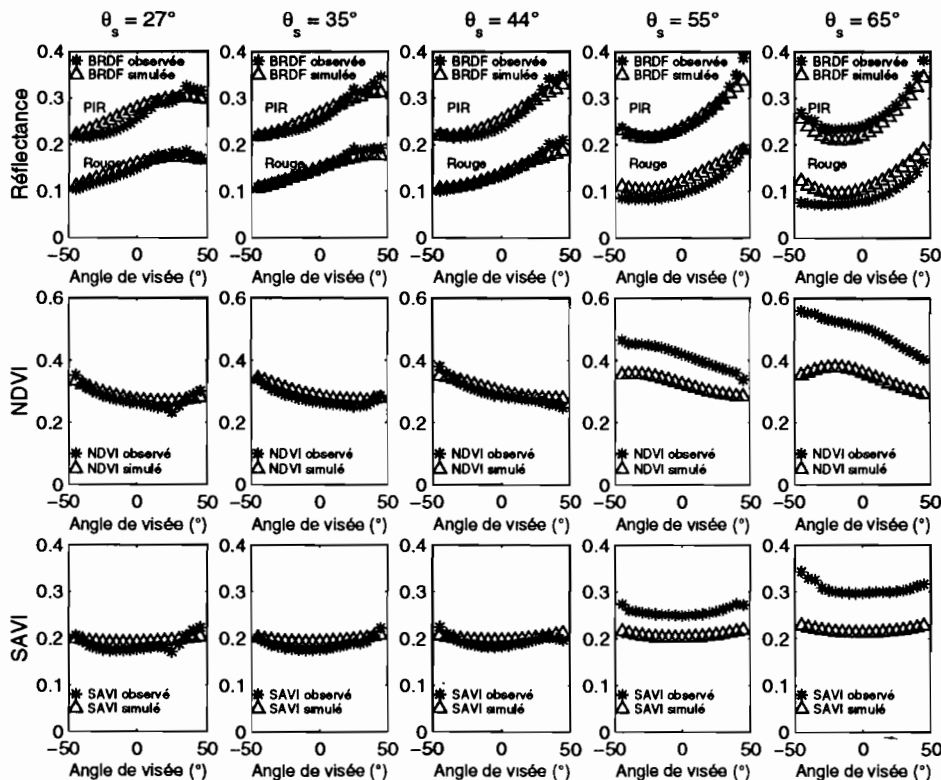


Figure 4-11 : Comparaison des BRDF simulées et observées (site Zapata, jour 239 ; 1997)

II.3. Comparaison des réflectances simulées et mesurées le long des transects

Les profils temporels des LAI_g estimés sur le site Zapata en 1997 sont présentés en Figure 4-12. Ces estimations sont utilisées en entrée du modèle de réflectance. Les simulations effectuées à $\theta_s=20^\circ$ et $\theta_v=0^\circ$ sont comparées aux profils temporels des réflectances mesurées (même figure) le long de transects ($\theta_v=0^\circ$) à Zapata, et aux NDVI et SAVI estimés. Si l'on fait exception du jour 273 - pour lequel les mesures ont été effectuées pour un angle solaire θ_s de 44.5° , et qui présente des écarts types importants- on constate que les profils temporels simulés et observés sont similaires.

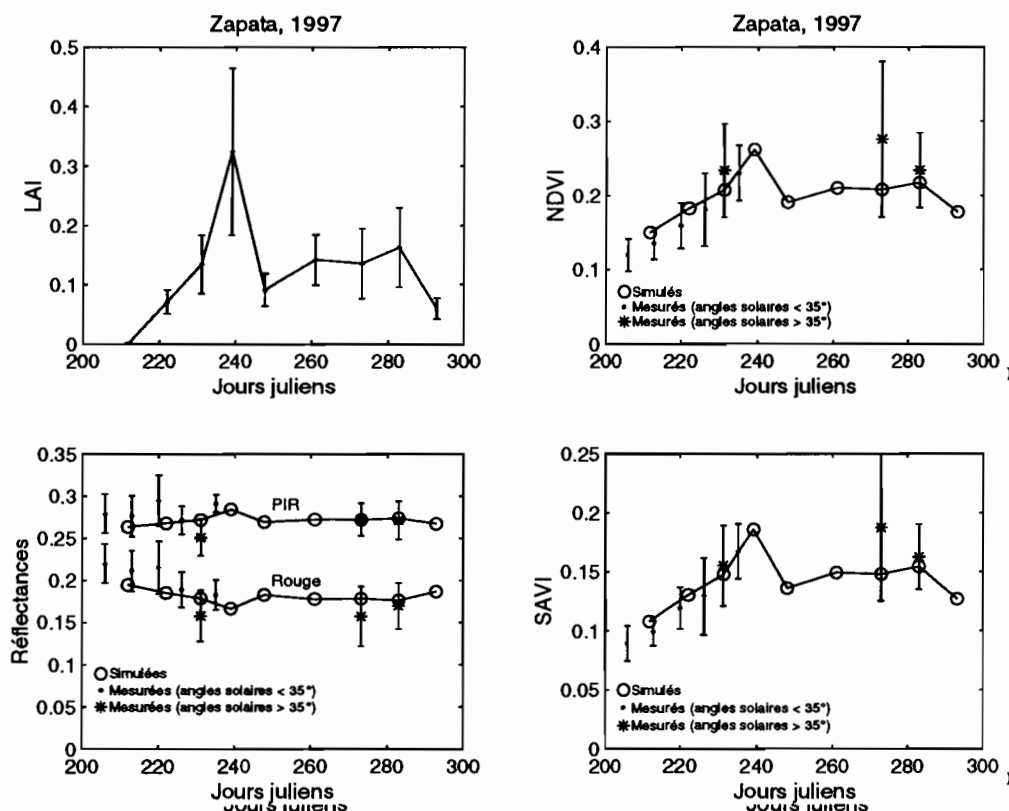


Figure 4-12 : Comparaison des profils temporels des réflectances simulées et mesurées (site Zapata, 1997)

Les résultats présentés en Figure 4-13 concernent le site Kendall. Les LAI_g utilisés en entrée du modèle ont été estimés à partir des mesures de biomasse épigées, et des surfaces spécifiques (SLA_g) calculées selon l'Equation 3-3. La densité de touffes D_t a été estimée à partir de l'Equation 3-2 et des estimations de biomasse racinaire de Cox et al., 1986 (615 g MS/m^2 d'où $D_t = 49 \text{ touffes/m}^2$). Cette valeur de D_t conduit à un recouvrement par la végétation, P_{st} de 0.31 (Equation 2-78 et rayon moyen des touffes $r = 4.5 \text{ cm}$). Les simulations de réflectance sont effectuées exactement dans les mêmes configurations géométriques d'éclairement et de visée que les mesures. Cette figure montre la capacité du modèle à simuler correctement les NDVI et SAVI.

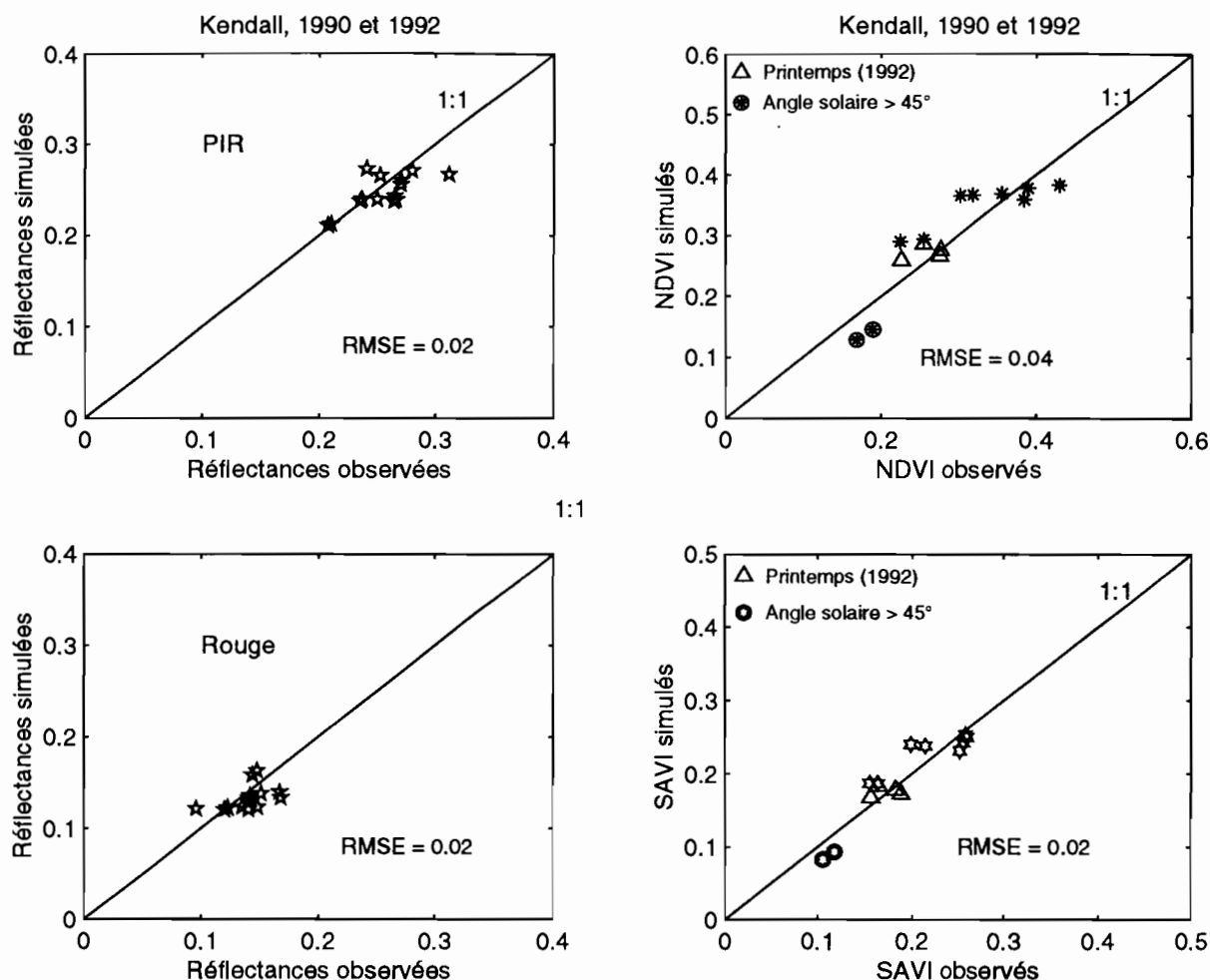


Figure 4-13 : Comparaison des réflectances simulées et mesurées sur le site Kendall en 1990 et 1992

II.4. Conclusions

Les résultats montrent que le modèle de réflectance, malgré sa simplicité, permet de simuler avec succès la réflectance bidirectionnelle du couvert, tant que les angles solaires ne sont pas trop importants ($< 45^\circ$).

Les principales raisons qui pourraient être avancées pour expliquer ce succès sont :

- d'une part, une bonne prise en compte de la BRDF du sol nu grâce au modèle SOILSPECT. Compte tenu des faibles recouvrements par la végétation, son influence sur le signal composite est toujours importante ;
- d'autre part la prise en compte -de manière simple- de « l'effet de touffe » (« clumping effect ») : l'influence du « clumping » sur l'interception du rayonnement a clairement été démontrée dans le chapitre précédent. Luquet et al. (1998 ; annexe III), en appliquant le modèle ART sur des maquettes tridimensionnelles des prairies, ont montré que SAIL surestimait de manière importante les NDVI. Des simulations effectuées avec SAIL sans prendre en compte la structure en touffe du couvert (P_{st} est fixé à 1) sont comparées avec les mesures du site Kendall en Figure 4-14 : dans ce cas, les NDVI et SAVI sont surestimés de 28 et 26% respectivement.

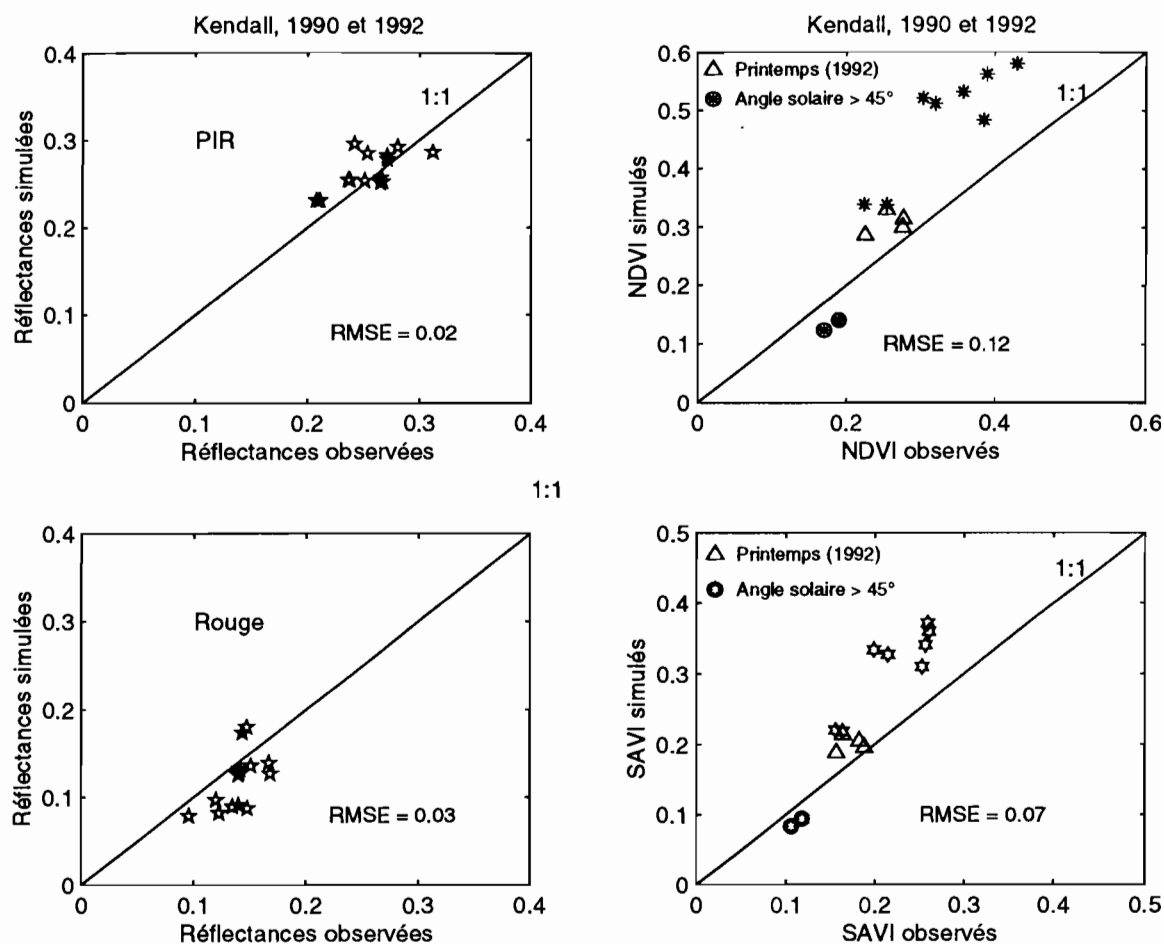


Figure 4-14 : Comparaison des réflectances simulées avec SAIL (sans prise en compte du «clumping effet») et des réflectances mesurées (site Kendall, 1990 et 1992)

Quant aux limites du modèle, elles sont surtout liées à la non prise en compte des ombres sur le sol nu, dont l'influence ne peut plus être négligée pour des angles θ_s importants. Lorsque θ_s devient supérieur à 45° , les NDVI sont sous-estimés par le modèle.

CHAPITRE 5

TEST D'ASSIMILATION DE DONNEES RADIOMETRIQUES DE TERRAIN

I. INTRODUCTION

L'évaluation, au niveau du site, du modèle de fonctionnement des « shortgrass prairie » a montré ses capacités à simuler leur bilan hydrique et carboné sur des périodes pluri-annuelles. Se pose maintenant le problème de la « spatialisation » du modèle qui conditionne son intérêt vis à vis d'applications potentielles.

Dans ce chapitre, nous étudions des possibilités d'utilisation de données radiométriques courtes longueur d'onde pour recalibrer et réinitialiser le modèle de fonctionnement. Les tests de recalibration / réinitialisation sont effectués au niveau du site (Kendall) avec les données radiométriques de terrain acquises sur les transects en 1990 et 1992. Tester l'assimilation au niveau du site nous a semblé primordial avant de passer à l'échelle d'observation des satellites.

Rappelons que dans une stratégie d'assimilation, les valeurs des paramètres et/ou conditions initiales inconnus et choisis pour être recalibrés et/ou réinitialisés sont recherchées en comparant des signaux radiométriques observés avec des signaux radiométriques simulés dans les mêmes configurations géométriques d'éclairement et de visée. La méthode suppose donc que le modèle « couplé » de fonctionnement et de réflectance soit en mesure de reproduire les observations radiométriques lorsqu'il est correctement paramétré et initialisé.

- Nous commencerons donc cette étude en validant le modèle «couplé», sachant que dans le chapitre précédent le modèle de réflectance est testé indépendamment du modèle de fonctionnement.
- Dans un deuxième temps, nous identifierons les paramètres du modèle et conditions initiales qui nous semblent les plus critiques pour la spatialisation du modèle, et qui seront concernés par ces tests de recalibration / réinitialisation.
- Dans une troisième étape, les résultats de l'assimilation sont évalués en comparant les biomasses simulées après assimilation avec celles mesurées. Nous étudions en particulier l'effet de la position dans le temps des observations radiométriques prises en compte, ainsi que les conséquences que peuvent avoir des erreurs du modèle de production sur les résultats de l'assimilation.

II. VALIDATION DU MODELE COUPLE DE FONCTIONNEMENT ET DE REFLECTANCE

Dans le chapitre précédent, les simulations de BRDF et d'indices de végétation sont effectuées en utilisant, en entrée du modèle de réflectance, les LAI_g estimés et une densité de touffe fixe.

Les résultats présentés en Figure 5-1 sont ceux obtenus après « couplage » du modèle de réflectance et du modèle de production. Dans ce cas, les LAI_g utilisés en entrée du modèle de réflectance sont ceux simulés par le modèle de production, et les densités de touffe, D_t , sont estimées à partir des biomasses racinaires simulées (Equation 3-2). Les simulations sont effectuées exactement dans les mêmes configurations géométriques d'éclairement et de visée que les mesures.

Globalement, un bon accord est observé entre indices de végétation simulés et indices de végétation observés. On peut cependant noter qu'au printemps 92, les surestimations de la biomasse aérienne vivante, B_{ag} , et de LAI_g se répercutent sur les réflectances conduisant à une surestimation des indices de végétation. L'effet d'une telle surestimation sur les résultats de l'assimilation sera évalué dans les paragraphes suivants.

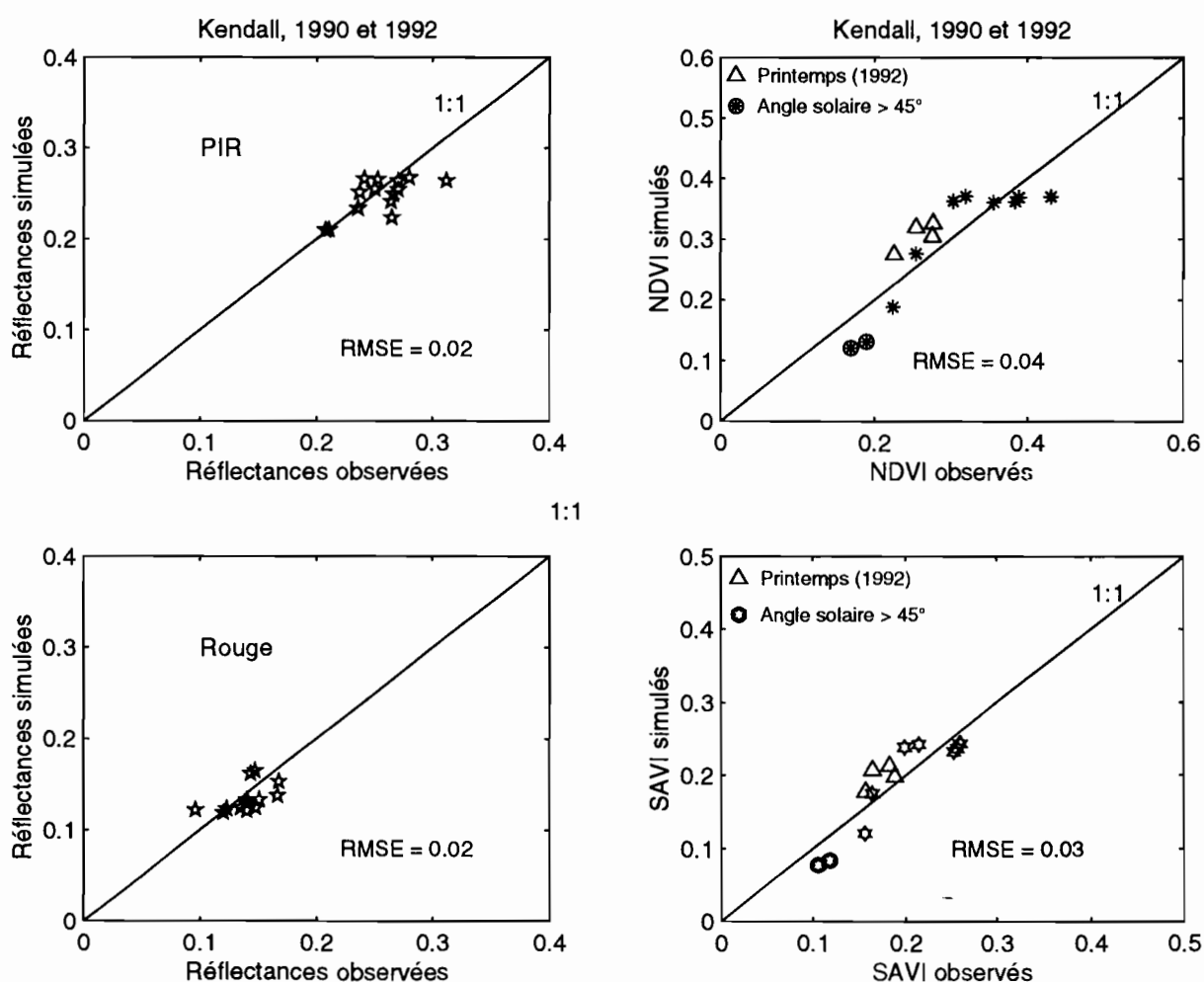


Figure 5-1 : Comparaison des réflectances simulées par le modèle couplé de fonctionnement et de réflectance, et des réflectances mesurées

III. CHOIX DES PARAMETRES / CONDITIONS INITIALES A RECALIBRER / REINITIALISER

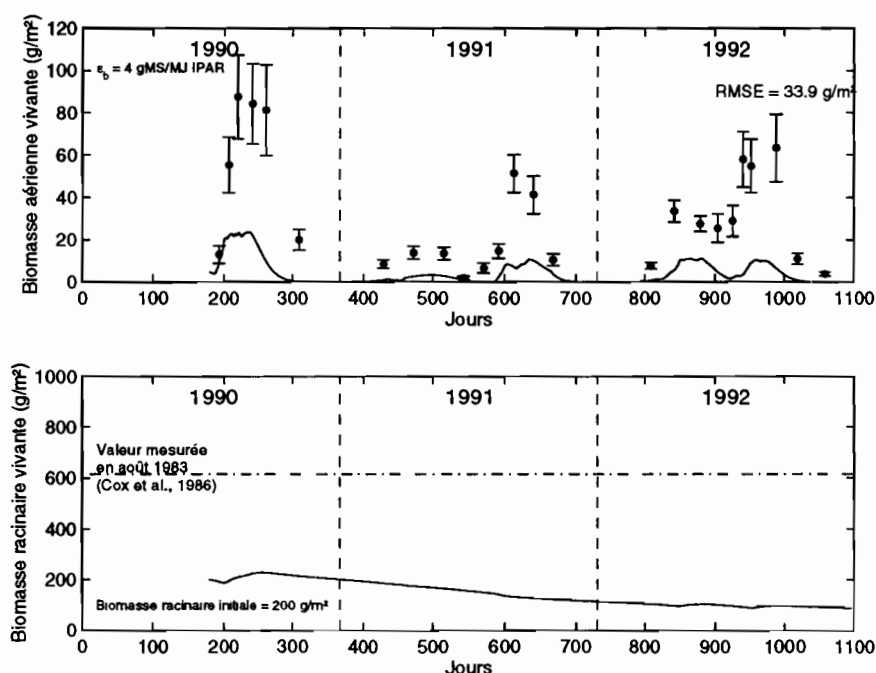
Les paramètres et conditions initiales à prendre en compte sont ceux qui sont critiques pour la spatialisation du modèle de fonctionnement, à savoir ceux (cf. Chapitre I) : (i) auxquels le modèle est très sensible, (ii) qui sont variables spatialement, et (iii) qui ne sont pas (ou difficilement) accessibles aux échelles auxquelles sera appliqué le modèle.

Suite à une étude de sensibilité, un paramètre et une condition initiale ont été identifiés comme répondant à l'ensemble de ces critères : l'efficacité de conversion maximale, ϵ_{bmax} et la biomasse racinaire initiale, B_r initiale.

ϵ_{bmax} varie en fonction de différents facteurs, en particulier la richesse en éléments nutritifs du sol. Sa valeur théorique maximale est de l'ordre de 8.3 g MS/MJ IPAR, tandis que ses gammes de variations sont peu connues pour les « shortgrass ecosystems ».

La biomasse racinaire vivante varie à la fois spatialement et temporellement. Suivant les sites, les années, et la période à laquelle débuteraient les simulations, on peut s'attendre à une large gamme de variations, comme le montrent les valeurs reportées dans la littérature (e.g. Sims et Singh, 1978) (bien qu'une part des différences soit liée aux méthodes d'estimation utilisées).

Des simulations effectuées sur le site Kendall avec différentes combinaisons de ϵ_{bmax} et de biomasse racinaire initiale sont présentées en Figure 5-2. Elles montrent la sensibilité importante du modèle à cette condition initiale et à ce paramètre, et permet d'apprécier les erreurs qui seraient commises par une méconnaissance de leur valeur.



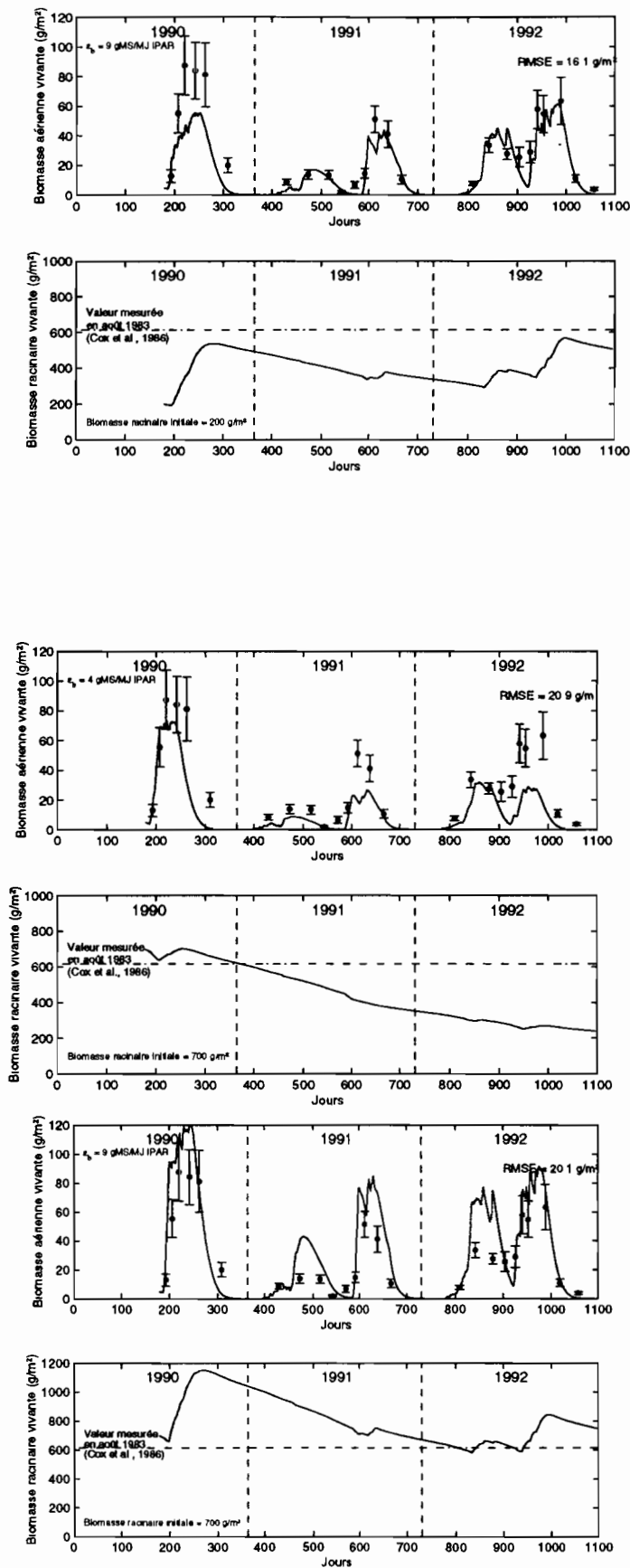


Figure 5-2 : Comparaison des biomasses aériennes simulées avec différentes combinaisons de ϵ_{bmax} et de biomasse racinaire initiale, et des biomasses aériennes mesurées (site Kendall, Arizona).

III.1. Méthodologie pour l'assimilation et choix de l'algorithme de minimisation

L'ensemble de la méthodologie testée est présentée en figure 5-3. Le modèle « couplé » simule les réflectances pour les mêmes configurations géométriques d'éclairement et de visée que les observations. A partir des réflectances simulées, les NDVI sont calculés et comparés aux NDVI mesurés. Le couple $[\varepsilon_{\max}, B_r \text{ initiale}]$ qui minimise la somme du carré des différences entre NDVI mesurés et NDVI simulés est recherché itérativement avec un algorithme de minimisation basé sur la méthode « simplex » (Nelder et Mead, 1965).

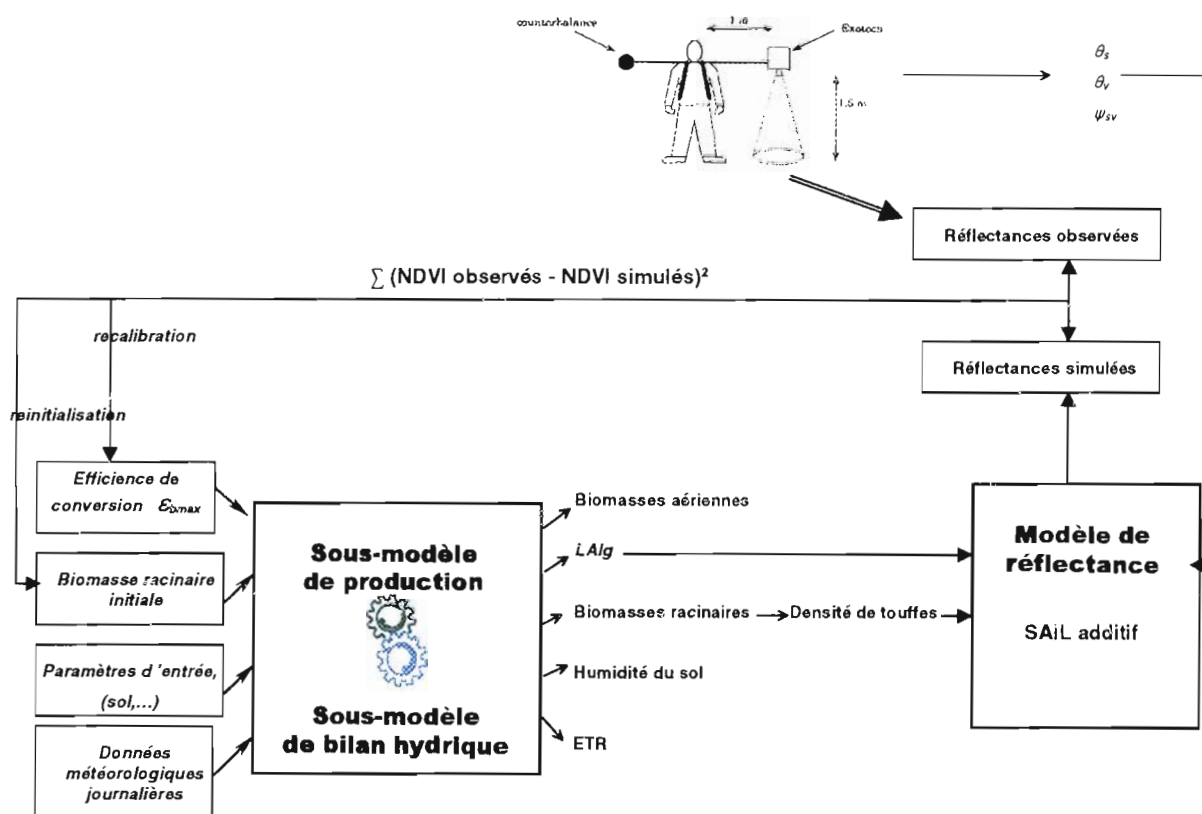


Figure 5-3 : Représentation schématique de la méthodologie pour l'assimilation des données radiométriques de terrain

III.2. Résultats

Les données radiométriques utilisées pour tester l'assimilation sont celles acquises au nadir sur les transects, en 1990 pendant la « monsoon season » et pendant les deux saisons de croissance en 1992 (aucune donnée n'est disponible en 1991).

Dans un premier temps, l'assimilation est testée en utilisant uniquement les observations de 1990. Les résultats obtenus (biomasses simulées après assimilation et valeur ajustée de ϵ_{bmax} et de la biomasse racinaire initiale) sont présentés en Figure 5-4 (les dates des observations radiométriques sont indiquées par les triangles).

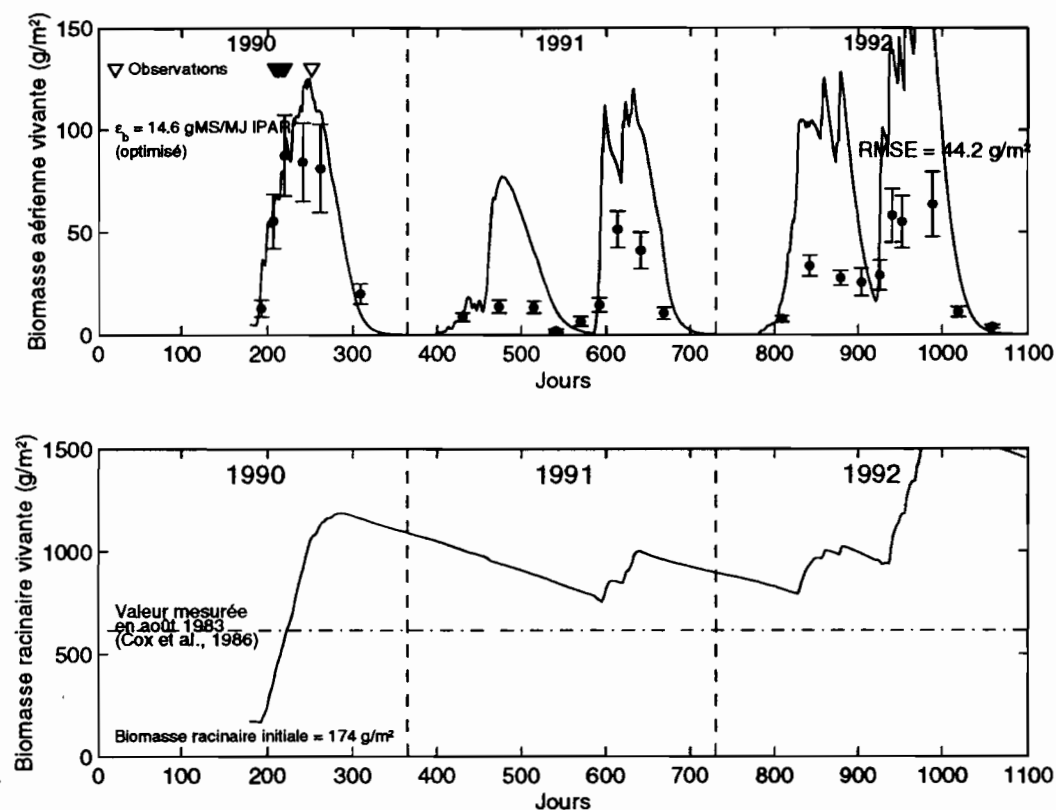


Figure 5-4 : Comparaison des biomasses simulées et mesurées après assimilation des données radiométriques rouge et PIR mesurées en 1990 (dates d'acquisition : jours 209, 212, 213, 217, 220, 252 ; site Kendall, Arizona).

La figure 5-4 montre que les résultats obtenus sont très décevants. Bien que les biomasses aériennes simulées pendant l'année 90 soient relativement proches de celles mesurées (malgré une surestimation du pic de biomasse), les biomasses simulées les années suivantes sont très fortement surestimées. D'autre part, la valeur ajustée de ϵ_{bmax} (14.6 g MS/MJ IPAR) est très supérieure à sa valeur théorique maximale, et celle de B_r initiale est très faible (174 g MS/m²). Cette valeur aberrante de ϵ_{bmax} est responsable des très fortes surestimations de biomasse les années suivantes.

Les RMSE (entre NDVI simulés et NDVI mesurés en 1990) calculées pour différentes combinaisons du couple [ϵ_{bmax} , B_r initiale] sont présentés en Figure 5-5. Cette figure révèle l'existence d'un espace de solutions relativement important, formant une « vallée » partant de couples ayant des ϵ_{bmax} élevées et des B_r initiales faibles, vers des couples ayant au contraire des ϵ_{bmax} très faibles et des B_r initiales élevées, tandis que des couples intermédiaires sont caractérisés par des valeurs réalistes de ϵ_{bmax} et B_r initiale. On se trouverait donc en situation d'équifinalité.

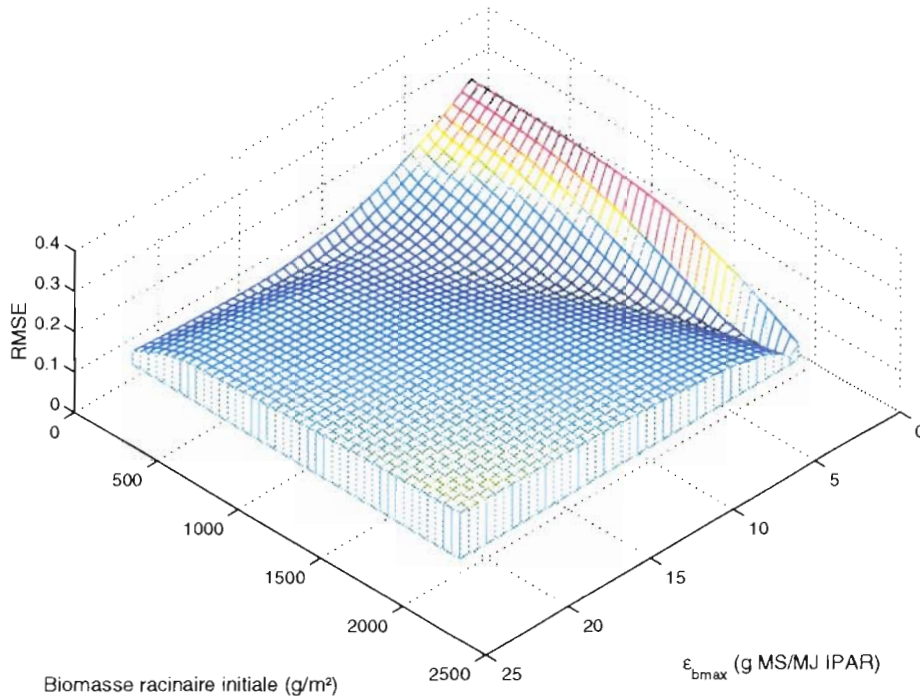


Figure 5-5 : RMSE (entre NDVI simulés et NDVI mesurés en 1990) calculées pour différentes combinaisons du couple $[\epsilon_{bmax}, B_r \text{ initiale}]$

Avant de tirer des conclusions hâtives, on peut noter que les observations radiométriques utilisées sont peu nombreuses (6), et mal réparties (4 observations entre les jours 209 et 217, puis 2 seulement ensuite), et que des observations plus nombreuses et mieux distribuées dans le temps pourraient améliorer les résultats. Le nombre de mesures est cependant limité par la durée très faible du cycle de croissance (environ 45 jours entre le redémarrage et le pic de biomasse, en moyenne).

Il ne faudrait donc pas écarter le risque, qu'en assimilant des données obtenues pendant une seule saison, on puisse obtenir de « bonnes simulations » (pour l'année en question) avec un couple $[\epsilon_{bmax}, B_r \text{ initiale}]$ ayant des valeurs aberrantes.

Par contre, on peut s'attendre à ce que les couples aberrants soient rejetés si des données radiométriques obtenues la ou les année(s) suivante(s) sont utilisées. Car le couple de valeurs est composé d'un paramètre (fixe pour toute la durée de la simulation) et d'une condition initiale (la valeur initiale d'une variable). Dans ce cas de figure, la biomasse racinaire initiale, même si elle est aberrante au début de la première année de simulation, va tendre vers une valeur plus réaliste en début de deuxième année. En effet, en raison du système d'allocation vers les racines (basé sur un équilibre entre partie aérienne et racinaire), la biomasse racinaire en fin de saison de première année de simulation sera principalement déterminée par le pic de biomasse aérienne de cette même année. Les simulations de la deuxième année seront de ce fait menées avec une biomasse racinaire possible et une efficacité de conversion aberrante, ce qui conduirait à des simulations aberrantes, augmentant ainsi la somme du carré des écarts entre NDVI simulés et mesurés.

L'assimilation est donc testée, dans un deuxième temps, en utilisant les données radiométriques de 1990 et de 1992. Les résultats, présentés en Figure 5-6 montrent que les simulations sont considérablement améliorées, bien qu'elles sous-estiment légèrement les

biomasses produites pendant les « monsoon season », et l'on obtient des valeurs réalistes de ϵ_{bmax} et B_r initiale (respectivement 7.4 g MS/MJ IPAR et 455 g MS /m²).

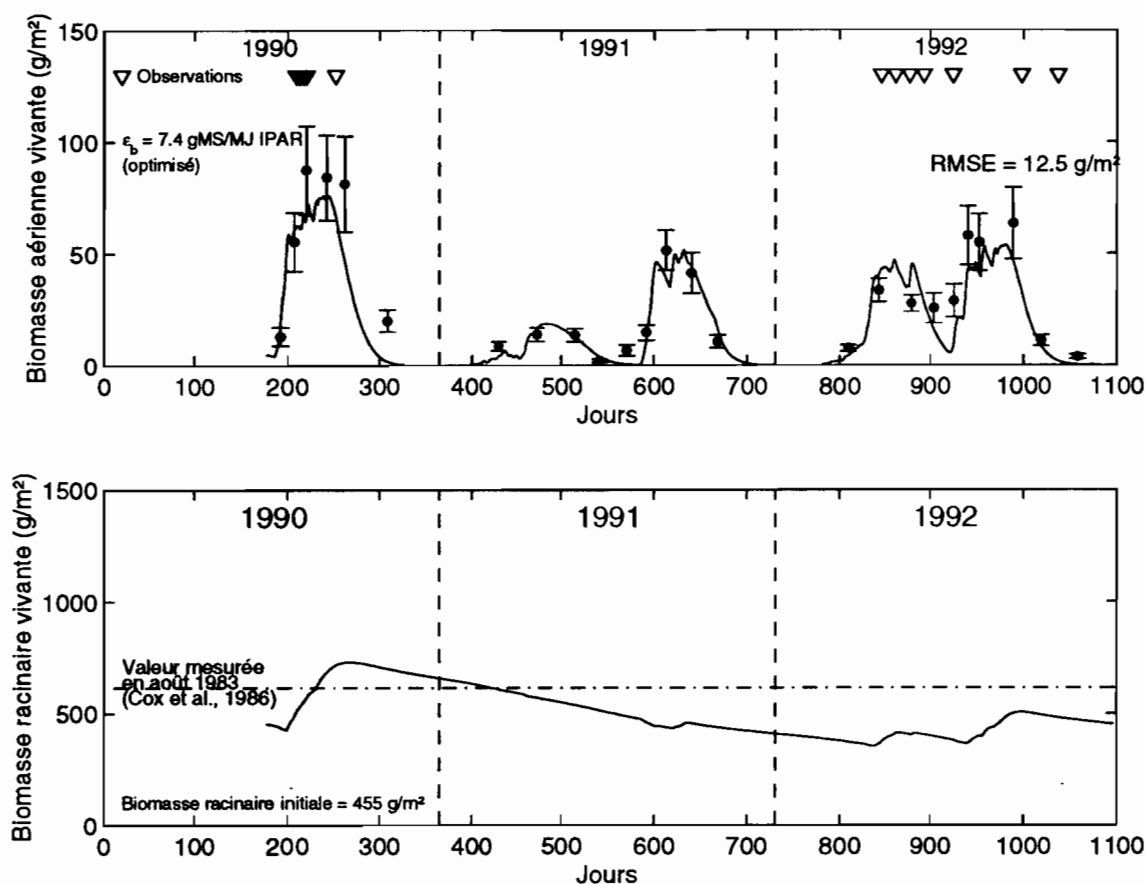


Figure 5-6 : Comparaison des biomasses simulées et mesurées après assimilation de toutes les données radiométriques rouge et PIR mesurées en 1990 et 1992 (site Kendall, Arizona).

Parmi les données radiométriques de 1992, 4 ont été acquises pendant la saison printanière. Or le modèle a tendance à surestimer les biomasses (et les NDVI) pendant cette saison. Afin de pouvoir évaluer l'effet de cette surestimation sur le résultat de l'assimilation, la recalibration / réinitialisation est testée, dans un troisième temps, sans prendre en compte les données radiométriques obtenues pendant la petite saison des pluies (Figure 5-7). Cette fois-ci le modèle ne sous-estime plus les biomasses produites pendant les « monsoon season », et les simulations sont donc encore améliorées.

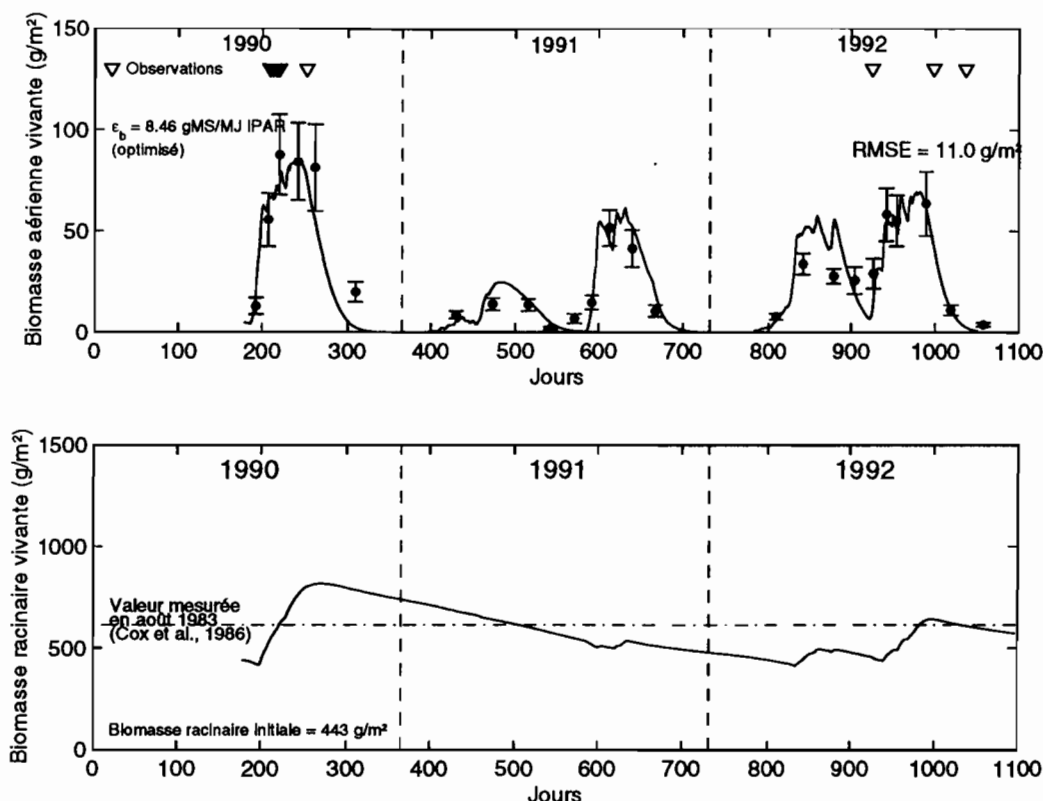


Figure 5-7 : Comparaison des biomasses simulées et mesurées après assimilation des données radiométriques rouge et PIR mesurées pendant les « monsoon season » en 1990 et 1992 (site Kendall, Arizona).

IV. CONCLUSIONS

Les résultats obtenus au niveau du site, avec des données radiométriques de terrain sont très encourageants. Ils montrent qu'un nombre limité de mesures radiométriques, acquises sur 2 « monsoon season », permettent de recalibrer / réinitialiser le modèle de fonctionnement des prairies et d'obtenir ainsi, sur des périodes pluri-annuelles, des simulations d'humidité du sol et de la biomasse aérienne en accord avec les observations.

Pour expliquer ce succès, s'il est confirmé sur de nombreux sites, plusieurs raisons peuvent être avancées :

- la première est liée à la prise en compte du compartiment racinaire et la manière dont sont simulées les allocations vers les racines : l'hypothèse sur laquelle se base le calcul des allocations est celle d'un équilibre entre compartiments aériens et racinaires (Thornley, 1972 ; Hanson et al., 1988 ; Körner, 1991). Cette représentation des processus d'allocation (contrôlés par le « root/shoot ratio ») permet de reproduire certaines particularités des prairies et confère une grande cohérence et stabilité au système. L'une des particularités, très bien simulée par le modèle, est l'effet d'inertie dont est responsable le système racinaire : Cable (1975) a montré qu'en Arizona, la production aérienne des prairies pendant une « monsoon

season » était non seulement fortement corrélée aux précipitations de la saison en cours, mais également à celles de la « monsoon season » précédente, en raison du stockage d'hydrates de carbone dans le système souterrain. Selon Hyder et al. (1975), la production de l'année en cours serait même corrélée aux précipitations des deux « monsoon season » précédentes tandis que Webb et al. (1978) et Lauenroth et Sala (1992) montrent des décalages de plusieurs années (3 ans).

Vis à vis de l'assimilation, la prise en compte du système racinaire et d'une allocation basée sur la notion d'équilibre entre système aérien et racinaire assure une certaine robustesse si les données radiométriques utilisées sont acquises sur deux (ou plusieurs) « monsoon season ».

- La deuxième raison est liée aux capacités du modèle de réflectance à reproduire correctement le signal radiométrique, d'une part par la prise en compte d'un modèle adéquat de BRDF du sol nu (SOILSPECT), mais aussi par la prise en compte de l'hétérogénéité du couvert. Des simulations présentées au chapitre précédent et les travaux de Luquet et al. (1998) ont montré à quel point des modèles conçus pour des couverts homogènes tels que SAIL étaient inadaptés pour ce type de couvert. Or les résultats de l'assimilation sont directement dépendants de la capacité du modèle de réflectance à reproduire les signaux radiométriques. La prise en compte de l'hétérogénéité n'est cependant pas un problème facile, car des paramètres structuraux particulièrement importants (tels que la densité de touffes) sont fortement variables spatialement, comme l'ont montré les données expérimentales, et même temporellement sur des périodes pluri-annuelles. Les résultats présentés dans le chapitre III montrent que négliger les variations des densités de touffes peut conduire à d'importantes erreurs sur les simulations des transferts radiatifs. Les données expérimentales mettent aussi en évidence des relations entre densité de touffe et capacité de production d'un site. Dans le modèle présenté, les densités de touffes sont calculées en fonction des biomasses racinaires, renforçant ainsi le couplage entre modèle de production et de réflectance, et permettant la prise en compte de ce paramètre structural pour la simulation du signal radiométrique.

Une prochaine étape consistera à vérifier, sur de nombreux sites, la reproductibilité des résultats obtenus, avec des jeux de données acquis sur des périodes pluri-annuelles. Au Mexique, les variables météorologiques n'ont malheureusement pas été mesurées en 1996. Le suivi météorologique a débuté en 1997, et les mesures acquises par l'ORSTOM et le CIDESON en 1998 seront bientôt disponibles, tandis qu'une troisième année de mesures est prévue en 1999.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Rappelons que l'objectif de cette étude était de développer un modèle de fonctionnement hydrique et carboné des prairies semi-arides à graminées pérennes («shortgrass ecosystem») du Nord-ouest du Mexique, Sud-ouest des Etats-Unis, et de tester la faisabilité d'utiliser des données radiométriques mesurées dans les domaines du visible/PIR pour ajuster des paramètres ou conditions initiales du modèle qui sont critiques pour sa spatialisation ; et ceci dans la perspective d'utiliser des données satellitaires pour la spatialisation du modèle.

Les principaux résultats de ces travaux peuvent se résumer de la façon suivante :

- Dans un premier temps, le modèle de fonctionnement des prairies a été développé. Ce modèle, conformément aux contraintes liées aux objectifs de spatialisation, ne nécessite qu'un nombre limité de paramètres et variables d'entrée (granulométrie du sol, et données météorologiques journalières standards). Des paramètres importants du modèle tels que les coefficients d'extinction du rayonnement dans la canopée, ont été estimés au cours de deux expérimentations au Sonora. Le modèle a ensuite été appliqué sur une période ininterrompue de 3 années (1990-1992) sur un site en Arizona. Les biomasses épigées et les humidités du sol simulées ont été comparées à des mesures acquises au cours de ces 3 années. Ces comparaisons ont permis de valider le modèle et de vérifier sa stabilité sur des périodes pluri-annuelles (cf article I en annexe I).
- Les simulations du modèle ont par ailleurs été utilisées pour étudier les efficacités de conversion du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) intercepté par ces prairies. Les efficacités de conversion en production brute, nette totale et nette épigée ont été estimées à différents pas de temps, et les effets sur ces efficacités des principaux facteurs environnementaux (stress hydrique, température) et phénologiques (âge, allocations des assimilats entre les différents compartiments de la plante, ...) ont été quantifiés (cf article II en annexe II). Cette étude a montré les fortes variations temporelles des efficacités, et les conséquences de telles variations sur les estimations de la GPP, NPP ou ANPP à partir de données satellitaires et du modèle paramétrique de Monteith ont été discutées.
- Le modèle de fonctionnement des prairies a été couplé avec un modèle de réflectance prenant en compte l'hétérogénéité du couvert, dans le but de tester l'approche consistant à utiliser des données radiométriques courtes longueurs d'onde pour ajuster la valeur de paramètres ou conditions initiales critiques pour la spatialisation du modèle. Ce couplage a permis de simuler avec succès la réflectance des prairies.
- Suite à une étude de sensibilité du modèle de fonctionnement, une condition initiale (biomasse racinaire initiale) et un paramètre (efficacité de conversion maximale) ont été identifiés pour être réinitialisée et reparamétré lors de la procédure d'assimilation des données radiométriques. L'assimilation a ensuite été testée avec des données radiométriques de terrain. Des résultats encourageants ont été obtenus.

Après vérification de la reproductibilité des résultats obtenus sur de nombreux sites, l'étape suivante serait une **étude de sensibilité approfondie** du modèle et de l'assimilation. Comment les erreurs sur les entrées, sur les paramètres du modèle, et sur les observations radiométriques se propagent-elles dans le modèle et quelles sont leurs conséquences sur le résultat de l'assimilation ? Des études plus complètes sur l'effet du nombre d'observations utilisées, et de leur position dans le temps devraient être réalisées en relation avec l'étude de sensibilité.

L'**algorithme de minimisation** utilisé, basé sur la méthode simplex, ne permet pas la prise en compte des incertitudes sur les observations, et sur les paramètres ou conditions initiales ajustés. Des méthodes beaucoup plus robustes, telles que le filtrage non linéaire (e.g. filtre de Kalman étendu) permettant une réactualisation en temps réel du modèle, chaque observation réduisant les erreurs standards des paramètres et des états, devraient donc être testées.

Lors du **passage aux échelles d'observation satellitaire**, de nouveaux éléments devront être pris en compte :

- spatialisation des données d'entrée du modèle de fonctionnement,
- prise en compte du pâturage,
- corrections géométriques et atmosphériques des données satellitaires.

La manière dont sera pris en compte chacun de ces éléments dépendra avant tout des applications envisagées, des échelles auxquelles on souhaite travailler, et des données satellitaires utilisées.

➤ Les premiers résultats obtenus montrent qu'un nombre limité d'observations radiométriques est suffisant pour calibrer le modèle, à condition qu'elles soient réparties sur deux (ou plus) «monsoon season», ce qui permet d'envisager d'utiliser des **données haute résolution spatiale / basse résolution temporelle** telles que SPOT et LANDSAT.

Or la haute résolution spatiale correspond a priori à l'échelle de prédilection pour l'application du modèle : développé au niveau de la station, le modèle décrit des processus se produisant à l'échelle locale, et c'est donc à cette échelle seulement que sont réellement assurées la validité de ses équations et la signification de ses paramètres.

Cette échelle est aussi la plus adaptée dans une optique de gestion des pâturages. C'est la seule échelle qui permette de prendre en compte le pâturage de manière réaliste : nombreux sont les auteurs qui insistent sur le caractère très inégal du pâturage. Les prélèvements se font de manière sélective sur certaines zones, alors que de larges zones sont en réalité très peu pâturées (e.g. Rice et al., 1983 ; Hanson et al., 1985). Pour une simulation réaliste du pâturage, un ensemble de facteurs doit être pris en compte : comportement des animaux, localisation des zones de fortes productions et compositions floristiques, disposition des clôtures, des blocs de sel, des points d'eau (Parton et Risser, 1980 ; Rice et al., 1983 ; Hanson et al., 1985), la prise en compte de ces différents facteurs se faisant au travers de SIG (Systèmes d'Information Géographique ; Tueller, 1989).

C'est aussi à cette échelle que sont traités d'autres aspects de la gestion des pâturages tels que le ruissellement et l'érosion des sols, et la perspective d'intégrer le modèle de production primaire dans un modèle de gestion des pâturages comprenant un module gérant l'interface prairie/bétail et un module hydrologie de surface-érosion des sols est particulièrement attractive. La prise en compte des interactions entre les différents processus pourrait améliorer l'ensemble des simulations. En particulier, le LAI, la biomasse racinaire et la densité de touffes sont des variables très importantes pour simuler les risques d'érosion. La distribution spatiale de la biomasse permettrait aussi de mieux simuler le parcours des animaux dans les ranchs, qui en retour permettrait une meilleure prise en compte de l'effet du pâturage sur la production primaire.

➤ **Les données satellitaires moyenne résolution spatiale / haute résolution temporelle** (NOAA/AVHRR, SPOT4/VEGETATION) pourraient s'avérer particulièrement intéressantes pour l'application du modèle sur de plus larges échelles. Le pâturage ne pourrait pas être pris en compte de manière détaillée, mais la fréquence élevée des observations radiométriques pourrait améliorer le résultat de l'assimilation. En revanche, en fonction de l'hétérogénéité spatiale du milieu, on sera amené à se poser des questions sur la signification des paramètres obtenus.

➤ **La combinaison de la haute résolution spatiale / basse résolution temporelle, et de la moyenne résolution spatiale / haute résolution temporelle** facilitée par le nouveau satellite SPOT4, est sans doute la solution qui offre les perspectives les plus intéressantes, en particulier pour l'étude des changements d'échelle. La manière dont les paramètres d'un modèle décrivant des processus à l'échelle locale sont moyennés lors du passage à de plus larges échelles est une question clef dans les études de changement d'échelle (Lhomme, 1992 ; Menaut, 1992). Vis à vis de cette problématique, la possibilité de comparer les paramètres obtenus après assimilation de données haute et basse résolution spatiale ouvrirait des perspectives d'étude très intéressantes.

ANNEXES

ANNEXE 1

Article 1 : soumis à « *Agricultural and Forest Meteorology* »

A PROCESS-BASED MODEL FOR DAILY FLUXES OF WATER AND CARBON IN A SHORTGRASS ECOSYSTEM

Nouvellon, Y.,¹ Rambal, S.,² Lo Seen, D.,¹ Moran, M.S.,³ Lhomme, J.P.,⁴ Bégué, A.,¹
Chehbouni, A.G.⁵, Kerr, Y.⁶

¹CIRAD, 34093, Montpellier cedex 5, France

²CEFE, CNRS (UPR 9056) 34293, Montpellier cedex 5, France

³USDA-ARS, Phoenix, Arizona

⁴ORSTOM/CICTUS, Hermosillo, Mexico

⁵ORSTOM/IMADES, Hermosillo, Mexico

⁶CESBIO-CNES, Toulouse, France

RUNNING HEAD: a model for H₂O and C fluxes

KEY WORDS: simulation model, water and carbon fluxes, shortgrass ecosystem, arid environment, SALSA program

ABSTRACT: A process-based model for semi-arid grassland ecosystems was developed. It is driven by standard daily meteorological data and simulates with a daily time step the seasonal course of root, aboveground green, and dead biomass. Water infiltration and redistribution in the soil, transpiration and evaporation are simulated in a coupled water budget submodel. The main plant processes are photosynthesis, allocation of assimilates between aboveground and belowground compartments, shoots and roots respiration and senescence, and litter fall. Structural parameters of the canopy such as fractional cover and LAI are also simulated. This model was validated in southwest Arizona on a semi-arid grassland site.

In spite of simplifications inherent to the process-based modelling approach, this model is useful for elucidating interactions between the shortgrass ecosystem and environmental variables, for interpreting H₂O exchange measurements, and for predicting the temporal variation of above- and belowground biomass and the ecosystem carbon budget.

1. INTRODUCTION

Arid and semi-arid rangelands constitute nearly one third of the earth's land surface (Branson et al., 1972). The broad extent of arid and semi-arid regions and their sensitivity to climatic variations and land-use changes make it imperative to improve our understanding of the hydrologic, atmospheric and ecological interactions and sustainability of these systems. The Semi-Arid Land Surface Atmosphere (SALSA) program was conceived as a long-term, multidisciplinary, monitoring and modelling effort to understand the complex interactions between hydrometeorological, biological and ecological processes occurring in semi-arid areas (Goodrich, 1994). The Upper San Pedro River Basin (USPB) was selected as the focal area for SALSA experiments. It spans the Mexico-US border from Sonora to Arizona and includes such major vegetation types as desert shrubsteppe, riparian communities, grasslands, oak savannah and ponderosa pine woodlands. As part of the integrated SALSA objectives, research is focused on methods for estimating water, carbon and energy balance of semi-arid rangelands over large areas. One of the objectives is to develop coupled soil-vegetation-atmosphere (SVAT) and plant growth models that can assimilate remote sensing data (Goodrich et al., 1998) to scale up local results to the landscape or regional scale.

Such an approach requires that any plant growth model realistically describes temporal variability in the amount of live and dead aboveground biomass, Leaf Area Index (LAI), and percent cover. This information is necessary to account for the influence of the vegetation canopy on the boundary layer (Lo Seen et al., 1997) and to couple with a land surface reflectance model while performing the assimilation of remotely sensed data (Mougin et al., 1995; Lo Seen et al., 1995). In this paper we present a process-based plant growth model for shortgrass ecosystems developed in this perspective. The model has the same structure as the model of Mougin et al. (1995) which had been developed and validated for annual grasslands of the Sahel. The main improvements needed were relative to the presence of a root compartment whose dynamics cannot be ignored for perennial grassland ecosystems. These included allocation and translocation processes between aboveground and belowground plant compartments. Also, a more physically-based description of the evapotranspiration process (based on Penman-Monteith) together with the aerodynamic and soil resistances have been included in the water budget submodel.

The model retains the most important environmental variables affecting plant growth processes and operates with a daily time step using readily available daily meteorological data and a limited number of plant and soil parameters.

In the study region plant growth and the determination of peak biomass depend not only on highly unpredictable amounts of rainfall (Mc Mahon and Wagner 1985), but also on carbohydrates previously stored in the root system. This storage pool is also a determining element in the response to grazing by large herbivores, in the survival during severe droughts, and in the domination of plant communities by perennial grass species. A realistic representation of belowground processes is therefore needed to successfully simulate aboveground growth patterns. The model simulates the seasonal and inter-annual courses of aboveground live and standing dead biomass as well as leaf area of the dominant perennial grasses. The living root compartment permits inter-annual simulation of important processes such as translocation of carbohydrates from roots to shoots during the early regrowth period at the end of the dry season and storage of photoassimilates in the belowground compartment. Also, as water is known to be the most important limiting factor on plant growth in semi-arid environments, soil water availability is computed in a water balance submodel.

While existing models account for more environmental effects on plant growth (Sauer, 1978; Detling et al., 1979; Coughenour et al., 1984; White, 1984; Hanson et al., 1988; Bachelet, 1989, for examples), some are difficult to parameterize (as stated in Hanson et al., 1985) or have been designed for other objectives. The model presented here retains only the most relevant processes so as to obtain a simplified yet realistic simulation. However, apart from simulating the one dimensional transfer of water and carbon, the model has some characteristics which makes it a candidate for spatialization using remote sensing data. For example, it has kept to a minimum the number of spatially variable input parameters (meteorological driving variables and site specific parameters) and also simulates surface variables which can be used in reflectance or radiative transfer models.

Here, this paper only gives a description of the model together with its validation on a grassland site of the USPB during three consecutive growing seasons. How the model is used in a scheme for including remote sensing data is not described at this stage, as this is the subject of another ongoing work.

2. MODEL DESCRIPTION

2.1. General model structure

The course of biomass of three main compartments of the vegetation cover: green live shoots, dead shoots and living roots are simulated on a daily time step. The main processes involved in the plant growth submodel are photosynthesis, allocation of photosynthates to shoots and roots, translocation of carbohydrates from roots to shoots during the early growing period at the beginning of the wet season, respiration, and senescence. Many physiological processes such as photosynthesis and senescence are dependent on water availability in the root zone, which is simulated in a water balance submodel.

2.2. Vegetation growth model

The time course of biomass in the compartments is described by three differential equations with respect to time (t):

$$dB_{ag} / dt = a_a \cdot Pg + TR_{ra} - R_{at} - S_a \quad (1)$$

$$dB_r / dt = a_r \cdot Pg - TR_{ra} - R_{rt} - S_r \quad (2)$$

$$dB_{ad} / dt = S_a - L \quad (3)$$

where: B_{ag} , B_r , and B_{ad} are living aboveground biomass, living root biomass and standing dead biomass, respectively; Pg is the daily gross photosynthesis; a_a and a_r are the photosynthate allocation partition coefficients to shoot and root compartments ($a_a + a_r = 1$); TR_{ra} represents the translocation of carbohydrates from the roots to the living aboveground compartment; R_{at} and R_{rt} are total daily amounts of respiration from aboveground and root compartments, S_a and S_r represent the losses of biomass of the living shoots and roots due to senescence; and L represents the litter fall. B_{ag} , B_r , B_{ad} , TR_{ra} , Pg , R_{at} , R_{rt} , S_a , S_r , and L are all expressed in g DM m⁻².

Photosynthesis

The daily carbon increment for the whole system results from photosynthesis. The

gross daily canopy photosynthesis can be expressed as

$$Pg = S \cdot \varepsilon_c \cdot \varepsilon_l \cdot \varepsilon_b \cdot f_1(\Psi_l) \cdot f_2(T) \quad (4)$$

where: S is the daily incoming solar radiation; ε_c is the climatic efficiency (Photosynthetically Active Radiation (PAR) / S); ε_l is the efficiency of interception by green leaves (or $fPAR$ = intercepted PAR / PAR); and ε_b is the energy conversion efficiency (or g assimilated CH_2O per unit of PAR). Functions f_1 and f_2 account for the constraints imposed by water stress and temperature respectively.

Water stress reduces photosynthesis by limiting the CO_2 diffusion from air to leaf tissues as a result of stomatal closure. It is expressed as a function of leaf water potential as in Rambal and Cornet (1982):

$$f_1(\Psi_l) = (1.64 r_{smin} + r_m + 1.39 r_a) / (1.64 r_{sc} + r_m + 1.39 r_a) \quad (5)$$

where: r_{sc} and r_{smin} are current and minimum canopy stomatal resistance to water vapor; and r_m and r_a are mesophyll resistance and canopy boundary layer resistance to water vapor. The constants 1.64 and 1.39 relate to the ratio of diffusivities of CO_2 and water vapor in the air at $20^\circ C$, and the ratio of the rate of transfer of CO_2 and water vapor in the canopy boundary layer respectively. r_{sc} is calculated as a function of leaf water potential Ψ_l (see below). For C_4 grasses, r_m is approximately 80 sm^{-1} (Gifford and Musgrave, 1973; Jones, 1992), and r_{smin} 100 sm^{-1} (Rambal and Cornet, 1982).

To calculate f_2 , we assume a null daily photosynthesis for temperatures smaller than a minimum temperature, and a linear relationship between photosynthesis and daily mean air temperature for temperatures ranging between minimum and optimum temperature. $f_2(T)$ can be expressed by :

$$\begin{aligned} f_2(T) &= 0 \text{ if } T_a \leq T_{min} \\ f_2(T) &= 1 - (T_{opt} - T) / (T_{opt} - T_{min}) \text{ if } T_{min} < T_a < T_{opt} \\ f_2(T) &= 1 \text{ if } T_a \geq T_{opt} \end{aligned} \quad (6)$$

where: T_{min} and T_{opt} are the minimum and optimum temperature for gross photosynthesis of C_4 grasses, respectively $7^\circ C$ (Sauer, 1978) and $38^\circ C$ (Penning de Vries and Djitéye, 1982).

The climatic efficiency ε_c is fixed to 0.47 (Szeicz, 1974), and the interception efficiency ε_l is calculated as a function of green LAI (LAI_g) and total LAI (LAI_t):

$$\varepsilon_l = [1 - e^{(-k_l \cdot LAI_t)}] (LAI_g / LAI_t) \quad (7)$$

$$LAI_g = SLA_g \cdot B_{ag} \quad (8)$$

$$LAI_d = SLA_d \cdot B_{ad} \quad (9)$$

$$LAI_t = LAI_g + LAI_d \quad (10)$$

where: LAI_d is the dead biomass LAI; SLA_g and SLA_d are the specific leaf areas of the aboveground green biomass and the standing dead biomass [$0.0105 \text{ m}^2\text{g}^{-1}$ and $0.0110 \text{ m}^2\text{g}^{-1}$ respectively (Goff, 1985)]; k_1 has been measured in a similar semi-arid grassland to be 0.58 (Nouvellon, unpublished).

The energy conversion efficiency ε_b is dependent on the physiological age and therefore varies during the growing season. The depressing effect of leaf aging on ε_b is taken into account:

$$\varepsilon_b = \varepsilon_{b\max} f_3(\text{age}) \quad (11)$$

where $\varepsilon_{b\max}$ is the maximum energy conversion efficiency for young mature tissues, and f_3 is an empirical function representing the effect of aging on ε_b . The physiological leaf age and f_3 were calculated as in the BLUEGRAMA model (Detling et al., 1979). $\varepsilon_{b\max}$ is usually taken as 8 g DM MJ^{-1} (Charles-Edwards, 1986).

Allocation

The available carbon pool resulting from photosynthesis is allocated into above- and belowground parts according to the allocation coefficients, a_a and a_r respectively. The daily amount which should be translocated from shoot to root TR_{ar} is calculated according to Hanson et al. (1988). Their model is based on the assumption that a balance must be maintained between shoots and roots such that the amount of aboveground phytomass that the present root biomass can support is not exceeded. The excess amount of biomass in the shoots is determined as:

$$B_{ax} = r_x \cdot B_{ag} - B_r \quad (12)$$

where: r_x is the root to shoot ratio below which translocation occurs, taken 10 for warm season grass (Hanson et al., 1988). If $B_{ax} > 0$, biomass flows from the shoots to the roots. If not, there is no allocation. TR_{ar} is calculated so that the root to shoot ratio is fixed to r_x on a daily basis:

$$r_x = (B_r + TR_{ar}) / (B_{ag} - TR_{ar}) \quad (13)$$

which, when combined with equation (12), means that:

$$TR_{ar} = B_{ax} / (1 + r_x) \quad (14)$$

Allocation coefficients are calculated assuming that TR_{ar} should not exceed

the gross photosynthesis Pg .

$$\begin{aligned} a_r &= TR_{ar} / Pg \quad \text{if } TR_{ar} < Pg \\ a_r &= 1 \quad \text{if } TR_{ar} \geq Pg \end{aligned} \quad (15)$$

The allocation coefficient for aboveground parts is calculated as:

$$a_a = 1 - a_r \quad (16)$$

When the calculated shoot senescence exceeds a critical rate of 0.012, a_r is given a value of 0.71. This value is based on results of Singh and Coleman (1975) who found that during the late growth stage of the semi-arid shortgrass blue grama (*Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag.), 71% of the photoassimilated radiocarbon moved to roots.

Root to shoot translocation

Translocation of carbohydrates from roots to shoots, TR_{ra} occurs during the early season regrowth or later in the season if some process such as grazing has removed a critical amount of green biomass. The model used to calculate TR_{ra} is the one proposed by Hanson et al. (1988), which necessitates three conditions for this process to occur: 1) The average 10-day soil temperature must be greater than 12.5 °C; 2) the average 5-day soil water potential must be greater than -1.2 MPa, and; (3) $B_r > r_x B_{ag}$.

If all these conditions are met:

$$TR_{ra} = t_r B_r, \quad (17)$$

where: t_r is the proportion of root biomass translocated daily to shoots (= 0.005 at 25°C). We assume that translocation is temperature dependent with a $Q_{10} = 3$.

Respiration

Total respiration R_t is the sum of total aboveground respiration, R_{at} , and total root respiration, R_{rt} . For C_4 grasses photorespiration is negligible. Thus, the aboveground respiration R_{at} can be expressed as the sum of maintenance and growth respiration:

$$R_{at} = m_a \cdot f_4(T) \cdot B_{ag} + g_a \cdot (a_a \cdot Pg + TR_{ra}), \quad (18)$$

and the total root respiration R_{rt} is expressed as:

$$R_{rt} = m_r \cdot f_4(T) \cdot B_r + g_r \cdot (a_r \cdot Pg), \quad (19)$$

where: m_a and m_r are the maintenance respiration coefficients for aboveground and

root biomass; $f_4(T)$ represents the effect of temperature on maintenance respiration ($Q_{10} = 2$); g_a and g_r are the growth respiration coefficients for aboveground and root compartment respectively. These coefficients represent the cost for producing new biomass (McCree, 1970; Amthor, 1984). g_a and g_r are approximately 0.25 (McCree, 1970; Penning de Vries and Djitéye, 1982; Amthor, 1984; Ruimy et al., 1996) and 0.2 (Bachelet, 1989) respectively. Shoot maintenance respiration is 0.02 at 20°C (Amthor, 1984). Root maintenance respiration is 0.002 g C (g metabolic C d)⁻¹ (Bachelet, 1989) at 20°C. Assuming 60% of structural material in roots (Bachelet, 1989), this led to a maintenance respiration rate of 0.0008 g DM gDM⁻¹ d⁻¹.

Senescence

The amounts of green aboveground biomass and root biomass which die each day, S_a and S_r , are calculated as:

$$S_a = d_a B_{ag} \quad (20)$$

$$S_r = d_r B_r \quad (21)$$

where: d_a and d_r are the death rate for aboveground part and roots respectively. d_a is calculated as a function of leaf physiological age, plant water potential and daily minimum temperature according to Detling et al. (1979). d_a varies from 0.0074 for young well-watered shoots, up to 0.14 for old shoots at -5 MPa. These values are close to those used by Coughenour et al. (1984) and Bachelet (1989). d_r is assumed to be constant during the year, and was calculated based on the results of Anway et al. (1972) who estimated the root biomass replacement rate of blue grama to 25% per year.

Litterfall

Transfer of material from standing dead biomass to litter can be caused by wind, rain and dust (Clark and Paul, 1970). We assumed that the effects of dust and wind were negligible compared to the effect of rain. The rate of standing dead biomass pushed down by rain on a given day (k_r) was calculated as in Hanson et al. (1988):

$$k_r = 0.25 * [1 - \exp(-0.025 R)], \quad (22)$$

where: R is the total daily precipitation (in mm), and -0.025 is the tolerance of standing dead biomass to precipitation for warm season grass. Daily litter production

(L_a) is thus:

$$L_a = k_r * B_{ad} \quad (23)$$

2.3. Water balance model

The water balance model follows the general scheme described in Leenhardt et al. (1995). It uses a simplified two layer canopy evapotranspiration model coupled with a multilayered soil water balance. A top 0-2 cm soil layer controls the direct evaporation and two deeper layers (2 to 15 cm, and 15 to 60 cm) participate in both evaporation and plant water uptake.

Soil water balance

Each soil layer is characterized by its water content θ and water potential ψ ; these two variables are related by the widely used power-function model for the retention curve first proposed by Brooks and Corey (1964) and further simplified by Campbell (1974) and Saxton et al. (1986):

$$\psi = A\theta^b. \quad (24)$$

Changes in soil water content are simulated by a multilayered bucket model with a daily time step. The water infiltrating the soil is distributed down the profile according to the bucket model: the soil layers are filled successively from top to bottom until θ reaches field capacity. We assumed that field capacity is equal to the water content at -33 KPa soil water potential. The daily change of the soil water content of the first layer of depth z_1 is:

$$\Delta\theta_1 = (R - E_{s1} - D_1) / z_1, \quad (25)$$

where R is the amount of rainfall, D_1 is the drainage from the first layer to the second; and E_{s1} is the evaporation from the first layer. In the two other layers, the daily changes are

$$\Delta\theta_i = (D_{i-1} - E_{si} - Q_{ci} - D_i) / (z_i - z_{i-1}) \quad (26)$$

where: i is the soil layer number; D_{i-1} is the water infiltrated from the previous layer; and Q_{ci} is the water extracted from the layer i for transpiration (see next section). Drainage from a layer i to layer $i+1$ occurs when $\theta_i > \theta_{fci}$, where θ_{fci} is the field capacity.

Estimation of actual evapotranspiration

The total evaporation from the sparse discontinuous grass canopy is calculated as the sum of bare soil evaporation E_s and canopy evaporation E_c . E_c and E_s are calculated empirically from the evapotranspiration of a continuous canopy and evaporation of a bare soil regardless of their percentage covers. If fvg , fvd and fs are respectively the cover fraction of green vegetation, dead vegetation and bare soil ($fvg + fvd + fs = 1$), E_c and E_s are calculated as:

$$E_c = fvg [s A + \rho c_p D / r_{ac}] / [(s + \gamma (1 + r_{sc} / r_{ac})) \lambda], \quad (27)$$

$$E_s = fs [s A + \rho c_p D / r_{as}] / [(s + \gamma (1 + r_{ss} / r_{as})) \lambda], \quad (28)$$

where: A is the available energy, which is the sum of net radiation R_n and soil heat flux G ; D is the vapor pressure deficit of the air at a reference height above the surface; λ is the latent heat of vaporization; ρ is air density; c_p is the specific heat of air at constant pressure; γ the psychrometric constant and s is the slope of the saturated vapor pressure curve at the temperature of the air T_a ; r_{sc} and r_{ss} are the surface resistances for a full canopy and a bare soil respectively; and r_{ac} and r_{as} are the corresponding aerodynamic resistances. fvg and fvd are calculated as a function of LAI_g and LAI_d :

$$fvg = [1 - e^{(-K_2 \cdot LAI_g)}] (LAI_g / LAI_t), \quad (29)$$

$$fvd = [1 - e^{(-K_2 \cdot LAI_d)}] (LAI_d / LAI_t), \quad (30)$$

The evaporation E_s is distributed between the different layers of the soil profile following an extinction coefficient which depends on soil water content, thickness and depth of each layer (Rambal and Cornet, 1982; Van Keulen, 1975).

Estimation of available energy

The available energy A is the sum of net radiation R_n and soil heat flux G . R_n and G are estimated as follows:

$$R_n = S_n + L_n, \quad (31)$$

where: S_n is the net short-wave radiation; and L_n is the net long-wave radiation. S_n is given by:

$$S_n = S (1 - \alpha), \quad (32)$$

where: S is the incoming short-wave radiation; and α is the albedo of the surface

(taken to be equal to 0.3 for a bare soil and 0.2 for dense canopy). L_n is calculated with a Brunt-type equation (Shuttleworth, 1993).

$$L_n = -c(a_e + b_e \sqrt{e}) \sigma (T_a + 273.2)^4, \quad (33)$$

where: c is an adjustment coefficient for cloud cover; e is the vapour pressure in KPa; a_e and b_e are regression coefficients (= 0.34 and -0.14 respectively); σ is the Stefan-Boltzmann constant; and T_a is the mean air temperature in °C. The coefficient of adjustment for cloud cover is given by :

$$c = a_c (S / S_o) + b_c, \quad (34)$$

where: S_o is the solar radiation for clear skies, calculated as a function of day of year and latitude following Perrin de Brichambaut and Vauge (1982); $a_c=1.35$ and $b_c=-0.35$ for arid areas (Shuttleworth, 1993). For a bare soil from which water can evaporate during the whole day, L_n is calculated over 24 h and G is neglected because the diurnal gain is assumed to balance the nocturnal loss. For a full canopy, G is taken equal to -5% of $(S_n + L_n)$, and L_n is calculated over the daylength.

Resistance models

The bulk stomatal resistance of the canopy r_{sc} is calculated as a function of leaf water potential Ψ_l (MPa) as:

$$r_{sc} = r_{smin} [1 + (\Psi_l / \Psi_{1/2})^n], \quad (35)$$

where: r_{smin} is the minimal stomatal resistance observed in optimal conditions; $\Psi_{1/2}$ is the leaf water potential corresponding to a 50 % stomatal closure (MPa); and n is an empirical parameter (Rambal and Cornet, 1982).

The soil surface resistance r_{ss} is calculated as a function of the water content of the first soil layer by means of an empirical relationship (Camillo and Gurney, 1986):

$$r_{ss} = 4140 (\theta_{s1} - \theta_1) - 805 \quad (\text{sm}^{-1}), \quad (36)$$

where: θ_1 represents the water content of the top soil 0-2 cm layer ($\text{m}^3 \text{H}_2\text{O m}^{-3}$ soil); θ_{s1} is the soil water content at saturation ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) of the ground surface layer.

The aerodynamic resistances are calculated as:

$$r_a = \ln^2 [(z_r - d) / z_0] / (k^2 U), \quad (37)$$

where: z_r is the reference height where wind speed U and air humidity are measured; k is the von Karman constant (0.41); d is the zero plane displacement; and z_0 is the

roughness length calculated as a fraction of the mean height h_c of the vegetation canopy, $z_0=0.1 h_c$ and $d=0.67 h_c$. For a bare soil, $z_0=0.01$ m and $d=0$. h_c is approximately 0.12 m for this shortgrass ecosystem (Goff, 1985; Weltz et al., 1994).

Calculation of leaf water potential

The leaf water potential Ψ_l is needed to calculate the canopy resistance and hence the canopy transpiration. It is obtained iteratively by equating E_c [given by equation (27) in which r_{sc} is replaced by its formulation in equation (35)] with the sum of the water amounts extracted by the roots from the different soil layers, as calculated following an analogy with Ohm's law:

$$Q_i = (\Psi_{si} - \Psi_l) / r_{spi}, \quad (38)$$

where: r_{spi} and Ψ_{si} are the soil-plant resistance and the water potential in the i^{th} soil layer. We assume that internally stored water does not contribute significantly to transpiration and that the canopy generates a water potential just sufficient to equal transpiration and root water uptake. r_{spi} is a linear function of root biomass in the i^{th} layer, and Ψ_{si} is inferred from θ_i through the soil retention curve $\Psi_s=f(\theta)$. Ψ_l of day n is calculated from Ψ_{si} of day $n-1$, and is used to calculate r_{sc} and E_c of day n .

3. CALIBRATING AND TESTING THE MODEL

3.1. Site description and experimental setup

The model was validated against data obtained by the USDA-ARS Southwest Watershed Research Center at the Kendall site from June 28 1990 through the end of 1992. The site is located in the Walnut Gulch Experimental Watershed (31°43'N 110°W) within the San Pedro Basin in southeastern Arizona. The topography is characterized by gently rolling hills, with a mean elevation of 1526 m ASL. The annual precipitation ranges from 250 to 500 mm with approximately two thirds falling during the 'monsoon season' from July to September (Osborn et al., 1972). Summer precipitation is characterized by convective thunderstorms of limited extent resulting from moist unstable air masses coming from the Gulf of Mexico, whereas winter precipitation results from frontal storms characterized by long duration, low intensity

and large area coverage (Sellers and Hill, 1974). Over a year, daily global radiation and PAR are 19.1 MJ and 9.0 MJ respectively. Maximum global radiation occurs in June (26.8 MJ d⁻¹), and the minimum in December (10.0 MJ d⁻¹). The mean annual temperature is about 16.7°C and the mean monthly temperature ranges from 8 to 27°C. Extreme temperatures of -8.6°C and 40.5°C have been recorded in December/January and June/July respectively. The average frost-free season is about 239 days. Relative humidity is low throughout the year (average value = 39.5%). April, May and June have the lowest relative humidity and August and September the highest. During December and January, high values are also common due to effects of frontal rain events. The mean annual wind is about 3.6 m s⁻¹.

The vegetation cover within the Kendall study area is dominated by C₄ perennial grasses whose dominant species are black grama (*Bouteloua eriopoda* (Torr.) Torr.), curly mesquite (*Hilaria belangeri* (Steud.) Nash), hairy grama (*Bouteloua hirsuta* (Lag.)) and three-awn (*Aristida hamulosa* (Herr.) (Weltz et al., 1994).

Rainfall was monitored at the Kendall site, using automated weighing raingages. Other ancillary meteorological data included wind speed, solar radiation, relative air humidity, and air temperature measured at 2 m above ground level. Net radiation was also continuously measured, as well as soil moisture from Time Domain Reflectometry (TDR) probes spaced every 10 cm down to a depth of 60 cm.

Biomass and LAI were estimated at the Kendall site at two weeks to one month intervals during the growing seasons, and approximately at 1.5-month intervals between the growth periods. Each estimation of live and dead standing biomass resulted from clipping plants within 8 0.5 m x 1.0 m quadrats, and weighing them after a 24 h drying period at 70°C.

3.2. Model parameters

A number of attempts have been made to predict retention curves from soil texture data (Arya & Paris, 1981; Rawls, Brakensiek & Saxton, 1982; De Jong, 1983 and Saxton et al., 1986, for examples). These attempts have not been completely successful. Nevertheless, the relationship between soil water content and soil water potential is strongly dependent on soil texture. In this study, we assume the broad-

based regression equations proposed by Saxton et al. (1986) which adequately predict the two parameters of the moisture retention curves (Eq. 24) as a function of measured soil particle size distribution in each soil layer. For the 2-15 cm and 15-60 cm soil layers the b parameters calculated following this regression and measured soil textures are -8.71 and -8.51 respectively. These values are rather low compared to that obtained by Clapp & Hornberger (1978) from the statistics of moisture parameters for sandy clay loam soils (-7.12 ± 2.43).

Parameters describing root biomass distribution were set following the results of Cox et al. (1986) who measured root biomass distribution on a similar semi-arid grassland close to this site in August 1983. According to their results, 73% of root biomass was found in the first 15 cm. These results were close to those of Singh and Coleman (1975) who found on a shortgrass prairie dominated by blue grama that 68% to 78% of the total root biomass occurred between 0 and 20 cm. Other model parameter values are summarized in Table 1.

Initial water content in the soil layers, as well as dead and living aboveground biomass were measured. Initial root biomass was fitted so that simulated aboveground biomass compared well with the first measurements of the 1990 growing season. As expected, this value (444 gm^{-2}) was close to but less than the value obtained at a later stage during the 1983 growing season (Cox et al., 1986).

3.3. Simulation results

Simulation started before the 1990 monsoon season on June 28 [Day Of Year (DOY) 179] and ran continuously throughout end of 1992. Daily values of rainfall and vapour pressure deficit (VPD) are shown on Fig. 1. Annual rainfall amounts were 412 mm, 369 mm and 434 mm for years 1990, 1991 and 1992 respectively (in 1990, 349 mm fell between DOY 179 and 365; see table 2). The rainfall patterns are of prime importance for perennial grass growth and survival. By comparing the monsoon precipitation of 1990 and 1991, it can be noted that the 1990 precipitation pattern was more favorable to plant growth due to both its higher amount and its distribution pattern. For year 1992, it should be noted that rainfall during the spring was higher than normal. The VPD was less during the 1990 monsoon season than during the two other monsoon seasons.

Net radiation of the grassland, calculated as the sum of net radiation of bare

soil, dead canopy and live canopy weighted by their fractional covers had an annual mean value of 9.1 MJ d^{-1} and 9.2 MJ d^{-1} for year 1991 and 1992, that is 47% of the total incident radiation.

Simulated daily transpiration, soil evaporation and evapotranspiration are shown in Fig. 2. Daily ET was highly variable due to the variation of potential evapotranspiration (PET) and soil water availability. Transpiration followed plant development and thus occurred during a limited period of the year. Due to the low plant fractional cover, transpiration was generally less than soil evaporation. From June 28 1990 through the end of 1992, accumulated transpiration, evaporation and actual evapotranspiration were 212, 877 and 1089 respectively. Thus, the model predicted that evaporation represented 80% of the ET, while transpiration represents only 20% of total ET. Deep drainage below 60 cm was predicted to be only 5% of total precipitation.

Simulated soil water content in layers 2-15 and 15-60 cm are shown in Fig. 3 for year 1990. Comparison with measurements showed that soil water content was well simulated and soil water regime generally followed the patterns described by Herbel and Gibbens (1987).

Simulated living aboveground biomass and living root biomass are shown in Fig. 4. Results show that living aboveground biomass simulations closely followed measurements with a slight overestimation during Spring, 1992. This could have been caused by small changes in the floristic composition of the vegetation canopy and particularly by the presence of C_3 and C_4 annual grasses at the beginning of the wet season. Following the rainfall pattern, plant growth is bimodal. Generally, there is limited plant growth in the spring when temperatures and soil water conditions are favorable. However, exceptionally favorable Spring rains (as in 1992) can produce a very high plant growth. In May and June, most of the aboveground vegetation dries up due to soil limitations. The most significant growth then occurs during the summer season. For each year, peak biomass was obtained in mid-September (90 g DM m^{-2} in 1990; 65 in 1991; and 72 g DM m^{-2} in 1992). The highest yield, obtained in summer 1990, was produced by a favorable pattern of rainfall.

Root biomass decreases between growing seasons due to respiration and senescence. This decrease is accelerated during the start of vegetation growth in Spring and Summer due to translocation of carbohydrates from roots to young shoots. After shoot development, when the amount of photoassimilated carbon

allocated from the shoots to roots exceed root respiration and senescence, root biomass increases, and reaches its maximum value at the end of the growing season (end of September / beginning of October). Root biomass increase was very high during the monsoon season of 1990, but moderate in 1992 and negligible in 1991.

Maximum LAI for monsoon seasons 1990, 1991 and 1992 were 0.94, 0.68 and 0.74 respectively. Regression analysis showed that simulated and measured green LAI compared well with a coefficient of determination of 0.87 (Figure 5).

Results for the carbon budget are shown in Table 2. Gross and net photosynthesis were highly variable from one year to the next. In 1990, gross photosynthesis was 3.1 times that of year 1991. The variability of Aboveground Net Primary Productivity (ANPP) was much less than that of gross and net photosynthesis, explained by the fact that the years with higher amounts of gross photosynthesis were also those with higher allocation of carbon to the roots. Belowground Net Primary Productivity (BNPP) for year 1991 was negative because carbon allocation to the roots was lower than that consumed in respiration or translocated to the shoots. Root respiration is the sum of growth respiration and maintenance respiration and thus depends on the amount of carbon allocated to the roots and the root biomass. For years 1990 and 1992, higher allocation to the roots led to a higher root growth respiration and total root respiration.

4. DISCUSSION

Net radiation represented 47% of total global radiation over the three years modelled in this study. This value is close to that found by Lapitan and Parton (1996) on a shortgrass steppe in North-Central Colorado. The evaporation processes used on average 32% of the net radiation. The amount of transpiration was found to be low when compared to evaporation. On an annual basis, modeled transpiration represented only 20% of actual evapotranspiration because of the low fractional cover of green vegetation even during the growing season. Furthermore, this region is often characterized by small inefficient rain events that wet only the surface soil layer.

Mean annual ANPP and TNPP (Total Net Primary productivity) were 107 and 276 g DM m⁻² respectively. Thus, the ratio of ANPP/TNPP was 0.39. For semi-

arid grasslands, values for this ratio range between 0.25 and 0.6 (Sims and Singh, 1978; Milchunas and Lauenroth, 1992). Over the three years, 57% of gross photosynthesis and 85% of net photosynthesis were allocated to roots. This is consistent with the simulation results of Detling et al. (1979) who found that 65% of P_g and 80% of P_n were allocated to belowground structures. 61% of P_g was lost in total respiration, a value close to that found by Detling et al. (1979). Root respiration represented 46% of total respiration, an intermediate value between the lowest 21% found by Bachelet (1989) and the highest 71% by Detling et al. (1979). The amount lost by aboveground respiration was 33% of P_g .

Efficiency of PAR interception by green leaves was closely related to the pattern of LAI development. The maximum value was 0.41 for an LAI of 0.94. Over the simulation period, only 14% of the incident PAR was intercepted by living vegetation. The efficiency with which this intercepted PAR was converted into gross photosynthesis was $1.92 \text{ gDM (MJ IPAR)}^{-1}$. This low value was due to the effect of non-optimum temperatures, water limitation and leaf aging. The efficiency with which the intercepted PAR was converted into aboveground net production was found to be even lower, due to the high proportion of assimilate allocation to the roots, and the carbon losses due to respiration. This efficiency was $0.29 \text{ gDM (MJ IPAR)}^{-1}$ (equivalent to $0.12 \text{ gC (MJ IPAR)}^{-1}$). This value was in the lower range of those found by Paruelo et al. (1997), in 19 sites of the central grassland region of the United States. The conversion efficiencies found by Paruelo et al. (1997) varied between $0.1 \text{ gC (MJ IPAR)}^{-1}$ for the least productive sites to $0.20 \text{ gC (MJ IPAR)}^{-1}$ for the most productive sites.

Water Use Efficiency (WUE) is an interesting indicator of the efficiency with which scarce water resources are used by plants in arid or semiarid environments. WUE was defined here as the ratio of ANPP or TNPP to the total water evapotranspired or transpired during a given period of time. Most of the WUE values given in literature for natural ecosystem were calculated as the ratio of ANPP/AET, due to the difficulty of estimating BNPP and transpiration. Values obtained for shortgrass prairies of the United States usually range between 0.2 to 0.7 gDM kg^{-1} evapotranspired H_2O (e.g., Webb et al., 1978; Lauenroth, 1979; Le Hou  rou, 1984; Sala et al., 1988; Liang et al., 1989). The mean value obtained for the three years was 0.30, and 0.37 when considering only the growing period. These values are in the lower range of those given above. Le Hou  rou (1984) found that WUE tended to

decrease when aridity and the rate of inefficient rain increased, and as potential evaporation increased. Thus, the climatic conditions at the Kendall site could explain the low estimates of WUE, which was related to the low transpiration/AET ratio. A sensitivity analysis of the model to changes in some parameters, showed that when the field capacity of the two upper 0-2 and 2-15 cm layers was reduced, infiltration increased, thus reducing soil evaporation, which in turn increased the transpiration/AET ratio and consequently the WUE. This result was consistent with those found by Liang et al. (1989) and is called the inverse texture effect. Sala et al. (1988) found that when precipitation was less than 370 mm yr⁻¹ in North American semi-arid grasslands, sandy soils with low field capacity and low water-holding capacity were more productive than loamy soils with high water-holding capacity, while the opposite pattern occurred when precipitation was more than 370 mm.

When WUE is defined as the ratio of TNPP to AET (WUE-TNPP), a annual value of 0.76 was obtained while a value of 1.05 was found when only the growing season was considered. The values obtained by Sims and Singh (1978) over the growing season on a desert grassland range between 0.87 to 2.07.

Transpiration Use Efficiency (TUE) can be defined as the ratio of net production/transpiration. We obtained TUE-ANPP of about 1.52 gDM kg⁻¹ transpired H₂O and TUE-TNPP of about 3.93 on an annual basis, or 4.37 for the growing season. The TUE-ANPP obtained was higher than that reported by Aguiar et al. (1996) (1.07 gDM kg⁻¹ transpired H₂O), but similar to those of Downes (1969) who found 1.49 for grasses. The TUE-TNPP values obtained were higher than those found by Dwyer & DeGarmo (1970) (2.29 gDM kg⁻¹ H₂O for *Bouteloua eriopoda* Torr. and *Hilaria mutica* (Bckl.) Benth.), but lower than those found by Wright and Dobrenz (1973) for different lines of *Eragrostis lehmanniana* Nees (between 5.62 and 7.41 gDM kg⁻¹ H₂O depending on the line).

5. CONCLUSIONS AND FURTHER DEVELOPMENTS

The model presented in this paper simulates the water and carbon fluxes of a shortgrass ecosystem with a daily time step. It is driven by daily ancillary meteorological data and requires a limited number of easily available site-specific parameters. Data gathered on a grassland site in southeastern Arizona during three consecutive years with contrasting rainfall patterns and biomass productions were

used to validate the model. It was shown that the model was capable of correctly reproducing the time course of biomass, LAI, and soil water content for the three consecutive growing seasons without interruption. Furthermore, other state variables or terms of the water and carbon budgets (*e.g.* transpiration) which could not be directly compared to field measurements, have been compared with results of previous works carried out on similar ecosystems in order to ensure the overall consistency of the model simulations.

Estimates of biomass production and evapotranspiration fluxes at a regional scale are important information for rangeland management. However, the application of simulation models for that purpose could be undermined by spatially unknown parameters such as rooting depth, or initial conditions such as root biomass, and climatic data such as rainfall, to which model simulations can be moderately to highly sensitive. At that scale, the spatial and temporal information provided by satellite sensors could prove valuable, and an assessment of the possibility of combining remote sensing data and model simulations is being carried out (Nouvellon et al., 1998a, Nouvellon et al., 1998b).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank USDA-ARS for providing the data set. This research activity has been carried out in the framework of SALSA-Experiment (NASA grant W-18, 997), Monsoon'90 (IDP-88-086), VEGETATION (58-5344-6-F806 95/CNES/0403), and Landsat7 (NASA-S-1396-F) projects. Thanks also to Philip Heilman and Scott Miller of USDA for their reviews and comments which helped us improve an earlier version of the paper.

REFERENCES

Aguiar, M.R., Paruelo, J.M., Sala, O.E. and Lauenroth, W.K., 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7: 381-390.

- Anway, J. C., Brittain, E. G., Hunt H. W., Innis, G. S., Parton, W. J., Rodell, C. F. and Sauer, R. H., 1972. ELM : Version 1.0. Grassland Biome-US. International Biological Program Tech. Rep. N°. 156. Colorado State University, Fort Collins, Colorado State University.
- Amthor, J. S., 1984. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell Environ.*, 7: 561-569.
- Arya, L.M. and Paris, J.F., 1981. A physicoempirical model to predict the soil moisture characteristics from particle-size distribution and bulk density data. *Soil Science Society of America Journal*, 45, 1023-1030.
- Bachelet, D., 1989. A simulation model of intraseasonal carbon and nitrogen dynamics of blue grama swards as influenced by above- and belowground grazing. *Ecological Modelling*, 44: 231 - 252.
- Branson, F.A., Gifford, G.F., and Owen, R.J., 1972. *Rangeland hydrology*, Range Sci. Ser., 84pp., Soc. for Range Manage., Denver, Colorado.
- Brooks, R.H. and Corey, A.T., 1964. Hydraulic properties of porous media, *Hydrology paper 3*, Colorado State University, Fort Collins.
- Camillo, P.J. and Gurney, R.J., 1986. A resistance parameter for bare soil evaporation models. *Soil Science*, 141: 95-105.
- Campbell, G.S., 1974. A simple method for determining unsaturated conductivity from moisture retention data. *Soil Science*, 117: 311-314.
- Charles-Edwards, D. A., Doley, D. and Rimmington, G.M., 1986. *Modelling plant growth and development*. Orlando, FL., Academic Press.
- Clapp, R.B. and Hornberger, G.M., 1978. Empirical equations for some hydraulic properties. *Water Resources Research*, 14: 601-604.
- Clark, F. E. and Paul, E.A., 1970. The microflora of grassland. *Adv. Agron.*, 22: 375-435.
- Coughenour, M. B., McNaughton, S.J. and Wallace, L.L., 1984. Modelling primary production of perennial graminoids - Uniting physiological processes and morphometric traits. *Ecological Modelling*, 23: 101 - 134.
- Cox, J. R., Frasier G. W. and Renard, K.G., 1986. Biomass distribution at Grassland and Shrubland sites. *Rangelands* 8(2): 67-68.
- De Jong, R., 1983. Soil water description curves estimated from limited data. *Canadian Journal of Soil Science*, 63: 697-703.
- Detling, J.K, Parton, W.J. and Hunt, H.W., 1979. A simulation model of *Bouteloua*

gracilis biomass dynamics on the North American shortgrass prairie. *Oecologia*, 38, 167-191.

Downes, R.W., 1969. Differences in transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. *Planta*, 88: 261-273.

Dwyer, D.D. and De Garmo, H.C. 1970. Greenhouse productivity and water use efficiency of selected desert shrubs and grasses under four soil-moisture levels New Mexico State Univ., Agric. Exp. Stat. Bull. 570, Las Cruces, New Mexico.

Gifford, R. M., and Musgrave, R.B., 1973. Stomatal role in the variability of net CO₂ exchange rate by two maize inbreds. *Australian Journal of Biological Sciences*, 26: 35-44.

Goff, B. F., 1985. Dynamics of canopy structure and soil surface cover in a semi-arid grassland. Master's thesis, University of Arizona, Tucson.

Goodrich, D. C., 1994. SALSA-MEX: A large scale Semi-Arid Land-Surface-Atmospheric Mountain Experiment. Proc. 1994 Intern. Geoscience and Remote Sensing Sym. (IGARSS'94), Pasadena, CA, Vol. 1, Aug. 8-12, p. 190-193.

Goodrich, D.C. et al., 1998. An overview of the 1997 activities of the Semi-Arid Land-Surface-Atmosphere (SALSA program), Proc. 78th American Meteorological Society Annual Meeting, Phoenix, Arizona, 11-16 January.

Hanson, J. D., Parton, W.J., and Innis, G.S., 1985. Plant growth and production of grassland ecosystems : A comparison of modelling approaches. *Ecological Modelling*, 29: 131-144.

Hanson, J.D., Skiles, J.W. and Parton, W.J, 1988. A multi-species model for rangeland plant communities. *Ecological Modelling*, 44, 89-123.

Herbel, C.H. and Gibbens, R.P., 1987. Soil water regimes of loamy sands and sandy loams on arid rangelands in southern New Mexico. *J. Soil Water Conserv.* 42: 442-447.

Jones, H. G., 1992. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, 2nd ed., Cambridge University Press, Cambridge, 429 pp.

Lapitan, R. L., and Parton, W.J., 1996. Seasonal variabilities in the distribution of the microclimatic factors and evapotranspiration in a shortgrass steppe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 79: 113-130.

Lauenroth, W. K., 1979. Grassland primary production : North American grasslands in perspective. In : French NL (ed). *Perspectives in grassland ecology*. Springer,

Berlin/Heidelberg/New York, pp. 2-24.

Leenhardt D., Voltz M., and Rambal, S., 1995. A survey of several agroclimatic soil water balance models with reference to their spatial application. *Eur. J. Agron.*, 4: 1-14.

Le Hou  rou, H.N., 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7: 213-247.

Liang, Y. M., Hazlett, D.L., and Lauenroth, W.K., 1989. Biomass dynamics and water use efficiencies of five plant communities in the shortgrass steppe. *Oecologia*, 80: 148 - 153.

Lo Seen, D., Mougin, E., Rambal, S., Gaston, A. and Hiernaux, P., 1995. A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. II: Toward the control of its simulations by remotely sensed Indices. *Remote Sensing of Environment*, 52: 194-206.

Lo Seen, D., Chehbouni, A., Njoku, E., Saatchi, S., Mougin, E. and Monteny, B., 1997. An approach to couple vegetation functioning and soil-vegetation-atmosphere-transfer models for semiarid grasslands during the HAPEX-Sahel experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 83: 49-74.

McCree, K. J., 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: I. Setlik (Editor), *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Proc. IBP/PP Tech. Meet., Trebon. PUDOC, Wageningen, The Netherlands, pp. 221-229.

Mc Mahon, J. A. and Wagner, F. H., 1985. The Mojave, Sonoran and Chihuahuan deserts of North America. In: M. Evenari, I. Noy-Meir and D. W. Goodall (Eds.), *Hot deserts and arid shrublands*. *Ecosystems of the world* 12A, pp. 105-202.

Milchunas, D.G. and Lauenroth, W.K., 1992. Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ¹⁴C dilution, and ¹⁴C turnover. *Ecology*, 73(2): 593-607.

Mougin, E., Lo Seen, D., Rambal S., Gaston, A., and Hiernaux, P., 1995. A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. I : Model description and validation. *Remote Sens. Environ.*, 52: 181-193.

Nouvellon, Y., Lo Seen, D., B  gu  , A., Rambal, S., Moran, M. S., Qi, J., Chehbouni, A., Kerr, Y., 1998a. Combining remote sensing and vegetation growth modeling to describe the carbon and water budget of semi-arid grasslands. *IGARSS'98*, Seattle, Washington, 6-10 july.

- Nouvellon, Y., Lo Seen, D., Rambal, S., Bégué, A., Moran, M. S., Qi, J., Kerr Y., 1998b. Time variation of radiation use efficiency of a semi-arid grassland : consequences for remotely sensed estimation of primary production. *SPIE/EUROPTO conference*, Barcelone, 21-25 september.
- Osborn, H.B., Lane, L.J. and Hundley, J.F., 1972. Optimum gaging of thunderstorm rainfall in Southeastern Arizona. *Water Resources Research*, 8(1): 259-265.
- Paruelo, J. M., Epstein, H.E., Lauenroth, W.K., and Burke, I.C., 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 78(3): 953-958.
- Penning de Vries, F.W.T. and Djitéye, M.A., 1982. La productivité des pâturages Sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. *Agric. Res. Rep. 918*, Pudoc, Wageningen, 525 pp.
- Perrin de Brichambaut, C., Vauge, C., 1982. Le gisement solaire. Evaluation de la ressource énergétique. Lavoisier Ed., Paris.
- Rambal, S. and Cornet, A., 1982. Simulation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une phytocénose Sahélienne du Sénégal. *Acta Oecologica Oecol. Plant.*, 3(17) 4: 381-397.
- Rawls, W.J., Brakensiek, D.L., and Saxton, K.E., 1982. Estimation of soil water properties. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 25: 1316- 1320.
- Ruimy, A., Dedieu, G. and Saugier, B., 1996. TURC: a diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10: 269-286.
- Sala, O. E., Parton, W.J., Joyce, L.A. and Lauenroth, W.K., 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69(1): 40-45.
- Sauer, R. H., 1978. A simulation model for grassland primary producer phenology and biomass dynamics. In: G.S. Innis (Editor), *Grassland Simulation Model. Ecological Studies*, 26. Springer, Berlin/Heidelberg/New York, pp. 55-87.
- Saxton, K.E., Rawls, W.J., Romberger, J.S. and Papendick, R.I., 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal*, 50: 1031-1036.
- Sellers, W.D. and Hill, R.H., 1974. *Arizona climate 1931-1972*. The University of Arizona Press, Tucson.

- Sims, P. L. and Singh, J.S., 1978. The structure and the function of ten western north american grasslands. III. Net primary production. Turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology*, 66: 573-597.
- Singh, J. S. and Coleman, D.C., 1975. Evaluation of functional root biomass and translocation of photoassimilated carbon-14 in a shortgrass prairie ecosystem. In: *The belowground ecosystem: A synthesis of plant associated processes* (ed. J.K. Marshall). Dowden, Hutchison and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Shuttleworth, W.J., 1993. Evaporation. In D.R. Maidment (Editor) *Handbook of Hydrology*. McGraw-Hill, New York.
- Szeicz, G., 1974. Solar radiation for plant growth. *J. Appl. Ecol.* 11: 617-636.
- Van Keulen, H., 1975. Simulation of water use and herbage growth in arid regions. *Simulation Monographs*. Pudoc, Wageningen. 176 pp.
- Webb, W., Szarek, S., Lauenroth, W., Kinerson, R. and Smith, M., 1978. Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology*, 59(6): 1239-1247.
- Weltz, M. A., Ritchie, J.C. and Fox, H.D., 1994. Comparison of laser and field measurements of vegetation height and canopy cover. *Water Resources Research.*, 30(5): 1311-1319.
- White, E. G., 1984. A multispecies simulation model of grassland producers and consumers. II. Producers. *Ecological Modelling*(24): 241-262.
- Wright, L. N. and Dobrenz, A.K., 1973. Efficiency of water use and associated characteristics of Lehmann Lovegrass. *Journal of Range Management*, 26(3): 210-212.

LIST OF FIGURES

Figure 1: Measured daily rainfall and vapor pressure deficit.

Figure 2: Simulated daily a) actual evapotranspiration b) evaporation and c) transpiration.

Figure 3: Volumetric soil water content of layers 2-15 cm and 15-60 cm. Broken lines show field capacity and air dryness.

Figure 4: Time course of simulated a) living aboveground biomass and b) living root biomass compared to measurements.

Figure 5: Comparison of simulated and measured green LAI (1990-1991)

LIST OF TABLES

Table 1: List of parameters used in the model. Default values refer to values used in existing models.

Table 2: Terms of the water, energy and carbon budgets for three consecutive years (gC m⁻² are obtained from gDM m⁻² by dividing by 2.5, considering biomass is mainly composed of (CH₂O)_n).

Table 1.

Parameters	Symbol	Equation	Value	Default value	Unit	Reference
Climatic efficiency	ε_c	(4)	0.47			Szeicz , 1974
Minimum canopy stomatal resistance	r_{min}	(5)		100	sm^{-1}	Rambal and Comet, 1982
Mesophyll resistance	r_m	(5)	80		sm^{-1}	Gifford and Musgrave, 1973; Jones, 1992
Minimum temperature for gross photosynthesis	T_{min}	(6)	7.0		$^{\circ}C$	Sauer, 1978
Optimum temperature for gross photosynthesis	T_{opt}	(6)	38.0		$^{\circ}C$	Penning de Vries and Djitéye, 1982
Extinction coefficient of radiation in the canopy	k_1	(7)	0.58			Nouvellon, unpublished data
Specific leaf areas of the aerial green biomass SLA_g	SLA_g	(8)	0.0105		m^2g^{-1}	Goff, 1985 (Measured on Kendall site)
Specific leaf areas of the aerial dead biomass SLA_d	SLA_d	(9)	0.0110		m^2g^{-1}	Goff, 1985 (Measured on Kendall site)
maximum energy conversion efficiency	ε_{bmax}	(11)	8		$gDM MJ^{-1}$	Charles-Edwards, 1986
Minimum root to shoot ratio	r_x	(12)		10.0		Hanson et al., 1988
Proportion of root biomass daily translocated to shoots	t_r	(17)		0.005		Hanson et al., 1988
Maintenance respiration coefficient for aerial biomass	m_a	(18)	0.02 (at $20^{\circ}C$)		$gDM gDM^{-1} d^{-1}$	Amthor, 1984
Maintenance respiration coefficient for root biomass	m_r	(18)	0.0008 (at $20^{\circ}C$)		$gDM gDM^{-1} d^{-1}$	see text
Growth respiration coefficient for aerial biomass	g_a	(18)	0.25			McCree, 1970
Growth respiration coefficient for root biomass	g_r	(18)		0.2		Bachelet , 1989
Latent heat of vaporization	λ	(27-28)	$\sim 2.45 \cdot 10^6$		$J kg^{-1}$	
Air density	ρ	(27-28)	~ 1.2		$kg m^{-3}$	
Specific heat of air at constant pressure	c_p	(27-28)	~ 1012		$J kg^{-1} K^{-1}$	
Psychrometric constant	γ	(27-28)	~ 0.066		$kPa K^{-1}$	
Extinction coefficient of radiation coming from zenith in the canopy	k_2	(29-30)	0.36			Nouvellon, unpublished data
Albedo	α	(32)	0.3 (soil) 0.2 (canopy)			
Stefan-Boltzmann constant	σ	(33)	$5.6705 \cdot 10^{-8}$		$W m^{-2} K^{-4}$	
Leaf water potential corresponding to a 50 % stomatal closure	$\Psi_{1/2}$	(35)		0.6	MPa	Rambal and Comet, 1982
Shape parameter	n	(35)		5		Rambal and Comet, 1982
Von Karman constant	k	(37)	0.41			

Table 2

	Units	1990 (from June 28)	1991	1992	1990-1992
Rainfall	mm	349	369	434	1152
Global radiation	MJ	3679	7036	6916	17631
Net radiation	MJ	1688	3330	3346	8364
Total latent flux	MJ	709	837	1126	2672
Evapotranspiration	mm	289	341	459	1089
Evaporation	mm	205	306	366	877
Transpiration	mm	84	35	93	212
Gross photosynthesis	g C.m ⁻²	390	124	341	856
Net photosynthesis	g C.m ⁻²	301	54	219	574
Total respiration	g C.m ⁻²	179	135	210	525
Aboveground respiration	g C.m ⁻²	90	70	122	282
Root respiration	g C.m ⁻²	90	65	88	243
Allocation to roots	g C.m ⁻²	264	40	185	489
TNPP	g C.m ⁻²	211	-11	130	331
ANPP	g C.m ⁻²	44	35	51	129
BNPP	g C.m ⁻²	168	-45	80	202
Total death	g C.m ⁻²	84	99	105	289
Shoot death	g C.m ⁻²	46	35	51	133
Root death	g C.m ⁻²	38	64	54	156
Root change	g C.m ⁻²	129	-109	26	46

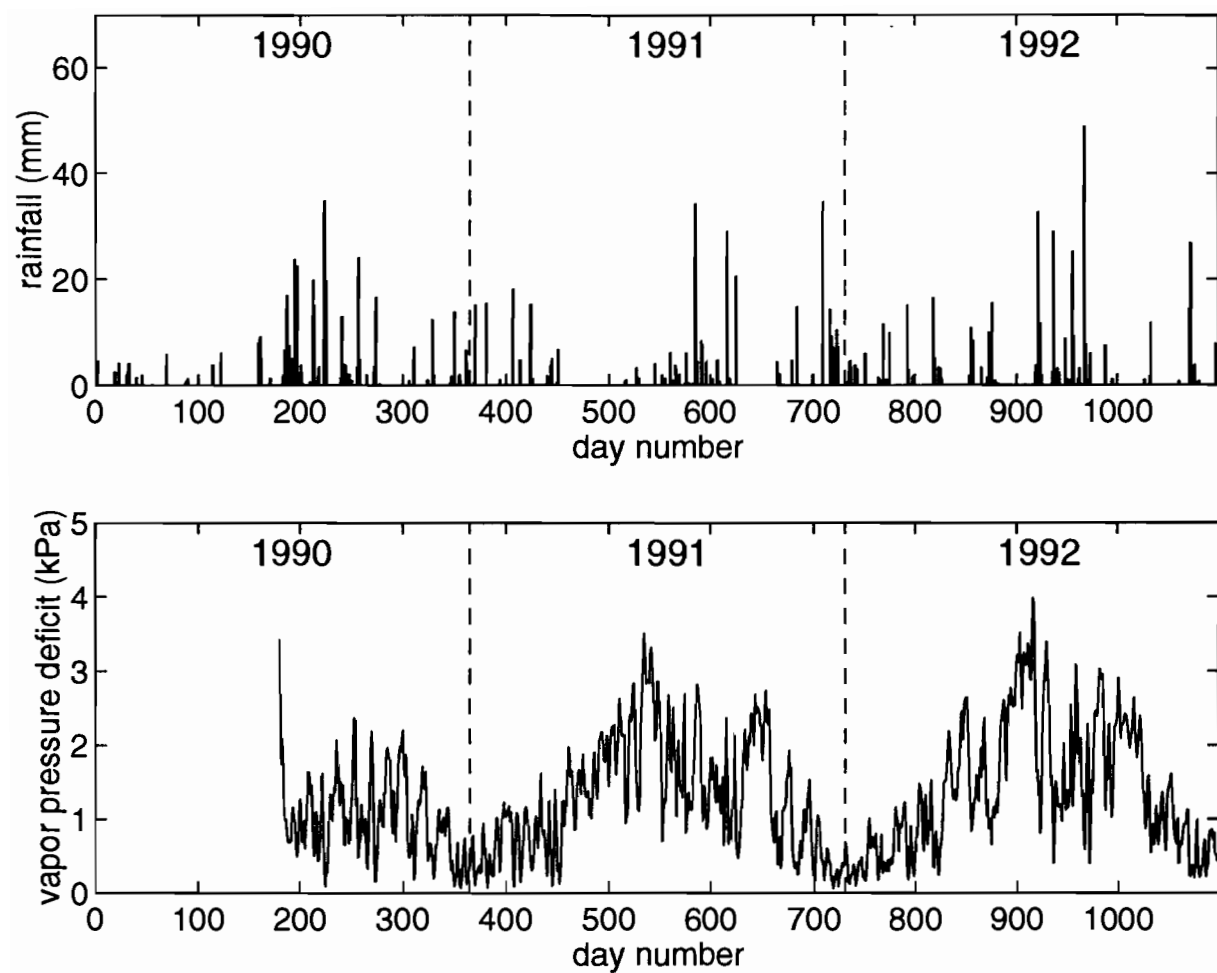


Figure 1

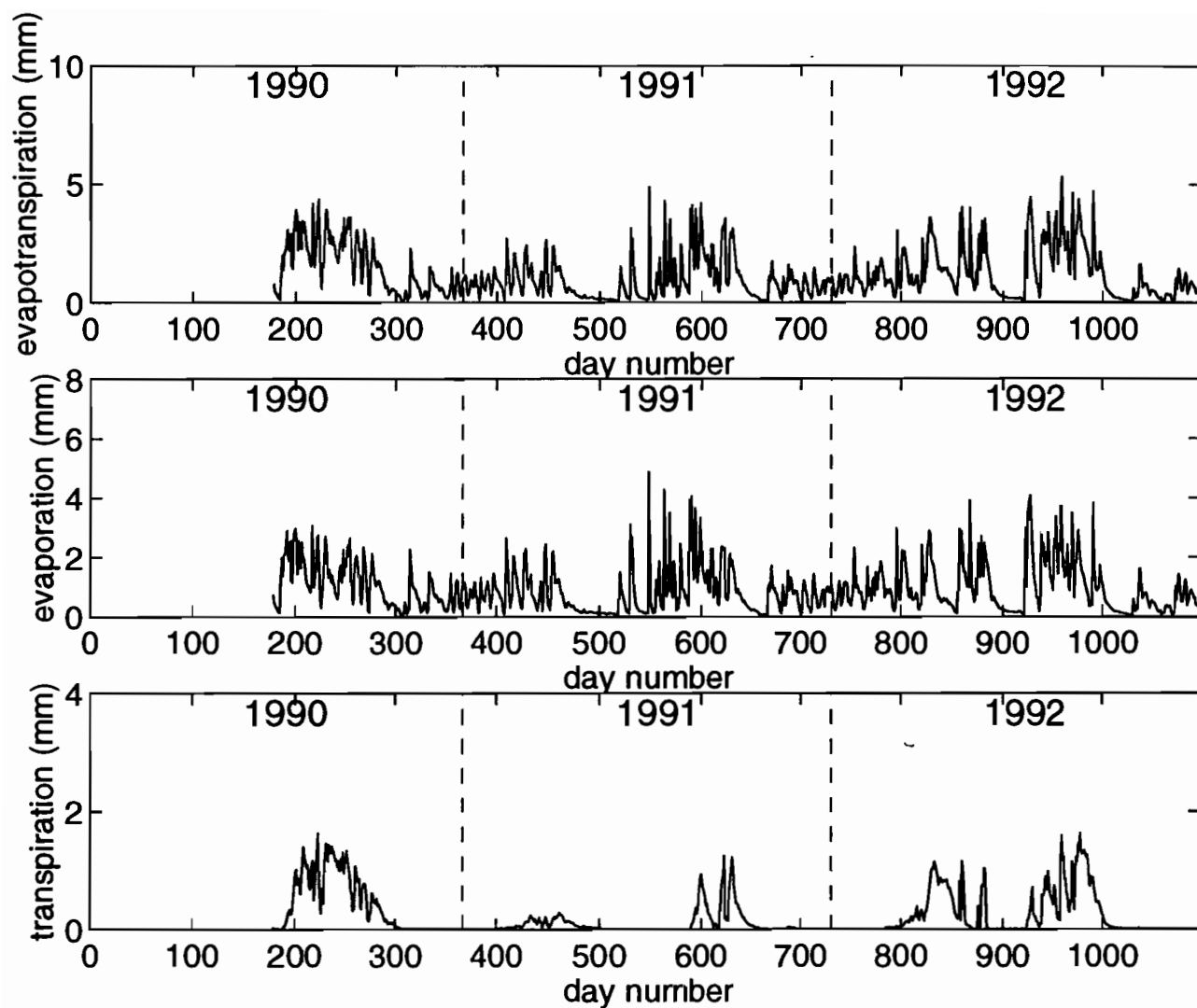


Figure 2

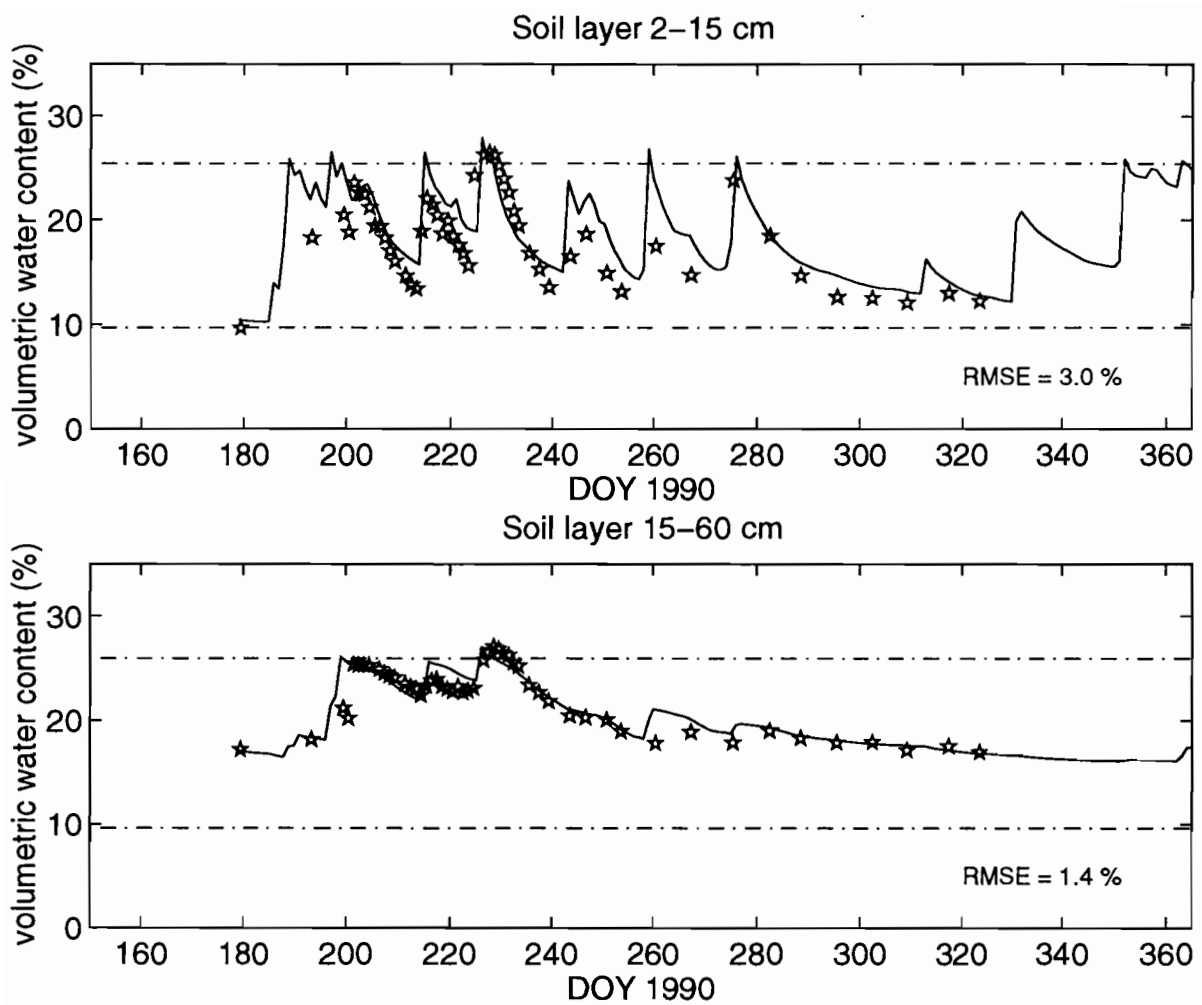


Figure 3

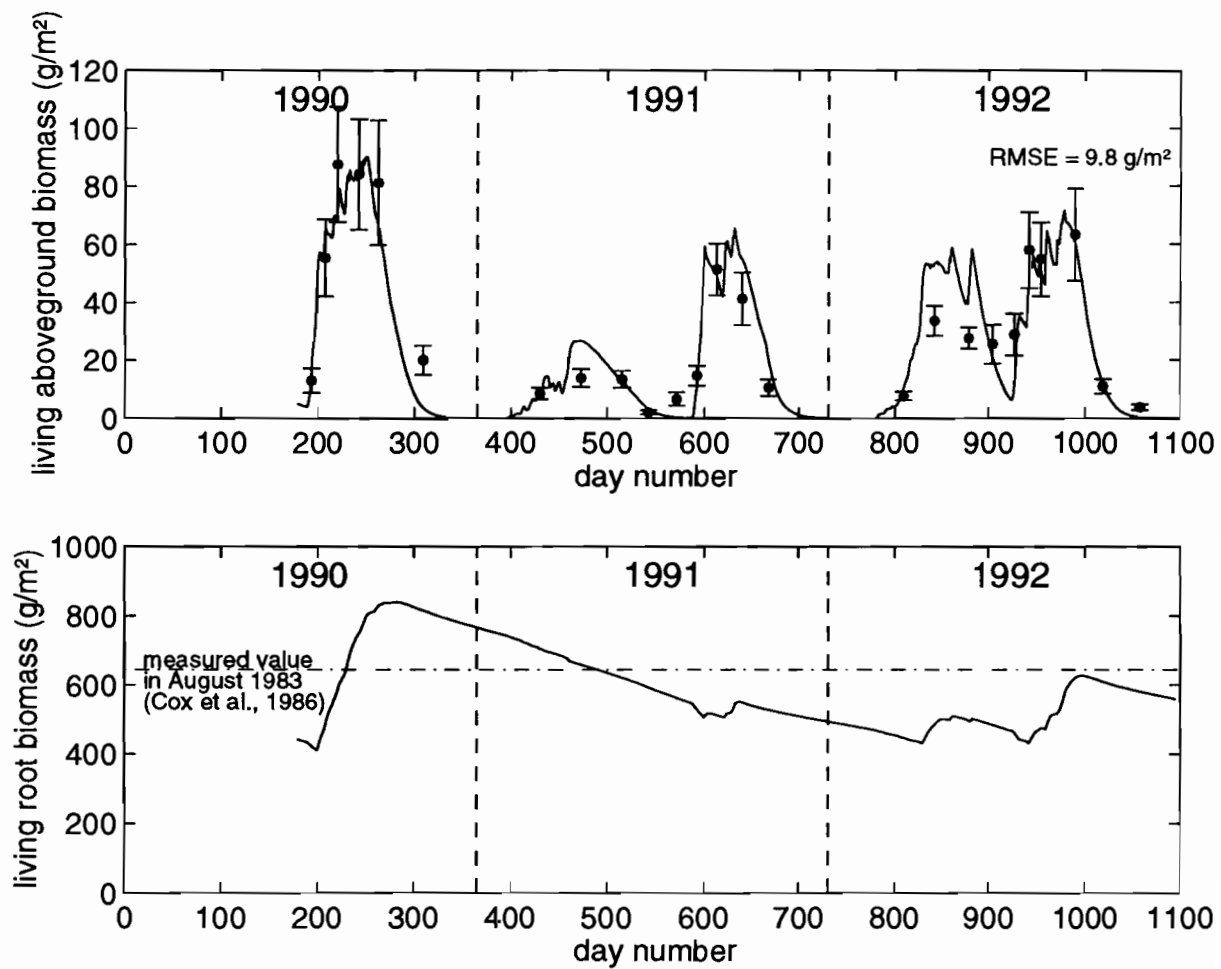


Figure 4

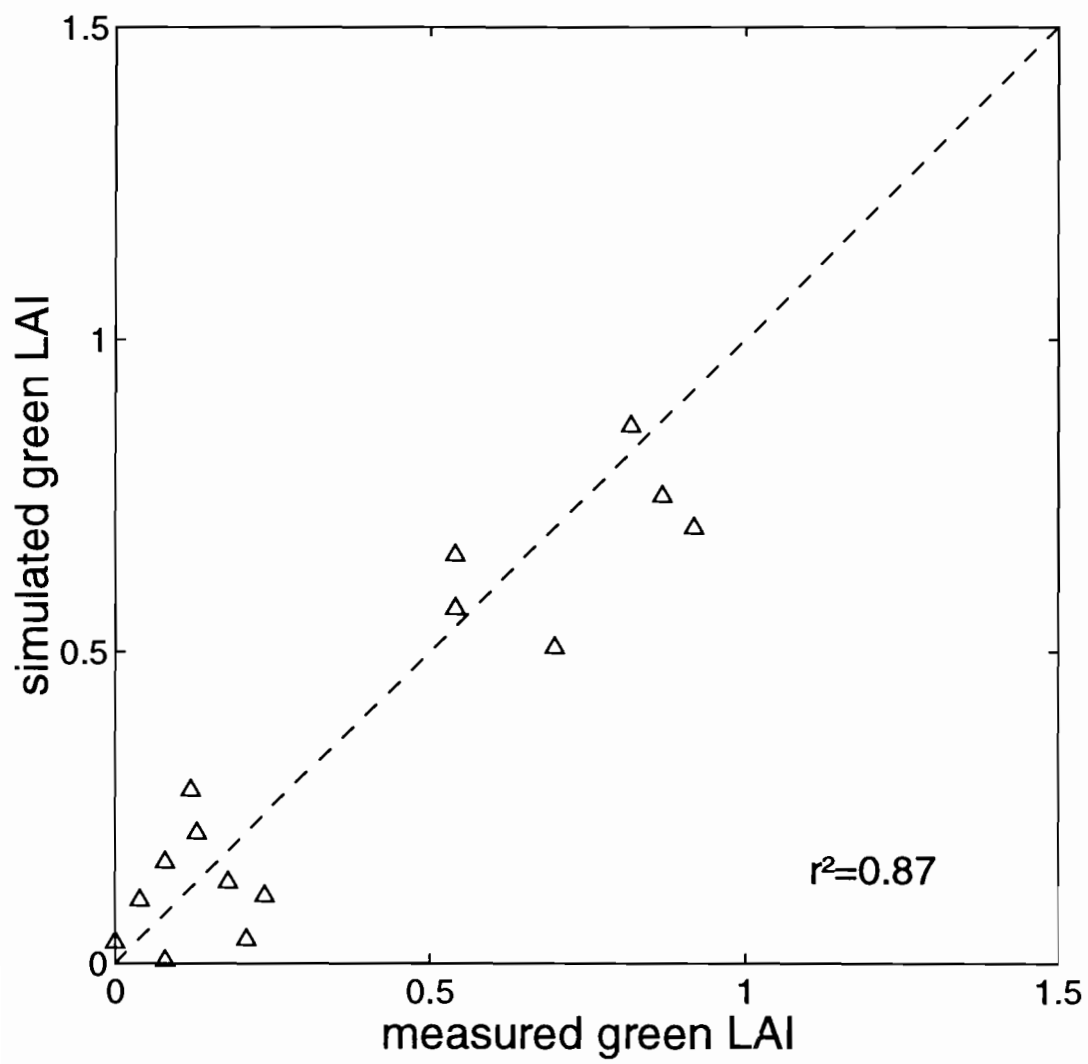


Figure 5

ANNEXE 2

Article 2 : soumis à « *Remote sensing of Environment* »

Time course of Radiation Use Efficiency in a shortgrass ecosystem: consequences for remotely-sensed estimation of primary production

Yann Nouvellon^a, Danny Lo Seen^a, Serge Rambal^b, Agnès Bégué^a, M.Susan Moran^c, Yann Kerr^d,
Jiaguo Qi^c

^aCIRAD-AMIS / Maison de la Télédétection, Montpellier, France
500 rue J.F. Breton
34093 Montpellier cedex 5, FRANCE
Fax: +33 4 67 54 87 00

^bCEFE - CNRS, DREAM Unit, Montpellier, France

^cUSDA-ARS-USWCL, Phoenix, AZ, USA

^dCESBIO-CNES, Toulouse, FRANCE

ABSTRACT

A reliable estimation of primary production of terrestrial ecosystems is often a prerequisite for land survey and management, while being important also in ecological and climatological studies. At a regional scale, grassland primary production estimates are increasingly being made using satellite data. In a currently used approach, regional Gross, Net and Above-ground Net Primary Productivity (GPP, NPP and ANPP) are derived from the parametric model of Monteith and are calculated as the product of the fraction of incident photosynthetically active radiation absorbed by the canopy (f_{APAR}) and gross, net and above-ground net production (radiation-use) efficiencies (ϵ_g , ϵ_n , ϵ_{an}); f_{APAR} being derived from indices calculated from satellite measured reflectances in the red and near infrared. The accuracy and realism of the primary production values estimated by this approach therefore largely depend on an accurate estimation of ϵ_g , ϵ_n and ϵ_{an} . However, data are scarce for production efficiencies of semi-arid grasslands, and their time and spatial variations are poorly documented, often leading to large errors for the estimates. In this paper, a modeling approach taking into account relevant ecosystem processes and based on extensive field data, was used to estimate time variations of ϵ_g , ϵ_n and ϵ_{an} of a shortgrass site of Arizona. These variations were explained by variations in plant water stress, temperature, leaf aging, and processes such as respiration and changes in allocation pattern between above and belowground compartments. Over the 3 study years, averaged values of ϵ_g , ϵ_n and ϵ_{an} were found to be 1.92, 0.74 and 0.29 g DM (MJ IPAR)⁻¹ respectively. ϵ_g and ϵ_n exhibited large inter-annual and seasonal variations mainly due to changes in water limitations during the growing season. Inter-annual variations of ϵ_{an} were much less important. However for shorter periods, ϵ_{an} exhibited very contrasting values from re-growth to senescence. The calculation of ANPP seems less prone to errors due to environmental effects when computed on an annual basis. When estimating GPP and NPP, better results are expected if water limitations are taken into account. This could be possible through the estimation of a water stress factor using surface temperature or other indices derived from thermal infrared remote sensing data.

Keywords: Primary productivity, radiation use efficiency, Monteith's model, shortgrass ecosystem.

INTRODUCTION

The ability to convert canopy spectral vegetation indices into biologically meaningful variables is a key step in making use of large amounts of satellite information currently available in estimating the productivity of terrestrial ecosystems. One of the few cases where biophysical parameters can be quantitatively and remotely accessed, is based on empirical correlations between seasonal primary production and the time integral of satellite derived vegetation indices (ΣVI). This correlation was at first reported in studies like those of Tucker *et al.* (1981, 1985) and Goward *et al.* (1985) and later confirmed as particularly attractive to study natural semiarid grasslands (Diallo *et al.*, 1991, Wylie *et al.*, 1991, Prince, 1991a). These more recent studies have also shown that the linear relationship obtained empirically was time and site dependent, thus limiting its potential of application. Nevertheless, the relationship remains very useful as it allows satellite data to be used to make a regional scale estimation of primary production for land management and ecological studies.

Quasi-theoretical works provide strong support for using ΣVI values to improve our knowledge on the basic processes of ecosystem productivity. A physical justification of the relationship considered stems from two other relationships. The first one is a direct simplification of the model proposed by Monteith (1972) which considers biomass accumulation in a vegetation canopy as the result of a succession of stages during which the available incident global radiation energy is intercepted or transformed. Primary production is then deduced as the product of global radiation and three 'efficiencies': 1) ϵ_s , the fraction of incident solar energy useful for photosynthesis, 2) f_{APAR} , the fraction of incident photosynthetically active radiation absorbed by the canopy, and 3) ϵ_n , the conversion efficiency of absorbed radiation into biomass (Varlet-Grancher *et al.*, 1982). Primary production is therefore proportional to these efficiencies, and in particular to f_{APAR} .

The other relationship is between f_{APAR} and vegetation indices derived from remote sensing data. Kumar and Monteith (1982), Asrar *et al.* (1984) and Sellers (1987) found that indices like the NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, difference between reflectances in the near infrared

and red bands, normalized by their sum) and the SR (Simple Ratio, ratio of reflectance in the near infrared and red bands) were near-linear indicators of absorbed photosynthetic active radiation (APAR). Sellers *et al.* (1992) demonstrated that spectral indices from low-resolution satellites provided good area-averaged estimates of photosynthesis. The relationships between NDVI and APAR, or its fraction f_{APAR} , have been extensively documented at local scales and on vegetation with simple canopies such as grasses and crops (Gallo *et al.*, 1985), and in several studies on various natural ecosystems such as coniferous or deciduous forests (Law and Waring, 1994, Gamon *et al.*, 1995). There are now sufficient grounds for relating f_{APAR} to NDVI by a simple linear model (Ruimy *et al.*, 1994). The relationship is independent of pixel heterogeneity, plant leaf area, and variations in leaf orientation and optical properties (*e.g.* Pinter *et al.*, 1983, 1985). On the other hand, the relationship is sensitive to background, atmospheric, and bi-directional effects (Myneni and Williams, 1994) and to the abundance of non-green biomass (Gamon *et al.*, 1995).

The strong relationships between NDVI and f_{APAR} or even canopy structure and chemical content support the use of vegetation indices as indicators of potential photosynthetic production at landscape and larger scales. These relationships provide a connection between ANPP and NDVI through the empirical Monteith's model (1972) or the process-based Sellers *et al.*'s model (1992). However, evidence indicates that photosynthetic performances and NPP (or ANPP) of stressed vegetation cannot be predicted from NDVI alone due to environmental alterations in the radiation-use efficiency ϵ_n . Recent results illustrated uncoupling between NDVI and photosynthetic productivity due to changing ϵ_n (Runyon *et al.*, 1994). The reliability of NDVI as a direct indicator of photosynthetic productivity is particularly suspect where the seasonal patterns of canopy greenness and photosynthetic activity diverge. Gamon *et al.* (1995) observed in evergreen canopies that NDVI failed to capture the seasonal course of leaf and canopy photosynthetic activities.

The generalization of the primary production- ΣVI relationship could be justified if all the efficiencies except f_{APAR} were constant. ϵ_c generally varies within the range 0.4-0.5, which is of the

same order of magnitude of measurement errors (Varlet-Grancher *et al.*, 1982) and can be assumed constant. The net production (radiation-use) efficiency (ϵ_n), however, is known to vary according to the physical environment, phenology or species composition (Green, 1987, Steinmetz *et al.*, 1990, Prince, 1991b, Leblon *et al.*, 1991, Hanan *et al.*, 1995, Le Roux *et al.*, 1997). Experimental values for various types of vegetation have been found between 0.2 and 4.8 gDM MJ⁻¹ (Prince, 1991b). The accuracy and realism of the primary production values estimated using the approach therefore depend largely on a reliable estimation of ϵ_n . However, data are scarce for net production efficiency of semi-arid grasslands and other biomes, and its seasonal, inter-annual and spatial variations are poorly documented, often leading to large errors. While effects responsible for the variation of ϵ_n have been identified by several authors, few have provided corresponding quantitative evaluations (Potter *et al.*, 1993, Prince et Goward, 1995).

The objective of this paper is to 1) quantify the time variations of the production efficiencies for a semi-arid perennial grassland site of Arizona during three consecutive years, 2) evaluate their sensitivity to the main environmental factors and 3) discuss their implications on the estimation of primary productivity with remote sensing data. A model which simulates the main ecosystem processes and has been validated with extensive field data, is used to estimate daily, seasonal and annual, aboveground and total, net primary production efficiencies. The values obtained are compared to those found in the literature and the main factors responsible for their variations are analyzed.

DEFINITIONS

Underlying the general term of radiation-use efficiency are a number of more specific efficiencies which differ whether solar energy is converted into gross, net or aboveground net production. The notations ϵ_g , ϵ_n , and ϵ_{an} used by several authors will be further employed in the text. However, the inter-comparison of efficiency values given in the literature is often a difficult task due to the different methods used to measure or calculate either the numerator (production terms: GPP,

NPP, ANPP) or the denominator (radiation terms: intercepted or absorbed PAR), not to mention that the time integration periods may also differ. Some definitions are therefore in order.

GPP is defined as the amount of photosynthetates produced by gross photosynthesis over a given period of time per unit area of ground. NPP represents the total photosynthetic gain (GPP) less total respiratory losses, and ANPP the amount of carbohydrates allocated to aboveground parts of the vegetation (both through gross photosynthesis and translocation from belowground to aboveground parts to shoot) minus respiration from aboveground parts. NPP is therefore equal to the change of total biomass (ΔB) plus losses through senescence (D), whereas ANPP is equal to the change of aboveground biomass (ΔB_a) plus losses through death of aerial organs (D_a). Most of the estimations of ANPP or NPP used to calculate ϵ_n , and ϵ_{an} are based on harvest methods with exclusion of herbivores where measurements are made at peak biomass or at different times during the growth cycle. However, as shown by several authors (Singh *et al.*, 1975, Lauenroth *et al.*, 1986, Long *et al.*, 1989), the various techniques used to calculate ANPP or NPP from these measurements yield under-estimations which may differ by one order of magnitude.

A distinction is generally made between PAR which is intercepted (IPAR) or absorbed (APAR) by the plant canopy. Incoming PAR is only partly absorbed by the vegetation cover; the rest is either scattered back into the atmosphere, or transmitted to the soil. Part of the latter is reflected back at the soil surface into the canopy and is eventually absorbed. While absorbed PAR is the energy available for photosynthesis and is therefore needed for the calculation of the efficiencies, it cannot be easily measured. Instead, intercepted PAR which can be obtained by measuring the difference between incident PAR and PAR reaching the soil surface, is often used. For closed canopies, the difference may not be negligible. For example, in a humid savanna grassland of leaf area index (LAI) ~ 3 , Le Roux *et al.* (1997) found $f_{IPAR}=0.92$, $f_{APAR}=0.81$. For sparse canopies, however, APAR and IPAR are generally close, with APAR slightly higher when the soil albedo is high (Bégué *et al.*, 1991). Here, for the semiarid grassland under study, APAR and IPAR were assumed to be equal.

Finally, the time period over which the efficiencies are calculated should also be clearly defined, as both the production terms and the radiation terms present large time variations. For example, in the case of a perennial grassland with only one growing season, NPP calculated for the growing season will be higher than NPP calculated for the whole year due to the maintenance cost plant tissues during non-vegetative period.

MATERIAL AND METHODS

Site description

Efficiencies were studied for semi-arid grassland at the Kendall site which is located in the Walnut Gulch Experimental Watershed (31°43'N 110°W) within the San Pedro Basin Southeastern Arizona (the USDA-ARS Southwest Watershed Research Center). Topography is gently rolling hills and elevation is about 1526 m ASL. The annual precipitation ranges from 250 to 500 mm with approximately two thirds falling during the 'monsoon season' from July to September (Osborn *et al.*, 1972). Over the year, daily global radiation and PAR are 19.1 MJ and 9.0 MJ respectively. Global radiation is maximum in June (26.8 MJ d⁻¹) and minimum in December (10.0 MJ d⁻¹). The mean annual temperature is about 16.7°C and the mean monthly temperature ranges from 8 to 27°C. Relative air humidity is low throughout the year (average value = 39.5%). The mean annual wind is about 3.6 m s⁻¹.

The vegetation cover is dominated by C₄ perennial grasses whose dominant species are black grama (*Bouteloua eriopoda* (Torr.) Torr.), curly mesquite (*Hilaria belangeri* (Steud.) Nash), hairy grama (*Bouteloua hirsuta* (Lag.)) and three-awn (*Aristida hamulosa* (Henr.)) (Weltz *et al.*, 1994).

Measurements

At the Kendall site, rainfall was monitored using automated weighing rain-gauges. Other ancillary meteorological data included wind speed, solar irradiation, relative air humidity, and air temperature measured at 2 m above ground level. Net radiation was also continuously measured, as

well as soil water content from time domain reflectometry (TDR) probes spaced every 10 cm down to a depth of 60 cm.

Biomass and LAI were estimated at the Kendall site at two weeks to one month intervals during the growing seasons, and approximately at 1.5-month intervals between the growth periods. Each estimation of live and dead standing biomass resulted from clipping plants within eight 0.5 m x 1.0 m quadrats, and weighing them after a 24 h drying period at 70°C.

Model description

The model used in this study (Nouvellon *et al.*, 1998) is driven by standard daily meteorological data and simulates on a daily basis the time course of biomass of green shoots, dead shoots and living root biomass (plant growth submodel). Transpiration, evaporation from bare soil and soil water fluxes are also simulated in a water budget submodel. A schematic representation of the model as composed of a plant growth submodel and a water budget submodel is given in Fig 1.

The main processes simulated in the plant growth submodel are photosynthesis, photosynthates partitioning between aboveground and belowground compartments, translocation of carbohydrates from roots to shoots at the regrowth period, respiration and senescence. Gross photosynthesis is expressed as a function of (1) PAR interception by green leaves (based on LAI), (2) a maximum energy conversion efficiency ($\epsilon_{g \max}$) and (3) the depressive effects of sub-optimal temperatures, water stress and leaf aging. Allocation of photosynthates to shoots and roots, and translocation of carbohydrates from roots to shoots at the regrowth depend on computed root to shoot ratios. The potential energy conversion efficiency value $\epsilon_{g \max}$ was taken as in Charles-Edwards *et al.* (1986) (*i.e.* 8 g DM MJ⁻¹). The main equations used in the plant growth submodel and from which different terms used in the present study have been deduced (GPP, NPP, ANPP, ϵ_g , ϵ_n , ϵ_{an} , etc...) are given in appendix 1.

The water balance submodel uses a two layers canopy evaporation model where soil profile is

divided into three layers: a thin surface layer (0 to 2 cm) which is supposed to participate only to the soil evaporation E_s , and two deeper layers (2 to 15 cm and 15 to 60 cm) corresponding to the root zone, which participate both to evaporation and transpiration. The total evaporation from the sparse grass canopy is calculated as the sum of bare soil evaporation E_s and of canopy evaporation E_c . E_c and E_s are calculated empirically from the evapotranspiration of a continuous canopy, and evaporation of a bare soil, following Penman-Monteith formulations and taking into account the relative covers of green vegetation and bare soil. The leaf water potential needed to calculate the canopy stomatal resistance is obtained iteratively assuming that root water uptake equals transpiration.

This model has been validated against AET (Actual EvapoTranspiration), soil water content, biomass and LAI values measured on several short-grass ecosystem sites in South-East Arizona and North-East Sonora. The model has been extensively validated with data acquired in 1990, 1991 and 1992 at the Kendall site. Very good agreements were obtained between simulated and observed aboveground biomass and LAI, and between other intermediate state variables such as soil water content in different soil layers. The time course of aboveground and belowground biomass are given in figure 2(a) and 2(b) respectively. A more complete description of the model and its validation can be found in Nouvellon *et al.* (1998).

As the model also simulates the daily amounts of PAR intercepted by green leaves, this allowed us to compute daily above-ground net production efficiency and total (aboveground + below ground) net production efficiency over different time periods.

Calculation of factors of efficiency variations

In the model, plant water stress, temperature and leaf aging are considered as the main limiting factors of gross photosynthesis (see appendix 1, equations 1-6) and will therefore be the only factors assessed in the present study.

In order to quantify the sensitivity of an efficiency to a given environmental factor, it is necessary to define it with reference to a potential value which is specific for each factor. Here, the potential value of the efficiency ϵ_{g-pot} for a given effect is obtained when that effect does not depress the efficiency. The factor is then quantified as the difference between the potential and the actual efficiency values, normalized by the potential one (see appendix 1, paragraph 2). When the efficiency values are positive (which is generally the case except occasionally for ϵ_n when respiration costs exceed GPP for a given time period), factor values range between 0 and 1, and lower values indicate lower effects. However, the factor values should be carefully interpreted as the effects are partly cross-correlated. For example, temperature changes ϵ_g not only by its direct effect on GPP, but also through interaction with ψ_f ; higher temperatures result in higher air water deficit and thereby increase water stress. Temperature also interacts with aging effects, as the rate of leaf aging is considered to increase when temperature is optimal. Nevertheless, the factors, as defined here, express the ‘first-order’ or direct effects and offer a convenient way of comparing the different effects (a) among themselves (b) during different periods and (c) on the different efficiencies.

The effects of the different factors on ϵ_n are obtained as for ϵ_g . However, while the computation of the water stress and leaf aging factors is straightforward, that of the temperature factor needs some justification, as maintenance respiration also depends on temperature. The optimal temperature which maximizes net production is therefore not the same as the one which maximizes gross production, *i.e.* 38°C. In fact, it changes during the growing season according to the balance between the cost of respiring tissues and the gross carbon assimilation. The potential value of ϵ_n , ϵ_{n-pot} can only be obtained by considering an optimal temperature value derived each day.

RESULTS

Inter-annual variations of efficiencies and the factors affecting them

Continuous simulation was done from July 1990 through December 1992. It covers three monsoon and two winter growing seasons. The cumulated rainfall for the three monsoon seasons were 321 mm, 200 mm and 229 mm, and can be respectively considered as wet, dry and normal. The radiation-use efficiencies, together with the factors like water stress, temperature and leaf aging which are known to influence them, are computed for a) the monsoon seasons of 1990, 1991 and 1992, b) the whole years 1991 and 1992, and c) the whole simulation period from July 1990 to December 1992. The results are summarized in table 1, with the efficiencies, factors and other relevant ratios relative to gross, net and aboveground net production grouped separately.

The radiation-use efficiency for GPP ϵ_g is found to exhibit high inter-annual variations over the three years. Summer growing season ϵ_g was reduced by more than half from 1990 to 1991, whereas annual ϵ_g for 1991 was about eight-fold less than $\epsilon_{g \text{ max}}$. As expected regarding rainfall amounts, the water stress factor was particularly low in 1990 and high in 1991. Compared to the water stress factor, the temperature factor was less variable and maintained a relatively high value. Most of the time, the leaf aging factor was restricted to the lower range of values and became important only when the other effects were less limiting (*e.g.* in 1990). Also, it can be noted that the effects of water and temperature stresses were higher when they were calculated for the whole year than for summer growing season, as temperatures and air humidity are low during the spring growing season.

In the computation of ϵ_n , maintenance and growth respiration is subtracted from gross photosynthesis. ϵ_n therefore depends on (1) ϵ_g and (2) the proportion of GPP not lost through respiration. During 1991, respiration was relatively high and exceeded gross production such that ϵ_n was negative. This case is possible for particularly unfavorable years due to the importance of root respiration throughout the year. When only the summer growing seasons, or monsoon seasons were considered, ϵ_n was reduced by about 90% from 1990 to 1991. Like in the case of ϵ_g , large inter-annual variations were found, but the relative variations were much higher for net than for gross efficiency.

This is not surprising since the ratio total respiration/GPP was higher for the seasons in which ϵ_g was lower.

Fig. 3 shows the evolution of the difference between actual and optimal temperature (for net production) during the simulation period. The time course of green biomass is also indicated. It can be noted that temperature is generally sub-optimal during the first part of a growing cycle. Temperature becomes higher than optimal as peak biomass is reached, because respiration remains high while the photosynthetic capacities are reduced due to water stress and leaf aging,. Later, temperature generally remains higher than optimal, either during the senescence phase, where photosynthetic capacities are further reduced due to the decrease of living aerial biomass, or during the inter-growing period, where only respiring root biomass are present,.

The water stress and leaf aging factors are found to have a larger effect on ϵ_n than on ϵ_g as they tend to reduce GPP more than total respiration (as only growth respiration may be changed). This is not necessarily the case for the temperature factor as temperature can be responsible for large variations in both GPP and total respiration.

The variations of ϵ_{an} between summer growing seasons and between years were much less than those of ϵ_g and ϵ_n . ϵ_{an} depends on (1) ϵ_g , (2) the proportion of the gross photosynthesis that is allocated to the shoots, plus the amount of carbohydrates translocated from the roots to the shoots and (3) the proportion of the carbohydrates allocated to shoots that is not lost by respiration. In spite of the fact that water stress factor was higher in 1991, an average value of ϵ_{an} was maintained. This can be explained by the compensation of the production deficit by higher coefficients of allocation to shoots.

Short-term variations of ϵ_g , ϵ_n and ϵ_{an}

In order to better highlight the effects of both environmental variables and phenology on ϵ_g , ϵ_n and ϵ_{an} , we focused our attention on the monsoon growing season, knowing that most of the annual biomass is produced during that season. The monsoon growing season was divided into three stages.

The first stage (10 days) corresponds to the early regrowth when root to shoot translocations occur. The second stage (lasting 44 to 61 days depending on the year) is between the early regrowth and the last peak biomass. The last stage corresponds to senescence at the end of the growing season (55 to 82 days long depending on the year).

As shown in table 2, f_{APAR} was maximum during stage 2 as highest LAIs were found during that stage. ϵ_g decreased from stage 1 to 3 due to increasing water stress, leaf aging and decreasing temperatures. ϵ_n is maximum during stage 2 when relatively high values of ϵ_g and f_{APAR} result in an important GPP which largely compensated the loss by total respiration (GPP is more than twofold total respiration during this stage) and minimum during stage 3 when total respiration represented 90% of GPP. In stage 1, the ratio total respiration / GPP was relatively high as GPP was limited by low f_{APAR} , and total respiration was high due to root maintenance respiration and important growth respiration during the transformation of carbohydrates coming from the roots into new leaf and stem tissues. The effects of water stress and leaf aging remained fairly stable during stage 1 and 2 and increased drastically during the senescence phase. The high value of the temperature factor during stage 3 was due to the fact that temperature was mostly higher than optimal. ϵ_{an} was maximum during stage 1 due to the high value of ϵ_g , and root to shoot translocations. ϵ_{an} was much lower during stage 2 as 65% of the GPP was exported to the roots during this stage, and on the 35% remaining for shoots, 66% was lost by respiration. ϵ_{an} was negative during stage 3, because the small amount of assimilates allocated to the shoots (resulting from low ϵ_g and high allocation coefficient to the roots) was less than the respiration of the aboveground senescing tissues.

DISCUSSION

Large inter-annual and seasonal variations were found for ϵ_g . Its average value for the period June 90 through December 92 was about 1.92 g DM (MJ APAR)⁻¹. This value was lower than the one used by Ruimy (1995) (2.45 g DM (MJ APAR)⁻¹) for all terrestrial biomes, when computing annual

global GPP. However, the latter value was close to the average ϵ_g we observed for summer growing season ($2.48 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$). Given the large variations of ϵ_g observed, even for year averages for the same biome, the use of one constant value to estimate GPP seems inappropriate.

Most of the inter-annual variations of ϵ_g can be explained by water limitations. The effect of leaf age does not appear very important on an annual basis. This is due to the fact that when age reduced photosynthetic capacity the two other factors were also generally limiting. At the end of the growing season, temperatures largely decreased to values lower than optimum and the soil water availability was low. The age effect could therefore be increased for years with a wetter and warmer end of season. Following the respective effects of the different factors on ϵ_g , it can be concluded that GPP can be estimated on an annual basis if water limitations are correctly taken into account. For periods shorter than the growing season, temperature and leaf aging effects may become determining during different stages.

It should be noted that annual ϵ_n can be negative for years with low GPP (e.g. in 1991), due to the important losses of carbon from root respiration throughout the year. The mean value of ϵ_n obtained for the 3 years was $0.74 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$. By comparison, that value is higher than the one derived from the Carnegie, Ames, Stanford Approach (CASA) for perennial grasslands (Field, 1995) ($0.229 \text{ g C (MJ APAR)}^{-1}$ which corresponds to about $0.57 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$) but much less than the value used by Ruimy *et al.* (1994) for such ecosystems ($1.26 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$). Large inter-annual variations of ϵ_n values were found. Similar variations have also been reported for other biomes (Running and Hunt, 1992).

Although NPP is generally the estimation sought, it is often obtained with more difficulty due to the necessity to take into account autotrophic respiration. In the present study, we have found that the effects of water stress on ϵ_n were amplified as compared to ϵ_g . This resulted in a much higher variation of ϵ_n values due to environmental factors. For the estimation of annual NPP, it is therefore even more important to take into account water limitations, as proportionally larger errors can be made. This also

holds for shorter periods when it is also necessary to consider the important variations of the ratio total respiration/GPP.

The mean value obtained for the ϵ_{an} ($0.29 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$) is in the lower range of the value found by Paruelo *et al.* (1997) in 19 sites of the Central grassland region of the United States. The conversion efficiencies found by Paruelo *et al.* (1997) varied between $0.1 \text{ g C (MJ APAR)}^{-1}$ ($0.25 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$) for the least productive sites to $0.20 \text{ g C (MJ APAR)}^{-1}$ ($0.5 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$) for the most productive sites. Our low values observed are found to result from the high proportion of GPP that is not allocated to the shoots but to the roots, and to the high rate of aboveground respiration due to high temperatures. For the 3 years, the net exportations to the roots (allocations to the roots minus translocation from the roots to the shoots) represented 52% of the GPP and the aboveground respiration represented on an annual basis 69% of the carbohydrate amount allocated to the shoots.

The ϵ_{an} values observed here for perennial semi-arid grasslands are much lower than those observed for semi-arid annual grasslands or in humid perennial grasslands. In the Sahel, annual grasslands values close to $1 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$ are often given in the literature (for example, the mean values given by Mougin *et al.* (1995) and Hanan *et al.* (1995) were respectively $1.02 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$ and $0.81 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$). Values close to $1 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$ are also found for perennial humid Savanna (for example, Le Roux *et al.* (1997) found $1.02 \text{ g DM (MJ APAR)}^{-1}$ in an African humid Savanna). High differences in the proportion of assimilate allocated to the roots throughout the growing season may explain these differences. Several studies have shown that, in general, perennial grasses allocate more assimilates to roots than annuals (Ryle, 1970).

Inter-annual variations on ϵ_{an} were much less important than for ϵ_g and ϵ_n . If this tendency is confirmed, it would imply that the estimation of ANPP on an annual basis could be carried out with less errors. For periods shorter than a growing season, ϵ_{an} exhibits very contrasting values from regrowth to senescence and the component which should not be overlooked is the allocation term. In spite of several studies reporting the importance of this component in determining growth (Körner,

1991), not enough emphasis has been put on correctly taking it into account during the calculation of ANPP.

Toward a remotely-sensed estimation of the water stress factor

In water-limited environments, plant and canopy productivity have been linearly related to the ratio of AET/PET for a long time (De Wit, 1958). Relationships of this type have been applied at time scales ranging from the growing season to the whole year and have proven useful in various locations and particularly in grassland ecosystems for a large range of rainfall regimes (Le Hou  rou et Hoste, 1977). As total rainfall gives a fairly good estimation of AET in arid and semi-arid environments with low rainfall amounts, a method based on such relationships is simple and easily applicable (Le Hou  rou, 1984). However, the same limits of applicability as for methods based on radiation-use efficiency hold here, in the sense that the relationships are also site and time scale dependent (Floret *et al.*, 1982, Deshmukh, 1984).

For the estimation of global NPP, studies based on radiation-use efficiency have used empirical relationships in an attempt to take into account the effect of water limitation on productivity (Potter *et al.*, 1993, Prince and Goward, 1995). In this section, we investigate how the water stress factor $F(\text{water stress})$ defined above relate to AET/PET in order to verify that such an approach is justified. The water stress factor on ε_g and $(1-\text{AET/PET})$ are calculated for 5-day periods during the monsoon seasons of 1990-92 and plotted in figure 4. Values corresponding to periods before and after peak biomass are plotted separately in figures 4a and 4b respectively.

Although the three seasons had contrasting rainfall supplies, a linear relationship is obtained between $F(\text{water stress})$ and $(1-\text{AET/PET})$ before peak biomass. It should be noted, however, that the range of values for the three seasons are different, with a larger range for the drier season (1991), and that $F(\text{water stress})$ display a larger range of values than $(1-\text{AET/PET})$ (about $[0-0.9]$ and $[0.2-0.8]$ respectively). After peak biomass, the relationship is less clear although a similar trend is observed.

The existence of a simple linear relationship between $F(\text{water stress})$ and $(1-\text{AET}/\text{PET})$ before peak biomass implies that if an estimation of AET is available, it is possible to correct a large part of the effect of water stress on ϵ_g . Remotely sensed estimation of AET is another field where important progress have been made during these last twenty years (Jackson *et al.*, 1977, Seguin and Itier, 1983, Seguin *et al.*, 1989, Moran and Jackson, 1991). The results of the present study suggest that the estimation of GPP using visible/near infrared satellite data could be improved when combined with thermal infrared data using a simple linear relationship between $F(\text{water stress})$ and $(1-\text{AET}/\text{PET})$. The estimation of NPP could also be improved if the latter is deduced from the corrected GPP as the maintenance respiration term is independent of water stress and growth respiration may be estimated as a fixed percentage of GPP (Ruimy *et al.*, 1996).

CONCLUSION

Notwithstanding the fact that estimation of absorbed PAR may also be a source of error, the main purpose of this paper was to show that, even on an annual basis, the estimation of GPP or NPP for perennial semi-arid grasslands using only vegetation indices derived from remote sensing data and a fixed efficiency value would give inaccurate results, due to the temporal variations of the efficiencies. The calculation of ANPP seems less prone to errors due to environmental effects when computed on an annual basis, whereas for periods shorter than the growing season, the computation of either GPP, NPP or ANPP is delicate. However, the modeling approach used in this study has shown that water stress was responsible for a large part of the variations of ϵ_g . Better results are therefore expected if water limitations are taken into account. A near linear relationship has been found between the water stress factor and AET/PET before peak biomass. This makes possible the estimation of the water stress factor using surface temperature or other indices derived from thermal infrared remote sensing data, and the subsequent improvement of the GPP and NPP estimations.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank USDA-ARS for providing the data set. This research activity has been carried out in the framework of SALSA-Experiment (NASA grant W-18, 997), Monsoon'90 (IDP-88-086), VEGETATION (58-5344-6-F806 95/CNES/0403), and Landsat7 (NASA-S-1396-F) projects. The CIRAD grant for Y. Nouvellon during his thesis is gratefully acknowledged.

APPENDICES

APPENDIX 1: Equations used to calculate efficiencies and their sensitivity to environmental factors

1) Photosynthesis

The plant growth submodel runs with a daily time step where gross photosynthesis is expressed as a function of (1) PAR interception by green leaves (based on LAI), (2) a maximum energy conversion efficiency($\epsilon_{g \max}$) and (3) the depressive effects of sub-optimal temperatures, water stress and leaf aging :

$$P_g = \text{PAR} f_{\text{APAR}} \epsilon_{g \max} f_1(\psi_f) f_2(T) f_3(\text{age}) \quad (1)$$

$$\bullet \quad f_1(\psi_f) = \frac{1.64 r_{s \min} + r_m + 1.39 r_a}{1.64 r_{sc} + r_m + 1.39 r_a} \quad (2)$$

$$\text{with } r_{sc} = r_{s \min} \left(1 + \left(\frac{\psi_f}{\psi_{1/2}}\right)^n\right) \quad (3)$$

where $r_{s \min}$, r_{sc} , r_m , r_a (s m^{-1}), are respectively the minimum and current canopy stomatal resistance to water vapor, the mesophyll and the canopy boundary layer resistance to water vapor. ψ_f and $\psi_{1/2}$ are leaf water potential, current and at 50% stomatal closure (MPa). n is an empirical shape parameter. (Following Rambal and Cornet, 1982).

$$\bullet \quad f_2(T) = \begin{cases} 0 & \text{if } T_a \leq T_{\min} \\ 1 - \frac{T_{\text{opt}} - T}{T_{\text{opt}} - T_{\min}} & \text{if } T_{\min} < T_a < T_{\text{opt}} \\ 1 & \text{if } T_a \geq T_{\text{opt}} \end{cases} \quad (4)$$

with T_{opt} and $T_{\min}$ the optimum and minimum temperature for gross photosynthesis of C4 grasses.

- $$f_3(\text{age}) = \begin{cases} 0 & \text{if } \text{age} > 50 \\ 1 - \frac{\text{age} - 15}{35} & \text{if } 15 < \text{age} \leq 50 \\ 1 & \text{if } \text{age} \leq 15 \end{cases} \quad (5)$$

where age (days) is calculated as:

$$\text{age}_d = \frac{(\text{age}_{d-1} + f_1(\psi_f) f_2(T)) B_{d-1}}{B_d} \quad (6)$$

with age_d and B_d are effective physiological age and green biomass on day d . (Adapted from Detling *et al.*, 1979).

2) Gross Primary Productivity (GPP) and ϵ_g

GPP is obtained as the time integral of gross photosynthesis :

- $$\text{GPP} = \sum_{\text{first_day}}^{\text{last_day}} \text{PAR } f_{\text{APAR}} \epsilon_{g\text{max}} f_1(\psi_f) f_2(T) f_3(\text{age}) \quad (7)$$

where $[\text{first_day}, \text{last_day}]$ is equal to $[1, 365]$ for annual GPP. As GPP is a rate of production (of photosynthetates through gross photosynthesis), it is expressed per unit time which is equal to the period of integration (*e.g.* $\text{gDM m}^{-2} \text{ year}^{-1}$).

ϵ_g for the same period is given by :

- $$\epsilon_g = \frac{\text{GPP}}{\sum_{\text{first_day}}^{\text{last_day}} \text{PAR } f_{\text{APAR}}} \quad (8)$$

The effects of water stress, temperature and leaf aging are assessed with the help of factors computed as the difference between the potential and actual efficiency values, normalized with the potential value. For example, the temperature factor is obtained as follows:

- $$F(\text{temperature}) = 1 - \frac{\epsilon_g}{\epsilon_{g_pot}} \quad (9)$$

with the potential value of the efficiency computed using $f_2(T)=1$, that is :

$$\epsilon_{g_pot} = \frac{\sum_{first_day}^{last_day} PAR \cdot f_{APAR} \cdot \epsilon_{gmax} \cdot f_1(\psi_f) \cdot f_3(age)}{\sum_{first_day}^{last_day} PAR \cdot f_{APAR}} \quad (10)$$

3) Net Primary Productivity (NPP) and ϵ_n

NPP is obtained from the gross primary productivity by subtracting maintenance and growth respiration :

- $$NPP = \sum_{first_day}^{last_day} [PAR \cdot f_{APAR} \cdot \epsilon_{gmax} \cdot f_1(\psi_f) \cdot f_2(T) \cdot f_3(age) - R_{at} - R_{rt}] \quad (11)$$

where R_{at} and R_{rt} are aboveground and root total respiration. The same time integration periods apply as for GPP.

ϵ_n for the same period is given by :

- $$\epsilon_n = \frac{NPP}{\sum_{first_day}^{last_day} PAR \cdot f_{APAR}} \quad (12)$$

The effects of water stress and age on ϵ_n are computed as for ϵ_g . But for temperature which has an effect both on gross photosynthesis and maintenance respiration, the potential efficiency value is not given for a fixed optimal temperature throughout the year. For this reason, an optimal temperature is calculated every day so as to maximize daily net primary production. The daily values are then used in the time integration to obtain ϵ_{n_pot} .

4) Aboveground Net Primary Productivity (ANPP) and ϵ_{an}

For the computation of ANPP, it is necessary to take into account the allocation of assimilates between aboveground and belowground compartments as well as translocation from roots to shoots :

- $$ANPP = \sum_{first_day}^{last_day} [PAR \cdot f_{APAR} \cdot \epsilon_{gmax} \cdot f_1(\psi_f) \cdot f_2(T) \cdot f_3(age) \cdot a_a + TR_{ra} - R_{at}] \quad (13)$$

where a_a is the allocation coefficient for aboveground parts, and TR_{ra} is the translocation from root to shoots.

ϵ_{an} for the same period is given by :

- $$\epsilon_{an} = \frac{ANPP}{\sum_{first_day}^{last_day} PAR \cdot f_{APAR}} \quad (14)$$

The effects of water stress, temperature and age on ϵ_{an} are computed as for ϵ_n .

REFERENCES

- Asrar G., Fuchs, M., Kanemasu, E.T., and Hatfield, J.L. (1984) Estimating absorbed photosynthetically active radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat, *Agronomy Journal*, 76:300-306.
- Bégué, A., Desprat, J.F., Imbernon, J. and Baret, F. (1991) Radiation use efficiency of pearl millet in the Sahelian zone, *Agricultural and Forest Meteorology*, 56:93-110.
- Charles-Edwards, D. A., Doley, D., and Rimmington, G.M. (1986) Modelling plant growth and development, *Academic Press*, Orlando, FL.
- Detling, J.K, Parton, W.J. and Hunt, H.W. (1979) A simulation model of *Bouteloua gracilis* biomass dynamics on the North American shortgrass prairie, *Oecologia*, 38:167-191.
- De Wit, C.T. (1984) Transpiration and crop yields, *Versl. Landbouwk Onderz.*, 64:1-88.
- Deshmukh, I.K. (1984) A common relationship between precipitation and grassland peak biomass for East and southern Africa, *Afr. J. Ecol.*, 22:181-186.
- Diallo, O., Diouf, A., Hanan, N.P., Ndiaye, A. and Prévost, Y. (1991) AVHRR monitoring of savanna primary production in Senegal, West Africa: 1987-1988, *International Journal of Remote Sensing*, 12(6):1259-1279.
- Field, C.B. (1995) Global net primary production: Combining ecology and remote sensing, *Remote Sensing of Environment*, 51:74-88.
- Floret, C., Pontanier, R., and Rambal, S. (1982), Measurement and modelling of primary production and water use in a south Tunisian steppe, *J. Arid Environ.*, 5:77-90.
- Gallo, K. P., Daughtry, C. S. T., and Bauer, M. E. (1985) Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies, *Remote Sensing of Environment*, 17:221-232.
- Gamon, J. A., Field, C. B., Goulden, M. L., Griffin, K. L., Hartley, A. E., Joel, G., Penuelas, J., and Valentini, R. (1995) Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types, *Ecological Applications*, 5:28-41.
- Goward S.N., Tucker, C.J. and Dye, D.G. (1985) North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer, *Vegetatio*, 64:3-14.
- Green, C.F. (1987) Nitrogen nutrition and wheat growth in relation to absorbed solar radiation, *Agricultural and Forest Meteorology*, 41:207-248.
- Hanan, N.P., Prince, S.D. and Bégué, A. (1995) Estimation of absorbed photosynthetically active radiation and vegetation net production efficiency using satellite data, *Agricultural and Forest Meteorology*, 76:259-276.
- Jackson, R.D., Reginato, R.J. and Idso, S.B. (1977) Wheat canopy temperature: A practical tool for evaluating water requirements, *Water Resources Research*, 13:651-656.
- Körner, C. (1991) Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration, *Functional Ecology*, 5:162-173.
- Kumar, M. and Monteith, J.L. (1982) Remote sensing of crop growth, In: H. Smith (Editor), *Plants and the daylight Spectrum*, *Academic Press*, London, pp.133-144.
- Lauenroth, W.K., Hunt, H.W., Swift, D.M. and Singh, J.S. (1986) Estimating aboveground net primary production in grasslands: a simulation approach, *Ecological Modelling*, 33:297-314.
- Law, B. E., and Waring, R. H. (1994) Remote sensing of leaf area index and radiation intercepted by understory vegetation, *Ecological Applications*, 4:272-279.

- Le Houérou H.N. and Hoste, C.H. (1977) Rangeland production and annual rainfall relations in the Mediterranean basin and in the African Sahelo-Sudanese zone, *J. Range Manag.*, 30:180-198.
- Le Houérou, H.N. (1984) Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology, *J. Arid Environ.*, 7:213-247.
- Le Roux, X., Gauthier, H., Bégué, A. and Sinoquet, H. (1997) Radiation absorption and use by humid savanna grassland: assessment using remote sensing and modelling, *Agricultural and Forest Meteorology*, 85:117-132.
- Leblon, B., Guerif, M., and Baret, F. (1991) The use of remotely sensed data in estimation of PAR use efficiency and biomass production of flooded rice, *Remote Sensing of Environment*, 38:147-158.
- Long, S.P., Garcia Moya, E., Imbamba, S.K., Kamnalrut, A., Piedade, M.T.F., Scurlock, J.M.O., Shen, Y.K. and Hall, D.O. (1989) Primary productivity of natural grass ecosystems of the tropics: A reappraisal, *Plant and Soil*, 115:155-166.
- Monteith, J.L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems", *Journal of Applied Ecology*, 9:747-766.
- Moran, M.S. and Jackson, R.D. (1991) Assessing the spatial distribution of evapotranspiration using remotely-sensed inputs, *J. of Env. Quality*, 20:725-737.
- Mougin, E., Lo Seen, D., Rambal S., Gaston, A., and Hiernaux, P. (1995) "A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. I : Model description and validation", *Remote Sensing of Environment*, 52:181-193.
- Myneni, R. B., and Williams, D. L. (1994) On the relationship between FAPAR and NDVI, *Remote Sensing of Environment*, 49:200-211.
- Nouvellon, Y., Rambal, S., Lo Seen, D., Moran, M. S., Lhomme, J.P., Bégué, A., Chehbouni, A.G. (1998) A process-based model for daily fluxes of water and carbon in a shortgrass ecosystem, submitted to *Agricultural and Forest Meteorology*.
- Osborn, H.B., Lane, L.J. and Hundley, J.F. (1972) Optimum gaging of thunderstorm rainfall in Southeastern Arizona, *Water Resources Research*, 8(1):259-265.
- Paruelo, J. M., Epstein, H.E., Lauenroth, W.K., and Burke, I.C. (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States, *Ecology*, 78(3):953-958.
- Pinter, P.J.Jr., Jackson, R.D., Idso, S.B. and Reginato, R.J. (1983) Diurnal patterns of wheat spectral reflectances, *IEEE Trans. Geoscience and Remote Sensing*, 21:156-163.
- Pinter, P.J.Jr., Jackson, R.D., Ezra, C.E. and Gausman, H.W. (1985) Sun angle and canopy architecture effects on the reflectance of six wheat cultivars, *International Journal of Remote Sensing*, 6 :1813-1825.
- Potter, C.S., Randerson, J.T., Field, C.B., Matson, P.A., Vitousek, P.M., Mooney, H.A. and Klooster, S.A. . (1993) Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data, *Global Biogeochemical Cycles*, 7:811-841.
- Prince, S.D. and Goward, S.N. (1995) Global primary production: a remote sensing approach, *Journal of Biogeography*, 22:815-835.
- Prince, S.D. (1991a) Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988, *International Journal of Remote Sensing*, 12(6):1301-1312.
- Prince, S.D. (1991b) A model for regional primary production for use with coarse resolution satellite data", *International Journal of Remote Sensing*, 12(6):1313-1330.
- Rambal, S. and Cornet, A. (1982) Simulation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une phytocénose Sahélienne du Sénégal, *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*, 4:381-397.
- Ruimy, A. (1995) Modélisation de la productivité primaire nette continentale, Ph.D thesis, *Université Paris Sud*.

- Ruimy, A., Saugier, B., and Dedieu, G. (1994) Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data, *Journal of Geophysical Research*, 99:5263-5283.
- Ruimy, A., Dedieu, G. and Saugier, B. (1996) TURC – Terrestrial Uptake and Release of Carbon by vegetation, a diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity, *Global Biogeochemical Cycles*, 10:269-285.
- Running, S.W. and Hunt, E.R. (1992) Generalisation of a forest ecosystem process model for other biomes, Biome-BGC, and an application for global-scale models, In: Ehleringer, J.R. and Field, C. (Editor), *Scaling processes between leaf and landscape level*, Academic Press.
- Runyon, J., Waring, R.H., Goward, S.N. and Welles, J.M. (1994) Environmental limits on net primary production and light-use efficiency across the Oregon transect, *Ecological Applications*, 4:226-237.
- Ryle, G.J.A. (1970) Partition of assimilates in an annual and a perennial grass, *Journal of applied ecology*, 7 pp. 217-227.
- Seguin B. and Itier B. (1983) Using midday surface temperature to estimate daily evaporation from satellite thermal IR data, *International Journal of Remote Sensing*, 4:371-383.
- Seguin B., Assad E., Freteaud, J.P., Imbernon, J., Kerr, Y. and Lagouarde, J.P. (1989) Use of meteorological satellites for water balance monitoring in Sahelian regions, *International Journal of Remote Sensing*, 10:1101-1117.
- Sellers, P. J. (1987) Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. II The role of biophysics in the linearity of their interdependence, *Remote Sensing of Environment*, 21:143-183.
- Sellers, P. J., Berry, J. A., Collatz, G. J., Field, C. B., and Hall, F. G. (1992) Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. III A reanalysis using improved leaf models and a new integration scheme, *Remote Sensing of Environment*, 42:187-216.
- Singh, J.S., Lauenroth, W.K. and Steinhorst, R.K. (1975) Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data, *Botanical Reviews*, 41:181-232.
- Steinmetz, S., Guerif, M., Delecolle, R. and Baret, F. (1990) Spectral estimates of the absorbed photosynthetically active radiation and light-use efficiency of a winter wheat crop subjected to nitrogen and water deficiencies, *International Journal of Remote sensing*, 10:1797-1808.
- Tucker, C.J., Holben, B.N., Elgin, J.H. and McMurtrey J.E. (1981) Remote sensing of total dry matter accumulation in winter wheat, *Remote Sensing of Environment*, 11:171-190.
- Tucker, C.J., Vanpraet, C.L., Sharman, M.J. and Van Ittersum, G. (1985) Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984, *Remote Sensing of Environment*, 17:233-249.
- Varlet-Grancher, C., Bonhomme, R., Chartier, M. and Artis, P. (1982) Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal, *Acta Oecologica Oecologia plantarum*, 3:3-26.
- Weltz, M. A., Ritchie, J.C. and Fox, H.D. (1994) Comparison of laser and field measurements of vegetation height and canopy cover, *Water Resources Research*, 30(5):1311-1319.
- Wylie, B.K., Harrington Jr., J.A., Prince, S.D. and Denda, I. (1991) Satellite and ground-based pasture production assessment in Niger: 1986-1988, *International Journal of Remote Sensing*, 12(6):1281-1299.

LIST OF FIGURES

Figure 1: Schematic representation of the plant growth and water budget models

Figure 2: Time course of living aboveground (a) and root (b) biomass at Kendal site from June 1990 through December 1992

Figure 3: Difference between actual and optimal temperature for net primary production

Figure 4: $F(\text{water stress})$ and $(1-AET/PET)$ calculated for 5-day periods during the monsoon seasons of 1990-92. Values corresponding to periods before and after peak biomass are plotted separately in figures 4a and 4b respectively.

LIST OF TABLES

Table 1: Radiation use efficiencies for summer growing season 1990, 1991 and 1992, and whole year 1991 and 1992. (* Negative values for ϵ_n occur when total respiration exceeds GPP for the given time period)

Table 2: Radiation use efficiencies for 3 main stages during the summer growing seasons. (* Negative values for ϵ_{an} occur when aboveground respiration exceeds total allocation to aboveground parts for the given time period)

Figure 1: Schematic representation of the plant growth and water budget models

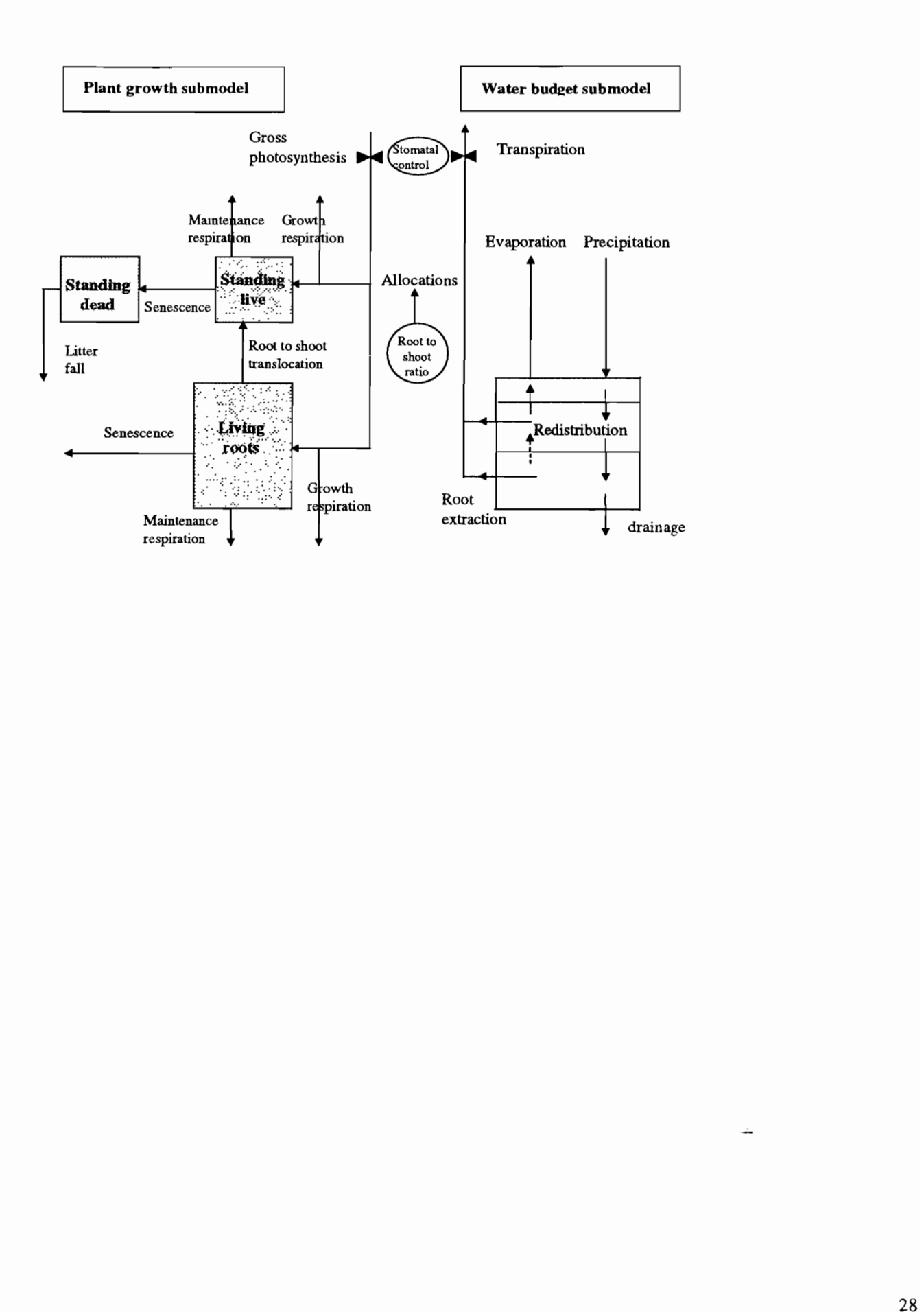


Figure 2: Time course of living aboveground (a) and root (b) biomass at Kendal site from June 1990 through December 1992

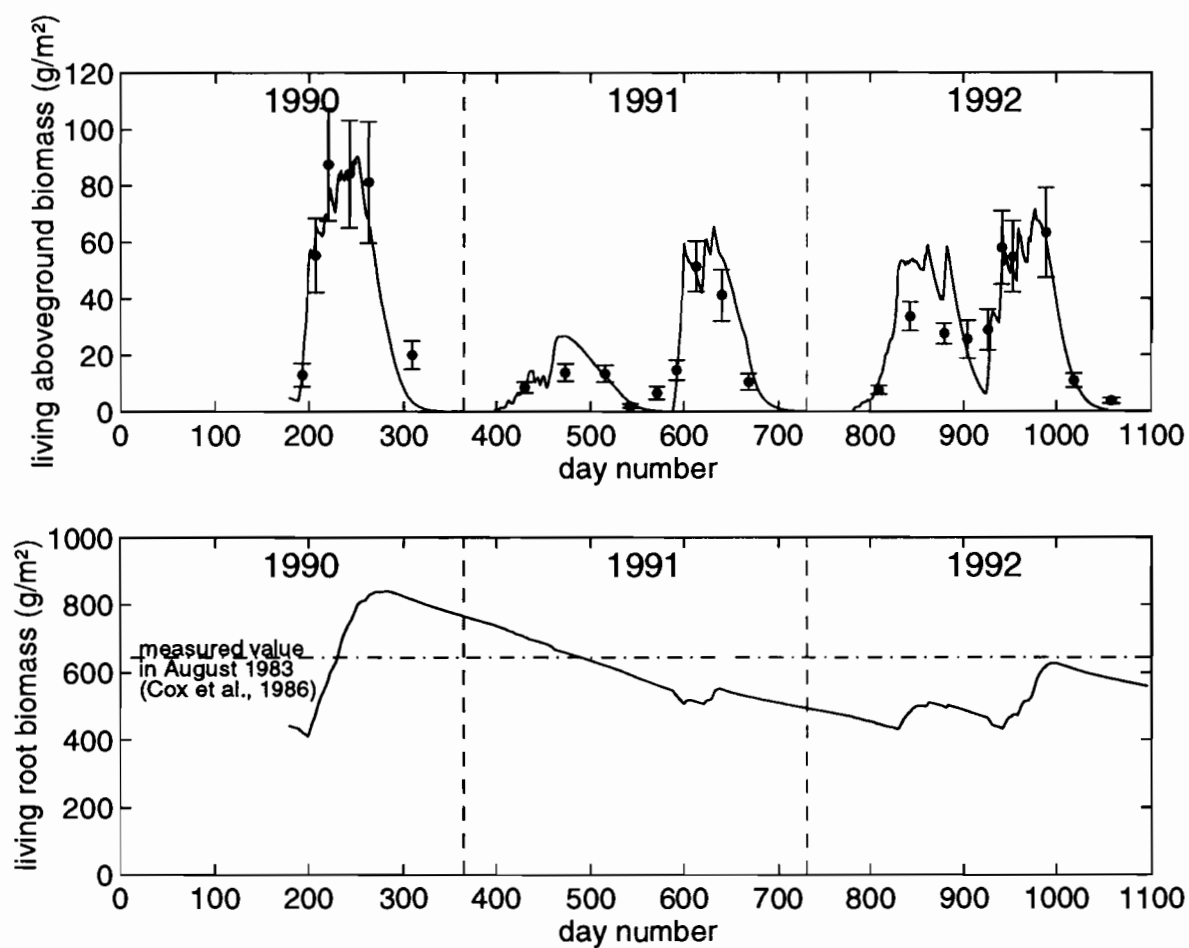


Figure 3: Difference between actual and optimal temperature for net primary production

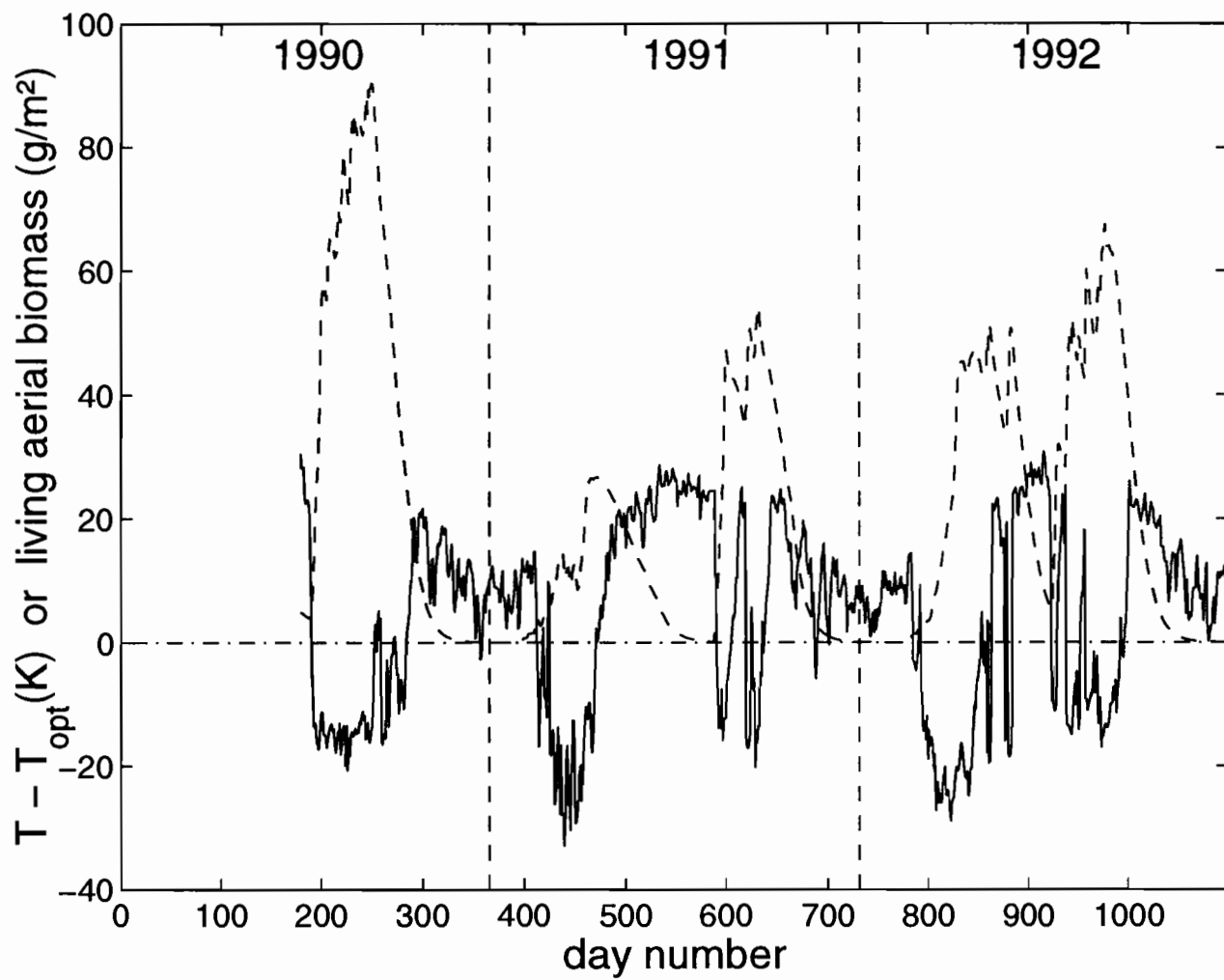


Figure 4: $F(\text{water stress})$ and $(1-\text{AET}/\text{PET})$ calculated for 5-day periods during the monsoon seasons of 1990-92. Values corresponding to periods before and after peak biomass are plotted separately in figures 4a and 4b respectively.

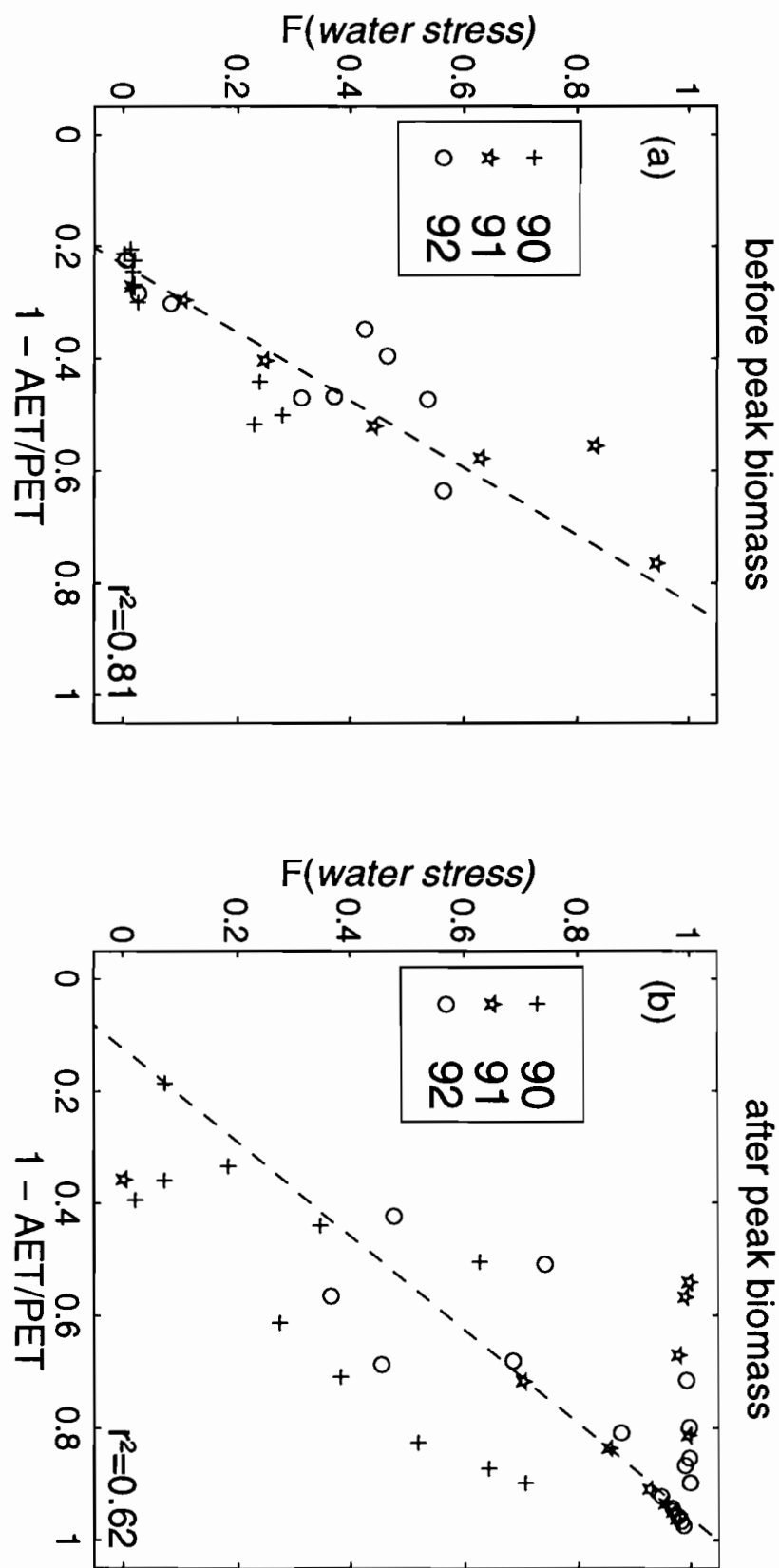


Table 1: Radiation use efficiencies for summer growing season 1990, 1991 and 1992, and whole year 1991 and 1992.
 (* Negative values for ϵ_n occur when total respiration exceeds GPP for the given time period)

	(a)			(b)		(c)
	1990 (Jul-Nov)	1991 (Jul-Nov)	1992 (Jul-Nov)	1991 (Jan-Dec)	1992 (Jan-Dec)	Jul 1990- Dec 1992
Rainfall (mm)	321	200	229	385	432	1168
Incident PAR (MJ)	1402	1342	1437	3313	3230	8119
f_{APAR}	0.22	0.13	0.17	0.09	0.15	0.14
ϵ_g (g DM MJ ⁻¹)	3.12	1.45	2.22	1.01	1.73	1.92
$F(water\ stress)$	0.20	0.65	0.49	0.72	0.58	0.51
$F(temperature)$	0.43	0.43	0.36	0.56	0.48	0.47
$F(leaf\ aging)$	0.12	0.01	0.07	0.01	0.05	0.08
ϵ_n (g DM MJ ⁻¹)	1.72	0.20	0.93	-0.09*	0.66	0.74
$F(water\ stress)$	0.25	0.91	0.64	1.04	0.74	0.67
$F(temperature)$	0.31	0.75	0.32	1.16	0.51	0.49
$F(leaf\ aging)$	0.14	0.20	0.13	-1.37	0.10	0.15
total respiration / GPP	0.45	0.86	0.58	1.09	0.62	0.61
NPP / GPP	0.55	0.14	0.42	-0.09	0.38	0.39
ϵ_{nn} (g DM MJ ⁻¹)	0.35	0.32	0.27	0.28	0.26	0.29
$F(water\ stress)$	0.34	0.80	0.70	0.84	0.73	0.72
$F(temperature)$	0.26	0.38	0.37	0.54	0.59	0.50
$F(leaf\ aging)$	0.21	0.01	0.13	0.01	0.08	0.11
total allocation to shoots / GPP	0.34	0.72	0.45	0.84	0.51	0.48
aboveground resp. / total alloc. to shoots	0.67	0.70	0.73	0.67	0.71	0.69
ANPP / GPP	0.11	0.22	0.12	0.28	0.15	0.15

Table 2: Radiation use efficiencies for 3 main stages during the summer growing seasons

(* Negative values for ϵ_{an} occur when aboveground respiration exceeds total allocation to aboveground parts for the given time period)

	Stage 1: ten first days of growing seasons 90-92	Stage 2: day eleven to last peak biomass	Stage 3: last peak biomass to end of growing season	Entire monsoon growing seasons 90-92
Rainfall (mm)	102	354	110	566
Number of days	30	125	195	350
Incident PAR (MJ)	351	1283	1623	3256
f_{APAR}	0.11	0.31	0.17	0.22
ϵ_r (g DM MJ ⁻¹)	3.79	3.26	1.16	2.48
$F(\text{water stress})$	0.27	0.31	0.63	0.40
$F(\text{temperature})$	0.36	0.41	0.43	0.41
$F(\text{leaf aging})$	0.01	0.02	0.31	0.09
ϵ_n (g DM MJ ⁻¹)	1.57	1.90	0.12	1.20
$F(\text{water stress})$	0.42	0.36	0.93	0.51
$F(\text{temperature})$	0.43	0.29	0.63	0.33
$F(\text{leaf aging})$	0.00	0.01	0.76	0.12
total respiration / GPP	0.59	0.42	0.90	0.52
NPP / GPP	0.42	0.59	0.11	0.48
ϵ_{an} (g DM MJ ⁻¹)	3.41	0.39	-0.20*	0.33
$F(\text{water stress})$	0.24	0.55	1.43	0.64
$F(\text{temperature})$	0.59	0.42	-0.83	0.59
$F(\text{leaf aging})$	0.00	0.05	-1.33	0.15
total allocation to shoots / GPP	1.37	0.35	0.30	0.43
aboveground resp. / total alloc. to shoots	0.34	0.66	1.57	0.69
ANPP / GPP	0.90	0.12	-0.17	0.13

ANNEXE 3

Article 3 : Présenté à Intern. Geoscience and Remote Sensing Sym. (IGARSS'98), Seattle, Washington, 6-10 july.

Effect of the vegetation clumping on the BRDF of a semi-arid grassland : comparison of the SAIL model and ray tracing method applied to a 3D computerized vegetation canopy¹

D. Luquet¹, A. Bégué¹, J. Dauzat², Y. Nouvellon¹ and H. Rey²

¹ CIRAD, Maison de la Télédétection, 500, rue J.F. Breton, 34 093 Montpellier Cedex 5, France

Phone : +(33) 4 67 54 87 39; Fax : +(33) 4 67 54 87 00; email : agnes.begue@cirad.fr.

² CIRAD, Unité de Modélisation des Plantes, Campus International de Baillarguet, Montferrier-sur-Lez, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 01, France

Phone : +(33) 4 67 59 38 57; Fax : +(33) 4 67 59 38 58; email : jean.dauzat@cirad.fr.

ABSTRACT

A 3D model of vegetation, the AMAP Software (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes, CIRAD), is used with a ray-tracing method to compute radiative transfer of sparse canopies. In a first step, the ray-tracing model is validated against two well-known radiative transfer models: a turbid medium model, SAIL, in the case of an homogeneous canopy, and a geometrical model of cylinders for clumped vegetation. Then, botanical measurements of semi-arid grassland acquired during SALSA project in 1997 (Sonora, Mexico) are used to create 3D realistic scenes of vegetation. The BRDF of these 3D scenes is compared to the BRDF of a turbid medium equivalent in terms of vegetation parameters (leaf area index, leaf angle inclinations ...). It is then possible to evaluate the error committed when sparse clumped canopies are treated as turbid mediums.

Keywords: Radiative transfer, sparse canopy, ray-tracing, 3D vegetation model, grassland

INTRODUCTION

In most remote sensing studies, the models used to describe radiative transfer in the vegetation canopies consider the canopy as a turbid medium. These models have the advantage to be simple (short computer code and few input parameters), and to give correct results for dense canopies; As an example, in the SAIL model [1] the canopy is represented by one or several horizontal infinite layers defined by a LAI (Leaf Area Index) and made of little diffusing and absorbing elements characterized by a LAD (Leaf Angle Distribution). However, these models are not really adapted to sparse canopies, such as semi-arid vegetation or temperate crops in their installation phase, which generally have a clumped structure.

In this case, radiative transfer models used are either geometric models, where plants or set of plants are assimilated to simple forms [2], or 3D models such as DART [3], that numerically solve the radiative transfer equation. These models are complex, and the vegetation structure is approximated.

A recent alternative stands in using 3D models of vegetation, which permits to describe more accurately

heterogeneous canopies. This is the case of the AMAP Software (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes, CIRAD), where both plant architecture and growth are simulated, giving 3D computerized scenes of vegetation canopies. The BRDF (Bidirectional Reflectance Factor) of these scenes is calculated using ray-tracing methods (RT).

In this paper, we will present first the validation of the RT technique applied to 3D computerized vegetation canopies. This validation is performed against SAIL and geometric model simulations.

Once validated, RT methods are applied on 'realistic' vegetation canopies. Architecture of semi-arid grassland was measured in 1997 during the SALSA (Semi-Arid Land Surface Atmosphere) experiment, to create scenes of the sparse vegetation of the San Pedro Basin (Sonora, Mexico); Comparisons between BRDF obtained by RT applied to these 3D scenes and to 2D scenes equivalent in terms of vegetation parameters (LAI, LAD ...) give a first evaluation of the limits of representing a sparse canopy as a turbid medium.

The aim of this paper is to give an order of magnitude of the errors committed on the BRDF when sparse canopies are considered as turbid mediums.

THE MODELS

AMAP software

The AMAP software creates realistic 3D scenes of vegetation described in terms of [4]:

- **Topology**, resulting of the dynamic functioning of meristems, generating successions of nodes and internodes ; a set of internodes and nodes elongating during the same flush constitutes a growth unit (GU).
- **Geometry**, describing distributions and orientations of elements (leaves, nodes...).
- **Time**, for topological and geometrical parameters evolution.

Each element is characterized by a symbol, describing its morphology. The simulation method used in the AMAP Software derives directly from the stochastic modeling of growth processes. All topological and geometrical data is gathered in a «parameter file», so that all GU can be positioned along a «reference axis» accounting for the physiological gradients within the plant.

Ray-tracing

The path of individual photons is simulated. So it privileges the sampling of first order interceptions. The different steps are outlined below [5]:

- 1• calculate the position of a photon and its direction according to sky radiance distribution;
- 2• search for its interception by plant's polygon or soil;
- 3• determination of the destiny of the intercepted photon.
- 4• Steps 2. and 3. are iterated until the photon is absorbed or reflected outside the canopy. Then, the whole sequence is repeated.

Millions of photons may be necessary if accurate reflectance is needed, that is about several hours of computer time. Moreover one simulation is restricted to one waveband for given radiative conditions.

VALIDATION

In a first step, ray-tracing technique has been applied on an homogeneous canopy and the results were compared to SAIL simulations ran with similar soil and vegetation inputs. In Fig.1 is presented an example of results obtained in the solar plane. The ray-tracing technique and SAIL model give similar values of BRF for an homogeneous medium. The slight differences correspond to large view angles (85°).

The same kind of validation has been carried out with success between BRF simulations using RT over a stand of porous cylinders and simulations obtained using a geometrical model of cylinders [6].

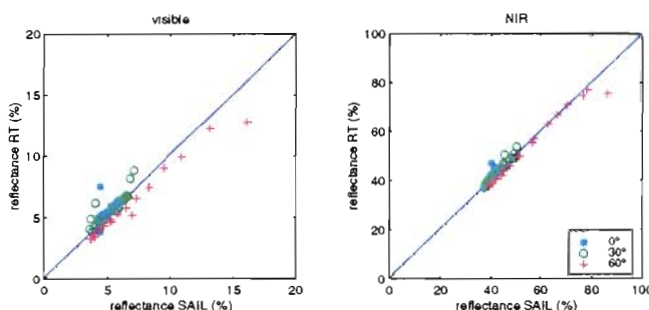


Fig. 1 : Comparison of BRF calculated in the solar plane with SAIL and ray tracing technique (RT) over an homogeneous canopy (LAI= 2, 1cm² leaves, spherical distribution) for three solar angles.

FIELD MEASUREMENTS

Vegetation measurements during the 1997 monsoon (July-September) were performed on two sites of the Mexican part of the San Pedro Basin. Four species of perennial grass were studied to describe semi-arid grassland: *Aristida terniceps*, *Bouteloua gracilis*, *Bouteloua repens* and *Eragrostis intermedia*. The structure characterization can be divided into:

- **Microstructure** : it describes the plant itself, in terms of number of stems and architecture of each stem (number, size, and inclination of leaves, inter-nodes...). These

measurements were done for each species once or twice a week to observe each step of development, so that it has been possible to create characteristic plants for a given date.

- **Macrostructure** : it describes the density and relative distribution of each species. Observations are made once during the growth period. 10 plots of 1m² (chosen randomly) on a site, are described in terms of position and diameter of the plant clumps.

RESULTS AND DISCUSSION

The vegetation data were used to create 3D scenes of semi-arid grassland. Frequency of measurements permits to simulate canopies for each GU, which means every three days of plant development. An example is shown in Fig.2 for the tillering phase.

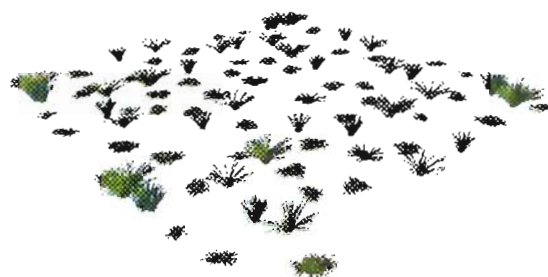


Fig.2 : Semi-arid grassland scene (tillering phase) created by the AMAP Software.

The vegetation canopy represented in Fig.2 has a LAI of 0.2, and a LAD close to spherical distribution.

We then performed RT calculations in two cases: first, the vegetation canopy represents exactly the spatial distribution of the leaves, while in the second case, the vegetation canopy is an equivalent turbid medium, named "topiaire", with the same total amount of leaves and LAD. The soil and vegetation optical properties (Table 1) and the geometric configuration (0°, 30° and 60° for the Sun zenith angle, [-85°;+85°] for view angles in the solar plane) were the same for each simulation. Only direct Solar radiation was simulated.

Table 1 : Optical properties of canopy elements.

Element	Reflectance		Transmittance	
	Red	NIR	Red	NIR
Leaves	0.135	0.52	0.055	0.44
Soil	0.126	0.286	-	-

Results are presented in Fig. 3. In the Red band, the canopy BRF is largely underestimated when vegetation is considered as a turbid medium, due to a higher vegetation cover. Results

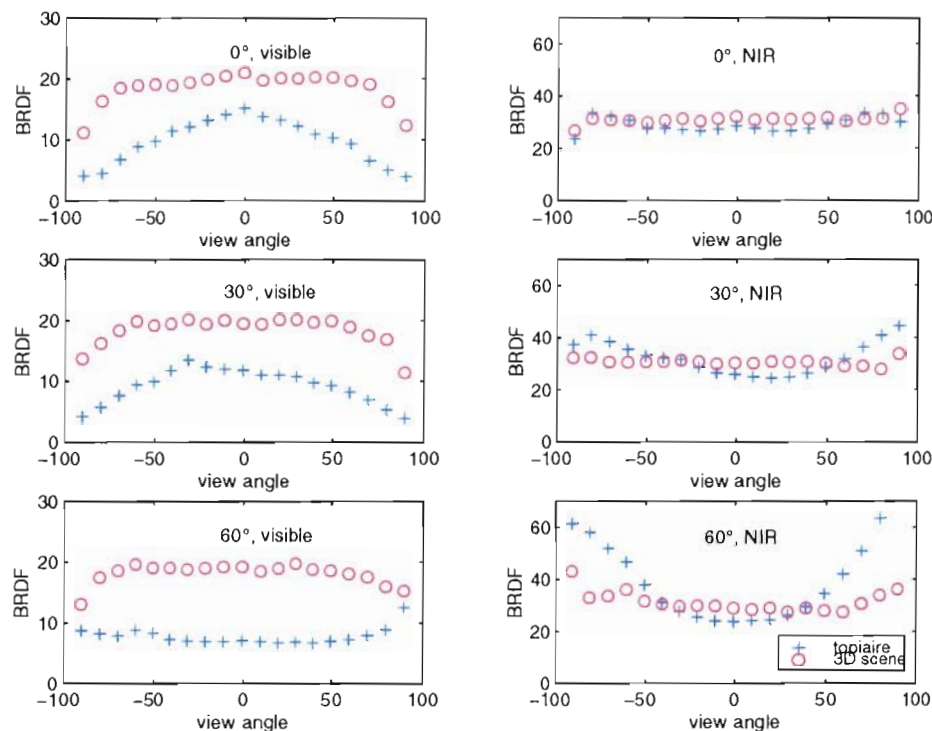


Fig. 3: Comparison of BRF calculations (RT) for an homogeneous and a sparse canopy with same soil and vegetation characteristics.

difference can reach more than 10%; it means that clumping effect cannot be neglected to accurately simulate BRDF in the case of sparse canopies.

In the NIR band, the difference is less, except for high Solar zenith angle (60°). This is due to the high leaves transmittance.

CONCLUSIONS

Although the creation of 3D realistic scenes of vegetation requires a lot of measurements and a lot of time, it appears that ray-tracing method is an efficient tool to simulate and characterize the radiative transfer in sparse canopies. The error committed when such vegetation is treated as a turbid medium has been evaluated in this paper through an example.

Next step will consist in comparing the BRDF of a grassland obtained with different radiative transfer models:

- homogeneous distribution in an horizontal infinite layer (SAIL).
- homogeneous distribution, but concentrated on an area proportional to the vegetation cover (weighted SAIL BRDF).
- 3D realistic scene (AMAP Software) using plant architecture measurement (ray-tracing technique).

These models will be tested on different vegetation canopies with varying LAI, clump densities, leaf angles in order to make recommendations on the radiative transfer model to be used according to the structure of the canopy.

ACKNOWLEDGMENTS

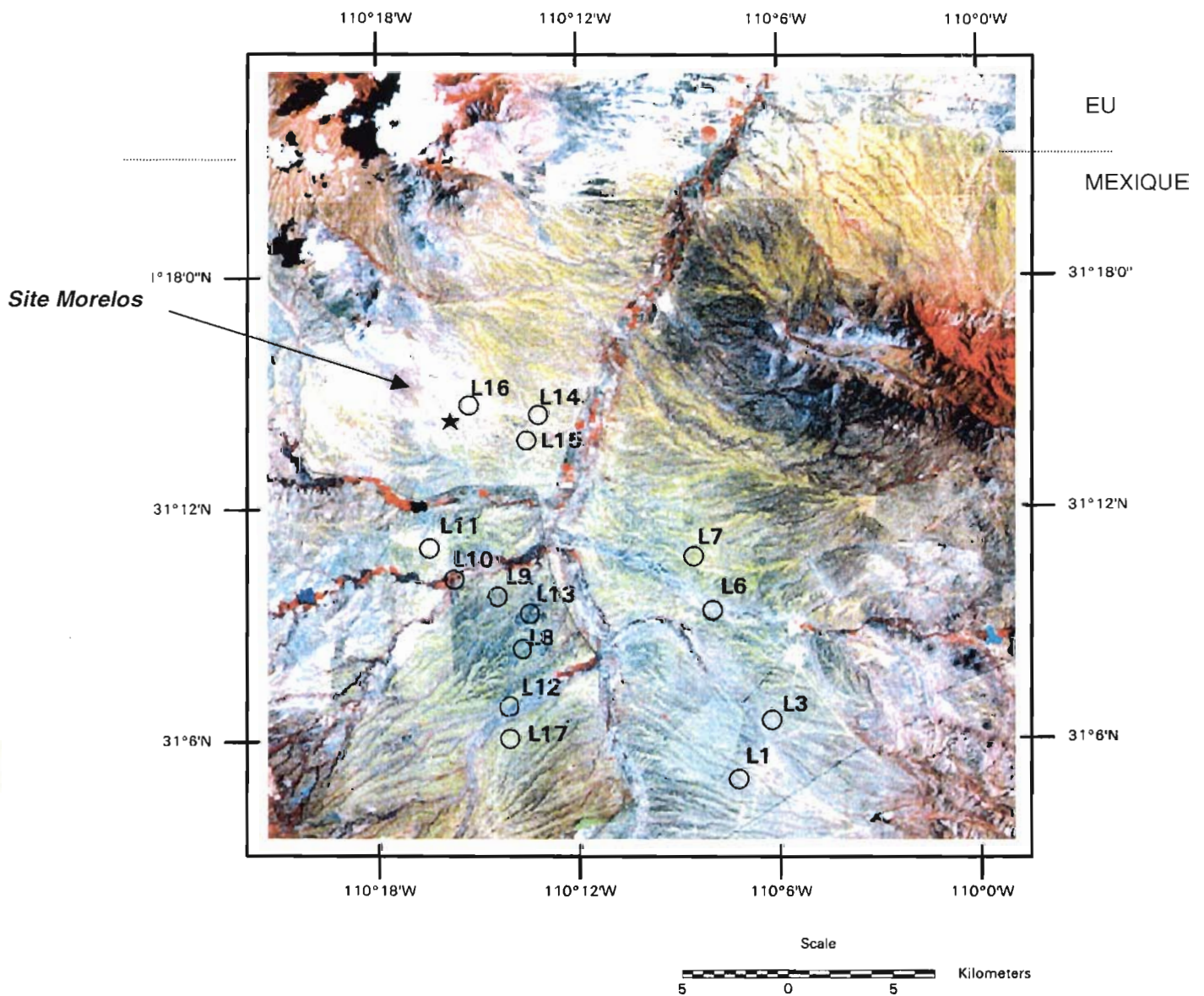
We thank the ORSTOM team in Hermosillo (Mexico) for their contribution to the field measurements.

REFERENCES

- [1] Verhoef, «Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: the SAIL model», in Remote Sensing Environment n°16, pp. 125-141, 1984.
- [2] A. Bégué, «Modeling hemispherical and directional radiative fluxes in regular clumped canopy», in Remote Sensing Environment, n°42, pp. 219-229, 1992.
- [3] J.P. Gastellu-Etchegorry, V. Demarez, V. Pinel, V. Zagolski, «Modeling radiative transfer in heterogeneous 3D vegetation», in Remote Sensing Environment n°58, pp.131-156, 1996.
- [4] J. Bouchon, P. De Reffye, and D. Barthélémy, «Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux», INRA Editions, 434 p, 1997.
- [5] J. Dautat, «Simulated plants and radiative transfer simulation», in Crop structure and Light Microclimate, C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme and H. Sinoquet, INRA Editions, pp. 271-278, 1993.
- [6] D. Luquet, «Modélisation du transfert radiatif au sein des prairies semi-arides», MSc report ENSAT-CIRAD, 70p, 1997.

ANNEXE 4

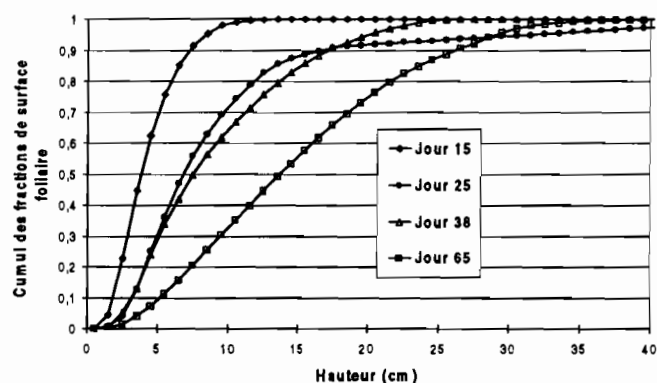
Localisation des principaux sites de mesure avec le LAI-2000 (année 1996, image Landsat)



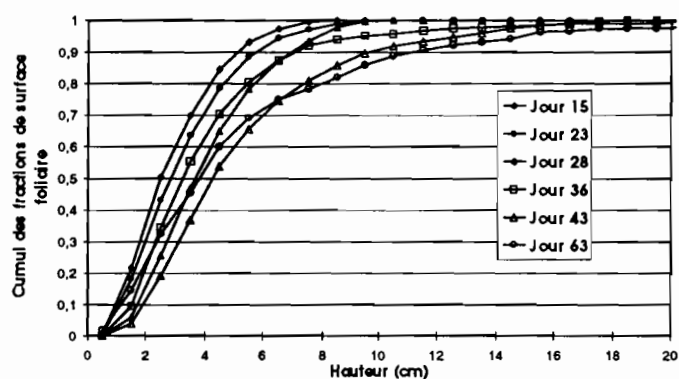
ANNEXE 5

Fractions cumulées de la surface foliaire en fonction de la hauteur, pour 4 espèces dominantes et à différents stades phénologiques (sites Morelos et Zapata, années 1996 et 1997).

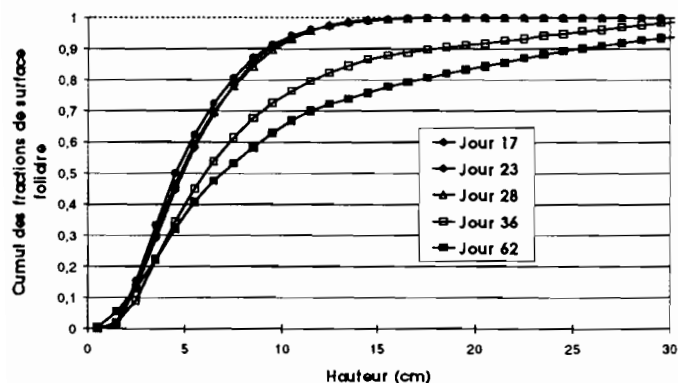
Aristida terniceps



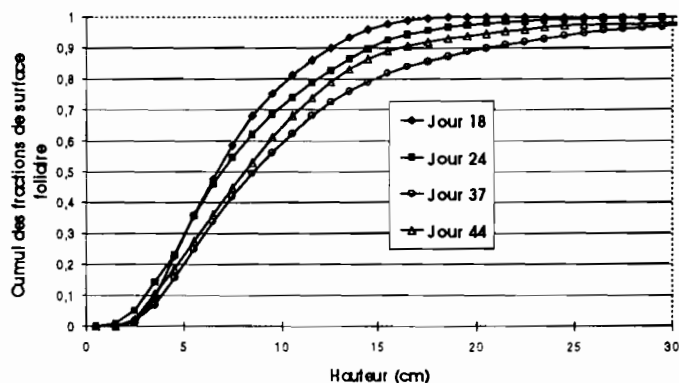
Bouteloua repens



Bouteloua gracilis



E. intermedia



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abramopoulos, F., Rosenzweig, C., and Choudhury, B., 1988. Improved ground hydrology calculations for global climate models (GCM) : Soil water movement and evapotranspiration. *J. Climate Appl. Meteor.*, 1: 921-941.

Aguiar, M. R., Paruelo, J. M., Sala, O. E., and Lauenroth, W. K., 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7: 381-390.

Aguilar-Martin, J., and Rambal, S., 1982. Identification of an ecological model by partitioning filter plant growth in arid regions. In : IFAC identification and system parameter estimation 1982, G. A. Bekey and G. N. Saridis, Eds. Pergamon Press, Oxford and New York.

Amthor, J. S., 1984. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell Environ.*, 7: 561-569.

Anderson, M. C., 1970. Interpreting the fraction of solar radiation available in plant communities. *Agric. Meteorol.*, 9: 191-216.

Anway, J. C., Brittain, E. G., Hunt H. W., Innis, G. S., Parton, W. J., Rodell, C. F., and Sauer, R. H., 1972. ELM : Version 1.0. Grassland Biome-US. International Biological Program Tech. Rep. No. 156, Colorado State University, Fort Collins, Colorado.

Ares, J., and Singh, J. S., 1974. A model of root biomass dynamics of shortgrass prairie dominated by blue grama (*Bouteloua gracilis*). *J. Appl. Ecol.*, 11: 727-749.

Arnaud, Y., 1992. Caractérisation des nuages précipitants en fonction de leur structure spatiale et de leur évolution temporelle en milieu sahélien à partir d'image METEOSAT. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse.

Asrar, G., Fuchs, M., Kanemasu, E. T., and Hatfield, J. L., 1984. Estimating absorbed photosynthetically active radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat. *Agronomy Journal*, 76: 300-306.

Avaste, O., Moldau, H., and K.S., S., 1962. Distribution spectrale des rayonnements direct et diffus. *Akad. Navk. Est. S.S.R Inst. Phys. Astron.*, 3: 44-57.

Bachelet, D., 1989. A simulation model of intraseasonal carbon and nitrogen dynamics of blue grama swards as influenced by above- and belowground grazing. *Ecological Modelling*, 44: 231-252.

Balling, R. C., 1988. The climatic impact of a Sonoran vegetation discontinuity. *Climatic Change*, 13: 99-109.

Barhe, C. J., 1995. Human impacts on the grasslands of Southeastern Arizona. In : The desert grassland, M. P. McClaran and T. R. Van Devender, Eds. The University of Arizona Press, Tucson.

Barrett, E. C., 1984. An interactive technique for satellite-improved rainfall monitoring. Integrated approaches in remote sensing (ESA SP), Guilford, UK, Aug 1984, pp. 191-199.

Bégué, A., 1991. Estimation de la production primaire en zone Sahélienne à partir de données radiométriques. Thèse de doctorat, Université Paris VII.

Bégué, A., 1991. Modelling hemispherical and directional radiative fluxes in regular-clumped canopies. *Remote Sens. Environ.*, 40: 219-230.

- Bégué, A., 1993. Leaf Area Index, Intercepted Photosynthetically Active Radiation, and spectral vegetation indices : A sensibility analysis for regular-clumped canopies. *Remote Sens. Environ.*, 46 : 45-59.
- Bégué, A., Hanan, N. P., and Prince, S. D., 1994. Radiative transfer in shrub savanna sites in Niger : preliminary results from HAPEX-Sahel. 2. Photosynthetically active radiation interception of the woody layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 69: 246-266.
- Bégué, A., Desprat, J. F., Imbemon, J., and Baret, F., 1991. Radiation use efficiency of pearl millet in the Sahelian zone. *Agricultural and Forest Meteorology*, 56: 93-110.
- Blydenstein, J., 1966. Root system of four desert grassland species on grazed and protected sites. *Journal of Range Management*, 19: 93-95.
- Bock, C. E., and Bock, J. H., 1991. Cover of perennial grasses in southeastern Arizona in relation to livestock grazing. *Conservation Biology*, 7: 371-377.
- Bouchon, J., De Reffy, P., and Barthélémy, D., 1997. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. , Editions INRA.
- Bouman, B. A. M., 1991. Crop parameter estimation from ground-based X-band (3-cm waves) radar data. *Remote Sensing of Environment*, 37: 193-205.
- Bouman, B. A. M., 1992. Linking physical remote sensing models with crop growth simulation models, applied for sugar beet. *International Journal of Remote Sensing*, 13 (14) : 2565-2581.
- Branson , F. A., Gifford, G. F., and Owen, R. J., 1972. Rangeland hydrology, *Range Sci. Ser.*, 84 pp., Soc. for Range Manage., Denver, Colorado.
- Braud, I., Dantas-Antonino, A. C., Vaudlin, M., Thony, J. L., and Ruelle, P., 1995. A simple Soil-Plant-Atmosphere Transfer model (SiSPAT): development and field verification. *J. Hydrol.*, 166: 213-250.
- Brooks, R. H., and Corey, A. T., 1964. Hydraulic properties of porous media. *Hydrology paper 3.*, Colorado State University, Fort Collins.
- Brouwer, R., and deWit, C. T., 1969. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In : *Root growth*, W. J. Whittington, Ed., Butterworths, London, pp. 224-244.
- Brown, L. F., and Trlica, M. J., 1977. Carbon dioxide exchange of blue grama swards as influenced by several ecological variables in the field. *J. appl. Ecol.*, 14: 205-213.
- Bryant, N. A., Johnson, L. F., Brazel, A. J., Balling, R. C., Hutchinson, C. F., and Beck, L. R., 1990. Measuring the effects of overgrazing in the Sonoran desert. *Climatic change*, 17: 243-264.
- Burgess, T. L., 1995. Desert grassland, mixed shrub, savanna, shrub steppe, or semidesert scrub ; The dilemma of coexisting growth forms. In : *The desert grassland*, M. P. McClaran and T. R. Van Devender, Eds. The University of Arizona Press, Tucson.
- Cable, D. R., 1975. Influence of precipitation on perennial grass production in the semidesert southwest. *Ecology*, 56: 981-986.
- Camillo, P. J., and Gurney, R. J., 1986. A resistance parameter for bare soil evaporation models. *Soil Science*, 141: 95-105.
- Campbell, G. S., 1974. A simple method for determining unsaturated conductivity from soil moisture retention data. *Soil Science*, 117: 311-314.
- Canfield, R. H., 1948. Perennial grass competition as an indicator of condition of southwestern mixed grass ranges. *Ecology*, 29: 191-204.
- César, J., 1992. La production biologique des savanes de Côte d'Ivoire et son utilisation par l'homme. Biomasse, valeur pastorale et production fourragère. Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des pays tropicaux, Maison Alfort, France.

- Chanson, J. W., Baldocchi, D. D., and Huston, M. A., 1991. A comparison of direct and indirect methods for estimating forest canopy leaf area. *Agric. For. Meteorol.*, 57: 107-128.
- Charles-Edwards, D. A., Doley, D., and Rimmington, G. M., 1986. *Modelling plant growth and development*, Academic Press, Orlando, FL.
- Chen, D.-X., and Lieth, J. H., 1992. Two-dimensional model of water transport in the root zone and plant for container-grown chrysanthemum. *Agricultural and Forest Meteorology*, 59: 129-148.
- Chen, D.-X., and Courghenour, M. D., 1994. GEMTM : a general model for energy and mass transfer of land surfaces and its application at the FIFE sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 68: 145-171.
- Chen, D.-X., Courghenour, M. D., Knapp, A. K., and Owensby, C. E., 1994. Mathematical simulation of C4 grass photosynthesis in ambient and elevated CO₂. *Ecological Modelling*, 73: 63-80.
- Clark, F. E., and Paul, E. A., 1970. The microflora of grassland. *Adv. Agron.*, 22: 375-435.
- Collatz, G. J., Ribas-Carbo, M., and Berry, J. A., 1992. Coupled photosynthesis - stomatal conductance model for leaves of C4 plants. *Aust. J. Plant Physiol.*, 19: 519-538.
- Connor, D. J., Brown, L. F., and Trlica, M. J., 1974. Plant cover, light interception and photosynthesis of shortgrass prairie, a functional model. *Photosynthetica*, 8 (1) : 18-27.
- Cornet, A., 1981. Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal. Thèse de Doct. Ing, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- COTECOCA-SARH, 1974. Tipos de vegetacion, sitios de productividad forrajera y coeficientes de agostadero. Hermosillo, Sonora, Mexico.
- Coughenour, M. B., McNaughton, S. J., and Wallace, L. L., 1984. Modelling primary production of perennial graminoids - Uniting physiological processes and morphometric traits. *Ecological Modelling*, (23) : 101 - 134.
- Cox, J. R., Frasier G. W., and Renard K.G., 1986. Biomass distribution at Grassland and Shrubland sites. *Rangelands*, 8 (2) : 67-68.
- Cox, J. R., De Alba-Avila, A., Rice, R. W., and Cox, J. N., 1993. Biological and physical factors influencing *Acacia constricta* and *Prosopis velutina* establishment in the Sonoran desert. *Journal of Range Management*, 46: 43-48.
- Dahlman, R. C., and Kucera, C. L., 1965. Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology*, 46: 84-89.
- Dauzat, J., 1993. Stimulated plants and radiative transfer simulation. In : Crop structure and light microclimate, characterisation and applications, C. Valert-Grancher, R. Bonhomme and H. Sinoquet, Eds. Editions de l'INRA, pp. 271-279.
- De Wit, C. T., 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Res. Rep. No. 663*, Centre for Agric. Pub. and Doc., Wageningen.
- Delécolle, R., Maas, S. J., Guerif, M., and Baret, F., 1992. Remote sensing and crop production models : present trends. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 47: 145-161.
- Delting, J. K., Parton, W. J., and Hunt, H. W., 1978. An empirical model for estimating CO₂ exchange of *Bouteloua gracilis* (H.B.K) Lag. in shortgrass prairie. *Oecologia (Berl.)*, 33: 137-147.
- Delting, J. K., Parton, W. J., and Hunt, H. W., 1979. A simulation Model of *Bouteloua gracilis* biomass dynamics on the North America shortgrass prairie. *Oecologia*, 38: 167-191.
- Diallo, O., Diouf, A., Hanan, N. P., Ndiaye, A., and Prévost, Y., 1991. AVHRR monitoring of savanna primary production in Senegal, West Africa : 1987-1988. *International Journal of Remote Sensing*, 12 (6) : 1259-1279.

Doorenbos, J., and Pruitt, W.O., 1977. Crop water requirements. Irrigation and drainage paper n°24, UN Food and Agriculture Organization, Rome, Italy.

Downes, R. W., 1969. Differences in transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. *Planta*, (88) : 262-273.

Dwyer, D. D., and De Garmo, H. C., 1970. Greenhouse productivity and water use efficiency of selected desert shrubs and grasses under four soil-moisture levels. New Mexico State Univ., Agric. Exp. Stat. Bull. 570, Las Cruces, New Mexico.

Ehleringer, J., and Pearcy, R. W., 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C3 and C4. *Plant Physiol.*, 73: 555-559.

Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., Burke, I. C., and Coffin, D. P., 1998. Regional productivities of plant species in the great plains of the United States. *Plant ecology*, 134 : 173-195.

Farquhar, G. D., Von Caemmerer, S., and Berry, J. A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149: 78-90.

Franklin, J., Duncan, J., Huete, A. R., Van Leeuwen, W. J. D., Li, X., and Bégué, A., 1994. Radiative transfer in shrub savanna in Niger : preliminary results from HAPEX-Sahel. 1. Modelling surface reflectance using a geometric-optical approach. *Agriculture and Forest Meteorology*, 69: 223-245.

Gaastra, P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Madeligen van de Landbouwhoogeschool te Wageningen*, 59: 1-68.

Gale, M. R., and Grigal, D. F., 1987. Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Can. J. For. Res.*, 17: 829-834.

Gallo, K. P., Daughtry, C. S. T., and Bauer, M. E., 1985. Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Remote Sensing of Environment*, 17: 221-232.

Gardner, W. R., 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Science*, 89: 63-73.

Gastellu-Etchegorry, J. P., Demarez, V., Pinel, V., and Zagolski, F., 1996. Modeling radiative transfer in heterogeneous 3-D vegetation canopies. *Remote Sensing Environment*, 58: 131-156.

Gifford, R. M., 1974. A comparison of potential photosynthesis, productivity and yield of plant soil with differing photosynthetic metabolism. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 1: 107-117.

Gifford, R. M., and Musgrave, R. B., 1973. Stomatal role in the variability of net CO₂ exchange rate by two maize inbreds. *Australian Journal of Biological Sciences*, 26: 35-44.

Glendening, G. E., 1952. Some quantitative data on the increase of mesquite and cactus on a desert grassland range in southern Arizona. *Ecology*, 33: 319-328.

Glendening, G. E., and Paulsen, H. A., 1955. Reproduction and establishment of velvet mesquite as related to invasion of semideserts grasslands. USDA, Forest Service Technical Bulletin 1127 .

Goel, N. S., 1987. Models of vegetation canopy reflectance and their use in estimation of biophysical parameters from reflectance data. *Remote Sensing Reviews*, 3: 1-50.

Goel, N. S., and Strebel, D. E., 1984. Simple Beta distribution representation of leaf orientation in vegetation canopies. *Agronomy Journal*, 75: 800-802.

Goff, B. F., 1985. Dynamics of canopy structure and soil surface cover in a semi-arid grassland. Unpublished master's thesis, University of Arizona, Tucson.

Goodrich, D. C., 1994. SALSA-MEX: A large scale Semi-Arid Land-Surface-Atmospheric Mountain Experiment. Proc. 1994 Intern. Geoscience and Remote Sensing Sym., Aug. 8-12 (IGARSS'94) , Pasadena, CA , vol. 1 , pp. 190-193.

- Goodrich D.C. and al., 1998. An overview of the 1997 activities of the Semi-Arid Land-Surface-Atmosphere (SALSA) program. American Meteorological Society Annual Meeting, Proc. 78th, Phoenix, Arizona, 11-16 January. .
- Goudriaan, J., 1977. Crop Micrometeorology : A simulation study , Pudoc, Wageningen.
- Goward, S. N., Tucker, C. J., and Dye, D. G., 1985. North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. *Vegetatio*, 64: 3-14.
- Goward, S. N., Waring, R. H., Dye, D. G., and Yang, J., 1994. Ecological remote sensing at OTTER : Satellite macroscale observations. *Ecological applications*, 4: 322-343.
- Graetz, R. D., and Gentle, M.R., 1982. The relationships between reflectance in the Landsat wavebands and the composition of an Australian semi-arid shrub rangeland. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 48, 1721-1730.
- Green, C. F., 1987. Nitrogen nutrition and wheat growth in relation to absorbed solar radiation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 41: 207-248.
- Guyot, G., 1995. Application aux statistiques agricoles. In : *Précis de la télédétection*, volume 2 : Applications thématiques, F. Bonn and G. Rochon, Eds. Les presses universitaires du Québec, 312 p.
- Guyot, G., 1997. *Climatologie de l'environnement : de la plante aux écosystèmes*, Ed. MASSON, 130 p.
- Hanan, N. P., and Bégué, A., 1995. A method to estimate instantaneous and daily intercepted photosynthetically active radiation using a hemispherical sensor. *Agricultural and Forest Meteorology*, 74: 155-168.
- Hanan, N. P., Prince, S. D., and Hiernaux, P. H. Y., 1991. Spectral modelling of multicomponent landscapes in the Sahel. *International Journal of Remote Sensing*, 12 (6) : 1273-1258.
- Hanson, J. D., Parton, W. J., and Innis, G. S., 1985. Plant growth and production of grassland ecosystems : A comparison of modelling approaches. *Ecological Modelling*, 29: 131-144.
- Hanson, J. D., Skiles, J. W., and Parton, W. J., 1988. A multi-species model for rangeland plant communities. *Ecological Modelling*, 44: 89-123.
- Hapke, B., 1963. A theoretical photometric function for lunar surface. *Journal Geophys. Res.*, 68: 4571-4586.
- Hapke, B., 1981. Bidirectionnal reflectance spectroscopy 1. Theory. *Journal Geophys. Res.*, 86 (B4) : 3039-3054.
- Hasting, J. R., and Turner, R. M., 1965. *The changing mile* , University of Arizona Press, Tuscon , pp.317.
- Hazlett, D. L., 1992. Leaf area development of four plant communities in the Colorado steppe. *The American Midland Naturalist*, 127 (2) : 276-289.
- Humphrey, R. R., and Mehroff, L. A., 1958. Vegetation changes on a southern Arizona grassland range. *Ecology*, 39: 720-726.
- Hyder, D.N., Bement, R.E., Remmenga, E.E., and Hervey, D.F., 1975. Ecological responses of mature plants and guidelines for management of shortgrass prairie. United States Department of Agriculture Technical Bulletin 1503.
- Inoue, Y., Moran, M. S., and Horie, T., 1997. Predicting potential and actual crop growth and yield based on a simulation model with remotely sensed spectral measurements. *Proc. of 7th International symposium in remote sensing*, Courchevel, France, 7-11 April 1997 .
- Irons, J.R., Ranson, K.J., Daughtry, C.S.T., 1988. Estimating big bluestem albedo from directional reflectance measurements, *Remote Sens. Environ.*, 25 :185-199.

- Jackson, D., Long, S. P., and Mason, C. F., 1986. Net primary production, decomposition and export of *Spartina anglica* on a Suffolk Salt marsh. *J. Ecology*, 74: 657-692.
- Jackson, J.E., and Palmer, J. W., 1979. A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of Botany*, 44: 381-382.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., and Schulze, E. D., 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108: 389-411.
- Jackson, R. D., Teillet, P.M., Slater, P.N., Fedosejevs, G., Jasinski, M.F., Aese, J.K., and Moran, M.S., 1990. Bidirectional measurements of surface reflectance for view angle corrections of oblique imagery. *Remote Sens. Environ.*, 32: 189-202.
- Jacquemoud, 1992. Utilisation de la haute résolution spectrale pour l'étude des couverts végétaux : développement d'un modèle de réflectance spectrale. Thèse de doctorat, Université Paris VII, Paris.
- Jacquemoud, S. and Baret, F., 1990. PROSPECT : A model of leaf optical properties spectra. *Remote Sens. Environ.*, 34 :75-91.
- Jacquemoud, S., Baret, F., and Hanocq, J.F., 1992. Modeling spectral and bidirectional soil reflectance. *Remote Sens. Environ.*, 41: 123-132.
- Jarvis, P.G., and McNaughton, K.G., 1986. Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Advance in Ecological Research*, 15 : 1-49.
- Jones, H. G., 1992. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, 2nd ed. , Cambridge University Press, Cambridge , 429 p.
- Kern, J.S., 1995. Evaluation of soil water retention models based on soil physical properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59:1134-1141.
- Kern, J.S., 1995. Geographic patterns of soil water-holding capacity in the contiguous United States. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59:1126-1133.
- Knight, D. H., 1973. Leaf area dynamics of shortgrass prairie in Colorado. *Ecology*, 54: 891-896.
- Körner, C., 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Func. Ecol.*, 5: 162-173.
- Kubelka, P., and Munk, F., 1931. Ein Beitrag zur Optik der Farbanstriche. *Ann. Tech. Phys.*, 12: 593-601.
- Kumar, M., and Monteith, J. L., 1982. Remote sensing of crop growth. In : *Plants and the daylight Spectrum*, H. Smith Ed. Academic Press, London, pp. 133-144.
- Kustas, W. P., 1990. Estimates of evapotranspiration with a one and two layer model of heat transfer over partial canopy cover. *Journal of Applied Meteorology*, 29: 704-715.
- Lang, A. R. G., 1987. Simplified estimate of Leaf Area Index from transmittance of the sun's beam. *Agric. For. Meteor.*, 41: 179-186.
- Lang, A. R. G., Xiang Yuequin and Norman, J.M., 1985. Crop structure and the penetration of direct sunlight. *Agric. For. Meteor.*, 35: 83-101.
- Lapitan, R. L., and Parton, W. J., 1996. Seasonal variabilities in the distribution of the microclimatic factors and evapotranspiration in a shortgrass steppe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 79: 113-130.
- Lauenroth, W. K., 1979. Grassland primary production : North American grasslands in perspective. In : *Perspectives in grassland ecology*, N. L. French, Ed. Springer, Berlin/Heidelberg/New York, pp. 2-24.
- Lauenroth, W. K., and Sala, O. E., 1992. Long-term forage production of north american shortgrass steppe. *Ecological applications*, 2 (4): 397- 403.

- Lauenroth, W. K., Sala, O. E., Milchunas, D. G., and Lathrop, R. W., 1987. Root dynamics of *Bouteloua gracilis* during short-term recovery from drought. *Functional Ecology*, 1: 117-124.
- Le Roux, X., 1995. Etude et modélisation des échanges d'eau et d'énergie sol-végétation-atmosphère dans une savane humide (Lamto, Côte d'Ivoire). Thèse de doctorat, Université Paris VI.
- Le Roux, X., Gauthier, H., Bégué, A., and Sinoquet, H., 1997. Radiation absorption and use by humid savanna grassland ; assessment using remote sensing and modelling. *Agricultural and Forest meteorology*, 85 : 117-132.
- Leblon, B., Guérif, M., and Baret, F., 1991. The use of remotely sensed data in estimation of PAR use efficiency and biomass production of flooded rice. *Remote Sensing of Environment*, 38: 147-158.
- Leenhardt, D., Voltz, M., and Rambal, S., 1995. A survey of several agroclimatic soil water balance models with reference to their spatial application. *Eur. J. Agron.*, 4 (1) : 1-14.
- Le Houérou, 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7: 213-247.
- Lhomme, J.-P., and Eldin, M., 1985. Un modèle agroclimatologique de simulation du bilan hydrique des cultures. Les besoins en eau des cultures. Conférence internationale, A. Perrier and C. Riou, Eds. Paris, 11-14 sept 1984, INRA , pp. 841-852.
- Lhomme, J.-P., 1992. Energy balance of heterogeneous terrain : averaging the controlling parameters. *Agric. For. Meteorol.*, 61 : 11-21.
- Li, X., and Strahler, A. H., 1985. Geometric-optical modeling of a conifer forest canopy. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 24: 906-918.
- Li, X., and Strahler, A. H., 1988. Modeling the gap probability of a discontinuous vegetation canopy. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 26: 161-170.
- Li, X., Strahler, A. H., and Woodcock, C. E., 1995. A hybrid geometric optical-radiative transfer approach for modelling albedo and directional reflectance of discontinuous canopies. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 33 (2) : 466-480.
- Liang, Y. M., Hazlett, D. L., and Lauenroth, W. K., 1989. Biomass dynamics and water use efficiencies of five plant communities in the shortgrass steppe. *Oecologia*, 80: 148-153.
- Li-Cor Inc., 1990. LAI-2000 plant canopy analyser operating manual. Li-Cor, Inc., Lincoln, N.B. .
- Lillesaeter, O., 1982. Spectral reflectance of partly transmitting leaves : Laboratory measurements and mathematical modeling. *Remote Sensing Environment*, 12: 247-254.
- Lo Seen, D., Chehbouni, A., Njoku, E., Saatchi, S., Mougin, E., and Monteny, B., 1997. An approach to couple vegetation functioning and soil-vegetation-atmosphere-transfer models for semiarid grasslands during the Hapex-Sahel experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 83: 49-74.
- Lo Seen, D., Mougin, E., Rambal, S., Gaston, A., and Hiemaux, P., 1995. A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. II: Toward the control of its simulations by remotely sensed Indices. *Remote Sensing of Environment*, 52: 194-206.
- Long, S. P., Garcia Moya, E., Imbamba, S. K., Kamnalrut, A., Piedade, M. T. F., Scurlock, J. M. O., Shen, Y. K., and Hall, D. O., 1989. Primary productivity of natural grass ecosystems of the tropics: A reappraisal. *Plant and Soil*, 115: 155-166.
- Loudjani, P., 1993. Apport des données satellitaires en vue de l'estimation de la production primaire nette à l'échelle régionale : cas de l'Afrique de l'Ouest. Thèse de doctorat, Université Paris-Sud.
- Ludlow, M. M., 1975. Effect of water stress on the decline of leaf net photosynthesis with age. *Environmental and biological control of photosynthesis*, Hague, Junk, pp.123-134.

- Ludlow, M. M., and Ng, T. T., 1974. Water stress suspends leaf aging. *Plant Sci. Lett.*, 3: 235-240.
- Luquet, D., 1997. Modélisation du transfert radiatif au sein de prairies semi-arides. Rapport de fin d'école d'ingénieur agronome, ENSAT, Toulouse.
- Luquet, D., 1998. Effets de l'hétérogénéité structurale de la végétation sur ses propriétés spectrales directionnelles. Mémoire de DEA, INA-PG/Université Pierre et Marie Curie(Paris VI)/ENS.
- Luquet, D., Bégue, A., Dauzat, J., Nouvellon, Y., and Rey, H., 1998. Effect of the vegetation clumping on the BRDF of a semi-arid grassland : comparison of the SAIL model and ray tracing method applied to a 3D computerized vegetation. *IGARSS'98*, Seattle, Washington, 6-10 July.
- Maas, S. J., 1988a. Use of remotely-sensed information in agricultural crop growth models. *Ecological modelling*, 41: 247-268.
- Maas, S. J., 1988b. Using satellite data to improve model estimates of crop yield. *Agronomy Journal*, 80: 655-662.
- Maas, S. J., Moran, M. S., Wertz, M. A., and Blanford, J. H., 1993. Model for simulating surface evaporation and biomass production utilizing routine meteorological and remote sensing data. *Proc. of 1993 ACSM/ASPRS annual convention*, New Orleans, LA., 16-18 Feb.
- Mc Ginnies, W. G., 1985. Arid-land ecosystems-common features throughout the world. In : *Arid-land ecosystems*, volume 1, D.W. Goodall and R.A. Perry, Eds., 304 p.
- Mc Mahon, J. A., and Wagner, F. H., 1985. The Mojave, Sonoran and Chihuahuan deserts of North America. In : *Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the world 12A*, M. Evenari, I. Noy-Meir and D. W. Goodall, Eds., pp 105-202.
- McAuliffe, J. R., 1995. Landscape evolution, soil formation, and Arizona's desert grasslands. In : *The desert grassland*, M. P. McClaran and T. R. Van Devender, Eds. The University of Arizona Press, Tucson.
- McCree, K. J., 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Proc. IBP/PP Tech. Meet., Trebon. PUDOC*, I. Setlik, Ed. Wageningen, The Netherlands, pp. 221-229.
- McCree, K. J., 1972. Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agric. Meteorol.*, 10: 443-453.
- McGill, W. B., Hunt, H. W., Woodmansee, R. G., and Reuss, J. O., 1981. PHOENIX, a model of dynamics of carbon and nitrogen in grasslands soils. In : *Terrestrial Nitrogen Cycles*, F. E. Clark and T. Rooswall, Eds. *Ecol. Bull.*, Stockholm, vol. 33, pp. 49-115.
- Meigs, P., 1953. World distribution of arid and semi-arid homoclimate. In : *Reviews of Research on Arid zone Hydrology*, pp. 203-209, UNESCO, Paris.
- Menaut, J.C., 1992. Savanes et changements globaux. In : *Hiérarchies et échelles en écologie*, Ed. *Naturalia*, pp. 85-100.
- Menaut, J.C., and César, J., 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. *Ecology*, 60 : 1197-1210.
- Milchunas, D. G., and Lauenroth, W. K., 1979. Three-dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in shortgrass steppe. *OIKOS*, 55 : 82-83.
- Milchunas, D. G., and Lauenroth, W. K., 1992. Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest ^{14}C dilution, and ^{14}C turnover. *Ecology*, 73 (2) : 593-607.
- Miller, J. B., 1967. A formula for average foliage density. *Aust. J. Bot.*, 15: 141-144.
- Monsi, M., and Saeki, T., 1953. Über der Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoff Produktion. *Jpn. J. Bot.*, 14: 22-52.

- Monteith, J. L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9: 747-766.
- Monteith, J. L., 1977. Climate and efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 281: 277-294.
- Monteith, J. L., and Unsworth, M., 1990. *Principles of environmental physics* (second edition), Arnold and Edward Eds.
- Moran, M. S., Maas, S. J., and Pinter, P. J., 1995. Combining remote sensing and modeling for estimating surface evaporation and biomass production. *Remote Sensing Reviews*, 12: 335-353.
- Mordelet, P., 1993. Influence des arbres sur la strate herbacée d'une savane humide (Lamto, Côte-d'Ivoire). Thèse Université Paris 6., Université Paris 6.
- Mougin, E., Lo Seen, D., Rambal, S., Gaston, A., and Hiernaux, P., 1995. A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. I : Model description and validation. *Remote Sensing Environment*, 52: 181-193.
- Moulin, S., 1995. Assimilation d'observations satellitaires courtes longueurs d'onde dans un modèle de fonctionnement de culture. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse, Toulouse.
- Moulin, S., Bondeau, A., and Delécolle, R., 1998. Combining agricultural crop models and satellite observations : from field to regional scales. *International Journal of Remote Sensing*, 19 (6) : 1021-1036.
- Moulin, S., Fischer, A., and Dedieu, G., 1996. Assimilation of shortwave remote sensing observations within an agrometeorological model : crop production estimation. *International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IEEE/IGRSS)*, Lincoln, U.S.A, May 27-31, pp. 2366-2368.
- Myneni, R. B., and Williams, D. L., 1994. On the relationship between FAPAR and NDVI. *Remote Sensing of Environment*, 49: 200-211.
- Nelder, J. A., and Mead, R., 1965. A simplex method for function minimization. *Comput. J.*, 7: 308-313.
- Nilson, T., 1971. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agric. Meteorol.*, 8: 25-38.
- Norman, J. M., and Welles, J. M., 1983. Radiative transfer in an array of canopies. *Agron. J.*, 75: 481-488.
- Nouvellon, Y., Lo Seen, D., Rambal, S., Bégue, A., Moran, M. S., Kerr, Y. and Qi, J., 1998. Time variation of radiation use efficiency of a semi-arid grassland : consequences for remotely sensed estimation of primary production. Submitted to *Remote Sensing of Environment*.
- Nouvellon, Y., 1996. Rapport intermédiaire de mission au Mexique, Nord Sonora (Bassin de San Pedro), expérimentation SALSA, 18p.
- O'Neil, R. V., 1973. Error analysis in ecological models. In : *Radionuclides in Ecosystems*, (Ed. D. J. Nelson), USAEC-CONF-710501, Tech. Information Services, Springfield, V.A.
- Osborn, H. B., Lane, L. J., and Hundley, J. F., 1972. Optimum gaging of thunderstorm rainfall in Southeastern America. *Water Resources Research*, 8 (1) : 259-265.
- Ouaidrari, H., 1994. Utilisation des données NOAA-AVHRR pour modéliser la production primaire du mil dans l'écosystème Sahélien (Niger). Thèse de doctorat, Université Paris VII.
- Parton, W. J., 1978. Abiotic section of ELM. In : *Grassland Simulation Model. Ecological Studies*, 26 (Ed. G. S. Innis), Springer, Berlin/Heidelberg/New York, vol. 26.
- Parton, W. J., and Risser, P. G., 1980. Impact of management practices on the tallgrass prairie. *Oecologia* (Berlin), 46: 223-234.
- Parton, W. J., Singh, J. S., and Coleman, D. C., 1978. A model of production and turnover of roots in shortgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, 47: 515-542.

Passioura, J. B., 1996. Simulation models: science, snake oil, education, or engineering? *Agronomy Journal*, 88: 690-694.

Pech, R. P., and Graetz, R. D., 1986. Reflectance modelling and the derivation of vegetation indices for an australian semi-arid shrubland. *International Journal of Remote Sensing*, 7 (3) : 389-403.

Penning de Vries, F. W. T., 1974. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in high plants. *Neth. J. Agric. Sci.*, 22: 40-44.

Penning de Vries, F. W. T., and Djitéye, M. A., 1982. La productivité des pâturages Sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. *Agric. Res. Rep. No. 918*, Pudoc, Wageningen.

Perrin de Brichambaut, C., and Vauge, C., 1982. Le gisement solaire. Evaluation de la ressource énergétique. Lavoisier, Paris .

Perry, S. G., Fraser, A. B., Thompson, D.W., et Norman, J.M., 1988. Indirect sensing of plant canopy structure with simple radiation measurements. *Agric. For. Meteorol.*, 42: 255-278.

Pinel, V., 1997. Apport de la modélisation du transfert radiatif pour l'étude des écosystèmes forestiers par télédétection. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse III, Toulouse.

Pinty, B., Verstraete, M. M., and Dickinson, R. E., 1989. A physical model for predicting bidirectional reflectances over bare soils. *Remote Sensing Environment*, 27: 273-288.

Potter, C. S., Randerson, J. T., Field, C. B., Matson, P. A., Vitousek, P. M., Mooney, H. A., and Klooster, S. A., 1993. Terrestrial ecosystem production : a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 7: 811-841.

Prince, S. D., 1991a. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing*, 12 (6) : 1301-1312.

Prince, S. D., 1991b. A model for regional primary production for use with coarse resolution satellite data. *International Journal of Remote Sensing*, 12 (6) : 1313-1330.

Prince, S. D., and Goward, S. N., 1995. Global primary production : a remote sensing approach. *Journal of Biogeography*, 22: 815-835.

Qi, J., Huete, A. R., Cabot, A., and Chebouni, A., 1994. Bidirectional properties and utilizations of high-resolution spectra from a semiarid watershed. *Water Resources Research*, 30 (5) : 1271-1279.

Rahman, H., and Dedieu, G., 1994. SMAC : a Simplified Method for Atmospheric Correction of satellite measurements in the solar spectrum. *International Journal of Remote Sensing*, 15 (1) : 123-143.

Rahman, H., Pinty, B., and Verstraete, M. M., 1993a. Coupled surface-atmosphere reflectance (CSAR) Model. 1. Model description and inversion on synthetic data. *Journal of Geophysical Research*, 98 (D11) : 779-789.

Rahman, H., Pinty, B., and Verstraete, M. M., 1993b. Coupled surface-atmosphere reflectance (CSAR) Model. 2. Semiempirical surface model usable with NOAA advanced very high resolution radiometer data. *J. of Geophysical Research*, 98 (D11) : 791-801.

Rambal, S., and Cornet, A., 1982. Simulation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une phytocénose Sahélienne du Sénégal. *Acta Oecologica Oecol. Plant*, 3 (17) : 381-397.

Rambal, S., Lacaze, B., and Winkel, T., 1992. Les transferts d'eau dans le système sol-plante ; Une perspective hiérarchique. In : *Hiérarchies et échelles en écologie*, Ed. Naturalia, pp. 43-64.

Rambal, S., Romane, F., and 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*, Ed. Hommes et Techniques., pp. 536-548.

- Reed, K. L., Hamerly, E. R., Dinger, B. E., and Jarvis, P. G., 1976. An analytical model for field measurement of photosynthesis. *J. Appl. Ecol.*, 13: 925-942.
- Reynolds, J. F., and Acock, B., 1985. Predicting the response of plants to increasing carbon dioxide: a critique of plant growth models. *Ecological modelling*, 29: 107-129.
- Reynolds, J. F., and Thomley, J. H. M., 1982. A shoot : root partitioning model. *Ann. Bot.*, 49: 585-597.
- Rice, R. W., MacNeil, M. D., Jenkins, T. G., and Koong, L. J., 1983. Simulation of the herbage/animal interface of grazing lands. In : *Analysis of ecological systems : State-of-the-Art in Ecological modelling* (Eds., W. K. Lauenroth, G. V. Skogerboe and M. Flug), Elsevier, Amsterdam, vol. 5, pp. 443-450.
- Richardson, A. J., Wiegand, C. L., Gausman, H.W., Cuellar, J.A., and Gerbermann, A.H., 1975. Plant, soil, and shadow reflectance of row crops. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 41, 1401-1407.
- Richardson, A. J., and Wiegand, C. L., 1990. Comparison of two models for simulating the soil-vegetation composite reflectance of a developing cotton canopy. *International Journal of Remote Sensing*, 11 (3) : 447-459.
- Roberts, M. J., Long, S. P., Tieszen, L. L., and Beadle, C. L., 1985. Measurement of plant biomass and net primary production. In : *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*, 2nd edition (Eds., J. Coombs, D. O. Hall, S. P. Long and Scurlock), Pergamon Press, Oxford, pp. 1-19.
- Ruimy, A., 1995. Modélisation de la productivité primaire nette continentale. Thèse de doctorat, Université Paris Sud.
- Ruimy, A., Dedieu, G., and Saugier, B., 1996. TURC: a diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 10: 269-286.
- Ruimy, A., Saugier, B., and Dedieu, G., 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research*, 99: 5263-5283.
- Saeki, T., 1960. Inter-relationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo*, 73: 55-63.
- Sala, O. E., and Lauenroth, 1982. Small rainfall events : An ecological role in semi-arid regions. *Oecologia*, 53 : 301-304.
- Sala, O. E., Lauenroth, W. K., Parton, W. J., and Trlica, M. J., 1981. Water status of soil and vegetation in a shortgrass steppe. *Oecologia*, 48 : 327-331.
- Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A., and Lauenroth, W. K., 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69 (1) : 40-45.
- Sauer, R. H., 1978. A simulation model for grassland primary producer phenology and biomass dynamics. In : *Grassland Simulation Model. Ecological Studies*, 26 (Ed.G. S. Innis), Springer, Berlin/Heidelberg/New York, vol. 26, pp. 55-87.
- Saugier, B., 1974. Transport de CO₂ et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère. Interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plantes prairiales. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Saxton, K. E., Rawls, W. J., Romberger, J. S., and Papendick, R. I., 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal*, 50: 1031-1036.
- Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E.D., and Hemmingsen, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148 : 339-346.
- Schuster, J. L., 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology*, 45: 63-70.

- Shibayama, M., and Wiegrand, C. L., 1985. View azimuth and zenith, and solar angle effects on wheat canopy reflectance. *Remote Sensing Environment*, 18: 91-103.
- Shih, S. F., 1990. Satellite data and geographic information system for rainfall estimation. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, 116 (3) : 319-331.
- Shu Fen Sun, and Unsworth, 1982. Moisture and heat transport in soil layer forced by atmospheric conditions, M. Sc. Thesis, University of Connecticut.
- Shuttleworth, W. J., 1993. Evaporation. In : *Handbook of hydrology* (Ed. D.R. Maidment). McGraw-Hill, New York.
- Sievänen, R., Hari, P., Orava, P. J., and Pelkonen, P., 1988. A model for the effect of photosynthate allocation and soil nitrogen on plant growth. *Ecological modelling*, 41: 55-65.
- Sims, P. L., and Singh, J. S., 1978. The structure and the function of ten western north american grasslands. II. Intraseasonal dynamics in primary producer compartments. *Journal of Ecology*, 66: 547-572.
- Sims, P. L., and Singh, J. S., 1978. The structure and the function of ten western north american grasslands. III. Net primary production. Turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology*, 66: 573 - 597.
- Sims, P. L., Singh, J. S., and Lauenroth, W. K., 1978. The structure and the function of ten western north american grasslands. I. Abiotic and vegetational characteristics. *Journal of Ecology*, 66: 251-285.
- Singh, J. S., and Coleman , D. C., 1973. A technique for evaluation functional root biomass in grassland ecosystems. *Can. J. Bot.*, 51 : 1867-1870.
- Singh, J. S., and Coleman , D. C., 1975. Evaluation of functional root biomass and translocation of photoassimilated carbon-14 in a shortgrass prairie ecosystem. In : *The belowground ecosystem: A synthesis of plant associated processes* (Ed.J. K. Marshall), Dowden, Hutchison and Ross,, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Sinoquet, H., Olioso, A., Guyon, D., and Zurfluh, O., 1996. Modélisation des transferts radiatifs dans le domaine solaire : Modèles "classiques". In : *Actes de l'école-Chercheurs INRA en Bioclimatologie. Le Croisic, 3-7 avril 1995. Tome I : de la plante au couvert végétal* (Ed. INRA), Thiverval-Grignon.
- Smith, D. A., and Schmutz, E. M., 1975. Vegetative changes on protected versus grazed desert grassland ranges in Arizona. *Journal of Range Management*, 28: 453-458.
- Steinmetz, S., Guerif, M., Delecolle, R., and Baret, F., 1990. Spectral estimates of the absorbed photosynthetically active radiation and light-use efficiency of a winter wheat crop subjected to nitrogen and water deficiencies. *International Journal of Remote Sensing*, 10: 1797-1808.
- Strait, S., Saxton, K. E., and Papendick, R. I., 1979. Pressure and hydraulic conductivity curves for various soil textures. Internal report, USDA-ARS , Washington State University, Pullman.
- Suits, G. H., 1972. The calculation of the directional reflectance of a vegetative canopy. *Remote Sensing Environment*, 2: 113-129.
- Szeicz, G., 1970. Spectral composition of solar radiation. Ph. D thesis, University of Reading.
- Szeicz, G., 1974. Solar radiation for plant growth. *J. Appl. Ecol*, 11: 617-636.
- Tanré, D., Deroo, C., Duchaud, P., Herman, M., Morcrette, J. J., Perbos, J., and Deschamps, P. Y., 1990. Description of a computer code to simulate the satellite signal in the solar spectrum : the 5S code. *International Journal of Remote Sensing*, 11: 659-668.
- Tarpley, J. D., 1979. Estimating incident solar radiation at the earth's surface from geostationary data. *Journal of Applied Meteorology*, 18: 1172-1181.
- Taylor, H. M., and Klepper, B., 1978. The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.*, 30: 99-128.

- Thekaekara, M. P., 1976. Solar radiation measurement : techniques and instrumentation. *Sol. Energy*, 18: 309-325.
- Thornley, J. H. M., 1972. A balanced quantitative model for root : shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany*, 36: 431-441.
- Tiscareno-Lopez, M., 1994. A bayesian-monte carlo approach to access uncertainties in process-based, continuous simulation models. PhD thesis, University of Arizona, Tucson.
- Trlica, M. J., and Singh, J. S., 1979. Translocation of assimilates and creation, distribution and utilization of reserves. In : *Arid-land ecosystems* (Eds. D. W. Goodall and R. A. Perry), Cambridge University Press, vol. 1, pp. 537-571.
- Tucker, C. J., Holben, B. N., Elgin, J. H., and J.E., M., 1981. Remote sensing of total dry matter accumulation in winter wheat. *Remote Sensing of Environment*, 11: 171-190.
- Tucker, C. J., Vanpraet, C. L., Shaman, M. J., and Van Ittersum, G., 1985. Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984. *Remote Sensing of Environment*, 17: 233-249.
- Tueller, P. T., 1989. Remote sensing technology for rangeland management applications. *Journal of Range Management*, 42: 442-453.
- Van den Honert, T. H., 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3: 146-153.
- Van Keulen, H., 1975. Simulation of water use and herbage growth in arid regions. *Simulation Monographs* , Pudoc, Wageningen , pp.176.
- Verhoef, W., 1984. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: The SAIL model. *Remote Sensing Environment*, 16: 125-141.
- Verhoef, W., 1985. Earth observation modeling based on layer scattering matrices. *Remote Sensing Environment*, 17: 1665-1678.
- Walthall, C. L., Norman, J. M., Welles, J., Campbell, G., and Blad, B. L., 1985. Simple equation to approximate the bidirectional reflectance from vegetative canopies and bare soil surfaces. *Appl. Opt.*, 17: 383-387.
- Warren Wilson, J., 1960. Inclined point quadrat. *New Phytol.*, 58: 92-101.
- Warren Wilson, J., 1963. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.*, 11: 95-105.
- Warren Wilson, J., and Reeve, J. E., 1959. Inclined point quadrat. *New Phytol.*, 59: 1-8.
- Webb, W., Szarek, S., Lauenroth, W., Kinerson, R., and Smith, M., 1978. Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology*, 59 (6) : 1239-1247.
- Welles, J. M. and Norman, J.M., 1991. Instrument for indirect measurement of canopy structure. *Agron. J.*, 83 (5) : 818-825.
- Welles, J. M., 1990. Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote Sensing Reviews*, 1: 31-43.
- Weltz, M. A., Blackburn, W.H., and Simanton, J.R., 1992. Leaf area ratios for selected rangeland plant species. *Great Basin Naturalist.*, 52 (3) : 237-244.
- Weltz, M. A., Ritchie, J. C., and Fox, H. D., 1994. Comparison of laser and field measurements of vegetation height and canopy cover. *Water Ressources Research.*, 30 (5) : 1311-1319.

West, W. H., and Lauenroth, W. K., 1983. Estimating long-term forage production on rangelands. In : Analysis of ecological systems : State-of-the-Art in Ecological modelling (Eds. W. K. Lauenroth, G. V. Skogerboe and M. Flug), Elsevier, Amsterdam, vol. 5, pp. 443-450.

Wiegand, G. L., Richardson, A. J., and Nixon, R. J., 1986. Spectral components analysis : a bridge between spectral observations and agrometeorological crop models. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, GE-24: 83-88.

Williams, G. J., and Markley, J. L., 1973. The photosynthetic pathway type of North american shortgrass prairie species and some ecological implications. Photosynthetica, 7 (3) : 262-270.

Wright, J. L., and Jensen, M. E., 1972. Peak water requirements of (15) crops in southern Idaho. J. Irrig. Drain. Eng., 24 : 193-201.

Wright, L. N., and Dobrenz, A. K., 1973. Efficiency of water use and associated characteristics of Lehmann Lovegrass. Journal of Range Management, 26 (3) : 210-212.

Wylie, B. K., Harrington Jr., Prince, S. D., and Denda, I., 1991. Satellite and ground-based pasture production assessment in Niger : 1986-1988. International Journal of Remote Sensing, 12 (6) : 1281-1299.

LISTES DES ILLUSTRATIONS

LISTES DES FIGURES

	page
Figure 1-1 : Localisation du bassin du San Pedro (d'après Goodrich, 1994)	4
Figure 1-2 : Carte des zones arides et semi-arides d'Amérique du Nord (d'après Meig ,1953 cité par Mc Ginnies,1985).	5
Figure 1-3 : Précipitations mensuelles moyennes entre 1961 et 1981 à Cananéa (1600m) et Naco (1390 m)	5
Figure 1-4 : Moyennes mensuelles (1991-1996) des rayonnements globaux, transmissions atmosphériques et des températures et humidités relatives journalières (site Kendall, Arizona, 31°43'N, 110°W,1526m)	6
Figure 1-5 : Moyennes mensuelles des vitesses journalières du vent et des déficits de pression de vapeur saturante (1991-1996 ; site Kendall, Arizona, 31°43'N, 110°W,1526m)	7
Figure 1-6 : Relation entre les paramètres physiques mesurés par télédétection et les variables explicatives du rendement d'une culture (d'après Guyot, 1995).	12
Figure 1-7 : Principe de l'approche « forçage », utilisant en entrée des réflectances ou indices de végétation (d'après Delécolle et al. ,1992 et Moulin et al., 1998).	13
Figure 1-8 : Principe de la recalibration / réinitialisation d'un modèle de fonctionnement à partir de variables d'état dérivées des observations satellitaires (d'après Delécolle et al. ,1992 et Moulin et al. 1998).	14
Figure 1-9 : Principe de la recalibration / réinitialisation d'un modèle de fonctionnement par comparaison des données radiométriques simulées et mesurées (d'après Delécolle et al., 1992 et Moulin et al. 1998)	15
Figure 1-10 : Réinitialisation et reparamétrisation du modèle SUCROS par comparaison des données radiométriques simulées et mesurées (d'après Bouman, 1982)	17
Figure 2-1 : Représentation schématique des principaux compartiments et processus pris en compte	21
Figure 2-2 : Deux approches différentes pour la prise en compte du stress hydrique sur la croissance (d'après Passioura, 1996)	22
Figure 2-3 : Variation des composantes de l'erreur associée aux prédictions d'un modèle en fonction de sa complexité (erreur α : erreur liée à une sur-simplification ; erreur β erreur cumulée liée à l'incertitude des paramètres ; erreur γ :erreur totale) (d'après Reynolds et Acock, 1985).	22
Figure 2-4 : Réponse photosynthétique nette en fonction de l'éclairement d'une feuille de type C4 et d'une feuille de type C3.	24
Figure 2-5 : Comparaison des réponses photosynthétique instantanées et journalières d'un couvert de blé à l'éclairement (d'après Ruimy, 1995).	26

Figure 2-6 : Comparaison des rayonnements globaux et rayonnements PAR journaliers mesurés sur le site Kendall en 1995	31
Figure 2-7 : Comparaison des efficacités climatiques et des transmissions atmosphériques journalières (site Kendall, 1995)	31
Figure 2-8 : Présentation des transferts d'eau dans le continuum sol - plante – Atmosphère (CSPA) par analogie à un circuit électrique (adapté de Lhomme ,1998 et Guyot ,1997).	45
Figure 2-9 : Configuration géométrique d'éclairement et d'observation pour les mesures de réflectance bidirectionnelles (: angle zénithal solaire ; : angle zénithal de visée, : angle azimutal relatif) (d'après Irons et al., 1988)	50
Figure 2-10 : Représentation tridimensionnelle des prairies simulée par le logiciel AMAP : scène de 4 m², site Zapata (d'après Luquet, 1998)	53
Figure 3-1 : Localisation des sites d'étude : site Morelos et Zapata au Mexique, site Kendall en Arizona.	60
Figure 3-2 : Compositions floristiques des sites Morelos et Zapata.	62
Figure 3-3 : Biomasses aériennes vivantes mesurées sur le site de Kendall de 1990 à 1992	63
Figure 3-4 : Précipitations, potentiels hydriques foliaires et biomasses aériennes mesurées à Morelos (1996) et Zapata (1997)	64
Figure 3-5 : Relation entre densité de touffes et biomasse aérienne vivante (Morelos, fin août 1996)	65
Figure 3-6 : Evolution des surfaces spécifiques du matériel vivant des principales espèces des sites mexicaine	67
Figure 3-7 : Distribution des angles foliaires des espèces dominantes mesurées à différentes dates (exprimées en jours après reprise de croissance)	69
Figure 3-8 : Distribution des angles foliaires des grands types de port foliaire (d'après DeWit, 1965)	69
Figure 3-9: Evolution des hauteurs des 4 espèces dominantes	70
Figure 3-10 : Fractions cumulée de la surface foliaire en fonction de la distance au centre de la touffe (mesures : fin Août, 1996)	71
Figure 3-11 : Distribution des biomasses racinaires en début et fin de "monsoon season" (Morelos et Zapata) et en milieu de saison (Site Kendall)	73
Figure 3-12 : Fractions cumulées de biomasse racinaire en fonction de la profondeur en début et fin de "monsoon season" (Morelos et Zapata) et en milieu de saison (Site Kendall)	74
Figure 3-13 : Mesures et ajustement de la fraction cumulée de la biomasse racinaire en fonction de la profondeur	74
Figure 3-14 : Présentation de l'exotech et du dispositif utilisé pour les mesures de BRDF	76
Figure 3-15 : Mesures de réflectance le long des transects : dispositif expérimental	76
Figure 3-16 : Comparaison des BRDF simulées par SOILSPECT après ajustement des paramètres et des BRDF mesurées (sol nu, site Kendall).	78
Figure 3-17 : Représentation schématique du LAI 2000 (d'après Li-Cor, 1990 et Welles et Norman, 1991)	80
Figure 3-18 : Comparaison des LAI mesurés avec le LAI2000 et estimés à partir des biomasses et surfaces spécifiques	84

Figure 3-19 : Protocole de mesure des fractions de trou (avec le LAI2000) le long de transects	84
Figure 3-20: Relations entre interception du rayonnement direct à différents angles et LAI	85
Figure 3-21: Relations entre l'interception des rayonnements direct (proche nadir) et diffus et le LAI	85
Figure 3-22 : Relation entre le recouvrement du sol par la végétation et le LAI	86
Figure 3-23 : Comparaison des interceptions f direct (θ) simulées après ajustement des coefficients a et b et des interceptions f direct (θ) mesurées	86
Figure 3-24 :Méthodologie pour l'estimation du coefficient k_1 à partir des mesures $T(\theta)$ du LAI2000	87
Figure 3-25 : Relation entre interception journalière et LAI	88
Figure 3-26 : Comparaison des recouvrements simulés en considérant une densité de touffes constante aux recouvrements estimés à partir du LAI2000	92
Figure 3-27 : Comparaison des recouvrements simulés en considérant une densité de touffes variable aux recouvrements estimés à partir du LAI2000	92
Figure 3-28 : Comparaison des interceptions directionnelles simulées par le modèle des cylindres homogènes et des interceptions mesurées par le LAI2000	94
Figure 3-29 : Comparaison des interceptions journalières simulées par le modèle des cylindres homogènes et des interceptions mesurées par le LAI2000	95
Figure 3-30 : Comparaison des interceptions journalières simulées par le modèle des cylindres homogènes et des interceptions mesurées par le LAI2000	95
Figure 4-1 : Précipitations journalières sur le site Kendall (janvier 1990 à décembre 1992)	97
Figure 4-2 : Rayonnements globaux, rayonnements nets et températures minimales et maximales journalières (site Kendall, 28 juin 1990 - décembre 1992)	98
Figure 4-3 : Vitesses moyennes journalières du vent (à 2 m) et déficits de pression de vapeur saturante (site Kendall)	99
Figure 4-4 : Comparaison des rayonnements nets simulés et mesurés (28 juin 1990 – décembre 1990sSite Kendall, Arizona)	100
Figure 4-5 : Rayonnements nets simulés dans les courtes et longues longueurs d'ondes (site Kendall, Arizona)	101
Figure 4-6 : Transpiration, évaporation du sol nu, et évapotranspiration journalières simulées (site Kendall, Arizona)	101
Figure 4-7 : Comparaison des humidités volumiques simulées et mesurées (couches 2 et 3, site Kendall, Arizona)	102
Figure 4-8 : Comparaison des biomasses aériennes simulées et mesurées (site Kendall, Arizona)	104
Figure 4-9 : Simulations des photosynthèses brutes et nettes journalières (site Kendall, Arizona)	106
Figure 4-10 : Simulations par PROSPECT des transmittances et réflectances hémisphériques des feuilles	109
Figure 4-11 : Comparaison des BRDF simulées et observées (site Zapata, jour 239 ; 1997)	111

Figure 4-12 : Comparaison des profils temporels des réflectances simulées et mesurées (site Zapata, 1997)	112
Figure 4-13 : Comparaison des réflectances simulées et mesurées sur le site Kendall en 1990 et 1992	113
Figure 4-14 : Comparaison des réflectances simulées avec SAIL (sans prise en compte du »clumping effet) et des réflectances mesurées (site Kendall, Arizona)	114
Figure 5-1 : Comparaison des réflectances simulées par le modèle couplé de fonctionnement et de réflectance, et des réflectances mesurées	116
Figure 5-2 : Comparaison des biomasses aériennes simulées avec différentes combinaisons de ϵ_{bmax} et de biomasse racinaire initiale, et des biomasses aériennes mesurées (site Kendall, Arizona)	118
Figure 5-3 : Représentation schématique de la méthodologie pour l'assimilation des données radiométriques de terrain	119
Figure 5-4 : : Comparaison des biomasses simulées et mesurées après assimilation des données radiométriques rouge et PIR mesurées en 1990 (dates d'acquisition : jours 209, 212, 213, 217, 220, 252). (site Kendall, Arizona)	120
Figure 5-5 : RMSE (entre NDVI simulés et NDVI mesurés en 1990) calculées pour différentes combinaisons du couple [ϵ_{bmax} , Br initiale]	121
Figure 5-6 : Comparaison des biomasses simulées et mesurées après assimilation de toutes les données radiométriques rouge et PIR mesurées en 1990 et 1992 (site Kendall, Arizona)	122
Figure 5-7 : Comparaison des biomasses simulées et mesurées après assimilation des données radiométriques rouge et PIR mesurées pendant les « monsoon season » en 1990 et 1992(site Kendall, Arizona)	123

LISTES DES TABLEAUX

	<i>page</i>
Tableau 2-1 : Variables météorologiques journalières en entrée	57
Tableau 2-2 : Principaux paramètres d'entrée « spécifiques du site »	57
Tableau 2-3 : Principaux paramètres des modèles de fonctionnement et de réflectance	58
Tableau 3-1 : Compositions granulométriques des sols sur les sites Morelos, Zapata et Kendall.	61
Tableau 3-2 : Grands types de port foliaire selon De Wit (1965)	68
Tableau 3-3 : Bandes spectrales du radiomètre EXOTECH	75
Tableau 3-4 : Paramètres ajustés du modèle SOILSPECT.	77
Tableau 3-5 : Coefficients d'extinction pour les grands types de port foliaire.	89
Tableau 4-1 : Granulométries et paramètres des courbes de rétention des différentes couches du sol	99
Tableau 4-2 : Bilans hydriques et carbonés simulés entre juin 1990 et décembre 1992(site Kendall, Arizona)	104
Tableau 4-3 : Valeurs données aux paramètres d'entrée de PROSPECT	109

TITLE :

DEVELOPMENT OF A PROCESS-BASED MODEL FOR DAILY FLUXES OF WATER AND CARBON IN A SHORTGRASS ECOSYSTEM AND ASSIMILATION OF RADIOMETRIC DATA IN THE MODEL

ABSTRACT

The objectives in this study were (i) to develop a process-based model that simulates the carbon and water budget of Northwestern Mexico and Southwestern US shortgrass ecosystems, and (ii) to assess the feasibility of using shortwave radiometric data to calibrate the model.

The model is driven by standard daily meteorological data and simulates with a daily time step the seasonal course of root, aboveground green, and dead biomass. Water infiltration and redistribution in the soil, transpiration and evaporation are simulated in a coupled water budget submodel. The main plant processes are photosynthesis, allocation of assimilates between aboveground and belowground compartments, shoots and roots respiration and senescence, and litter fall. Some important parameters such as light extinction coefficients in the canopy, Specific Leaf Area or root biomass distribution in the soil profile have been estimated during two experiments in Northeastern Sonora and the model has then been applied over an uninterrupted period of three years on a grassland site in Southeastern Arizona. Simulations and measurements comparisons showed that the model was capable of correctly reproducing the time course of biomass and soil water content. Simulations were also used to study the temporal variations of radiation use efficiencies of the grassland, and to explain these variations by variations in plant water stress, temperature, leaf aging, and processes such as respiration and changes in allocation pattern between above and belowground compartments. Gross, net, and above-ground net production efficiencies exhibited large inter-annual and seasonal variations. The consequences of such variations on production estimations based on satellite data and the parametric model of Monteith are discussed.

In a subsequent step, the model is coupled with a reflectance model to assess the feasibility of using reflectance measurements to calibrate the plant growth model. One initial condition (initial root biomass) and one parameter (maximum conversion efficiency) were chosen to be re-initialized and re-parameterized. Assimilation of radiometric data was then tested using field reflectance measurements. It was shown that model calibration can be successfully achieved using a limited number of radiometric measurements obtained during two growing seasons. These results suggest the potential of using remotely sensed images to spatialize the plant growth model over large areas.

KEY WORDS

Plant growth and water budget model, shortgrass ecosystem, shortwave radiometric data, model calibration.

RESUME

Les recherches avaient pour objectif de développer un modèle simulant le bilan hydrique et carboné des « shortgrass ecosystem » du Nord-Ouest du Mexique, Sud-Ouest des Etats-Unis, et d'étudier la faisabilité d'utiliser des données radiométriques courtes longueurs d'onde pour ajuster la valeur de certains paramètres ou conditions initiales critiques pour l'extension spatiale du modèle.

Le modèle développé utilise en entrée des données météorologiques standards et simule avec un pas de temps journalier la biomasse aérienne et racinaire. La percolation de l'eau dans le sol, son extraction par les racines, la transpiration et l'évaporation du sol nu sont simulés dans un sous modèle de bilan hydrique. Les principaux processus pris en compte dans le sous modèle de bilan carboné sont la photosynthèse, les allocations des assimilats vers les parties aériennes et racinaires, les translocations d'hydrates de carbone du compartiment souterrain vers le compartiment aérien à la reprise de croissance, les respirations et la sénescence des différents compartiments. Des paramètres importants du modèle tels que les coefficients d'extinction du rayonnement dans la canopée, l'évolution temporelle des surfaces spécifiques ou la distribution de la biomasse racinaire dans le sol ont été estimés lors de deux expérimentations dans le Nord du Sonora, puis le modèle a été appliqué sur une période ininterrompue de 3 années sur un site en Arizona. La comparaison des simulations avec des mesures a permis de montrer la capacité du modèle à simuler correctement l'humidité du sol et les biomasses aériennes et racinaires sur des périodes pluri-annuelles. Les simulations du modèle ont par ailleurs montré les importantes variations temporelles des efficacités de conversion du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) intercepté par ces prairies, d'expliquer ces variations par celles des principaux facteurs environnementaux (stress hydrique, température) et phénologiques (âge, allocations des assimilats entre les différents compartiments de la plante), puis de discuter les conséquences de telles variations sur les estimations de la GPP, NPP ou ANPP à partir de données satellitaires et du modèle paramétrique de Monteith.

Dans le but de tester l'approche consistant à utiliser des données radiométriques pour ajuster la valeur de paramètres ou conditions initiales critiques pour la spatialisation du modèle de fonctionnement des prairies, celui-ci a été couplé avec un modèle de réflectance prenant en compte de manière simple l'hétérogénéité du couvert et l'anisotropie du sol. Ce couplage a permis de simuler avec succès la réflectance des prairies. Une condition initiale (biomasse racinaire initiale) et un paramètre (efficacité de conversion maximale) ont été identifiés pour être réinitialisée et reparamétré lors de la procédure d'assimilation des données radiométriques. L'assimilation a été testée avec des données radiométriques de terrain. Les résultats montrent qu'un nombre limité de données radiométriques acquises pendant les saisons de croissance de deux années permet de calibrer le modèle, et d'obtenir ainsi des simulations de biomasse et d'humidité du sol en accord avec les mesures. Ces résultats ouvrent des perspectives intéressantes d'utilisation de données satellitaires pour la spatialisation du modèle. Cependant, lors du passage aux échelles d'observation satellitaire, d'autres problèmes devront être résolus, en particulier la spatialisation des données d'entrée du modèle de fonctionnement.

DISCIPLINE : Ecologie, Bioclimatologie et Télédétection

MOTS CLES : Shortgrass ecosystem, modèle de bilan hydrique et carboné, assimilation de données radiométriques, expérimentation SALSA

INTITULE ET ADRESSE DU LABORATOIRE :

CIRAD-AMIS, Maison de la Télédétection, 500 rue J.F. Breton, 34090
MONTPELLIER, FRANCE