LES TRANSFERTS D'EAU DANS LE SYSTÈME SOL-PLANTE Une perspective hiérarchique

S. Rambal, B. Lacaze et T. Winkel

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N°: 43680 Cote : B ex 1.

Introduction

Le cycle de l'eau est à la base de la plupart des cycles biogéochimiques. De plus, il affecte directement la circulation de l'atmosphère et des océans. De ce fait, il contribue à façonner le temps et les climats. Depuis 500 ans, les hommes ont profondément agi sur ces cycles biogéochimiques. Production d'énergie, urbanisation, etc. ont altéré la composition chimique de l'air, de l'eau, des sols, modifié l'albédo de la Terre et la structure et la diversité des écosystèmes du globe. Au cours des dernières décennies, les régions tropicales ont perdu plusieurs millions d'hectares par an de végétation naturelle (Detwiller et Hall, 1988). Ainsi, à l'heure actuelle approximativement 40 % des surfaces émergées sont soumises à une action humaine importante et plus de 10 % sont utilisés pour des cultures. Ces nouveaux états de surface, d'une part, occasionnent des modifications des conditions climatiques locales et du bilan hydrique, et d'autre part, perturbent le climat à l'échelle continentale. Il en est de même des macroaménagements hydrauliques tel que, par exemple, le drainage des marécages du Nil blanc ou le détournement des fleuves en URSS. Ces macroaménagements créent des anomalies d'humidité ou des sources de chaleur qui ont des conséquences continentales immédiates ou différées.

M: HIERARCHIES ET ECHELLES EN ECOLOGIE. 1992. P. AUGER, J. BAUDRY & F. FOURNIER (Eds). Naturalia Publ., SCOPE.

I" PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

La prévision de ces conséquences est faite grâce aux modèles globaux de circulation atmosphérique (Gobal Circulation Models - GCM). A l'origine ces modèles considèrent la surface de la Terre comme un réflecteur inerte d'énergie solaire. Les flux d'eau journaliers à l'interface sol-atmosphère, c'est-à-dire les conditions aux limites inférieures du modèle de circulation atmosphérique sont fournis par un schéma très proche dans sa conception de celui relatif aux transferts d'eau de surface dans les modèles hydrologiques. La couverture végétale n'est pas explicitement prise en compte. Elle n'intervient que par l'intermédiaire d'une réduction de l'évapotranspiration potentielle en évapotranspiration réelle. Cette réduction est fonction de l'état d'un hypothétique « réservoir superficiel » qui simule la dynamique de l'eau du sol (« bucket model »). La qualité des prévisions est considérablement améliorée par une meilleure reconstitution de la variation nycthémérale des conditions aux limites (Hunt, 1985). Pour ce faire, les modèles rendent compte finement de la plupart des processus qui se déroulent au niveau du système sol-plante, c'est-à-dire : 1) la redistribution et l'évaporation des précipitations interceptées par le couvert végétal. 2) l'extraction de l'eau par le système racinaire, et 3) le contrôle biophysique de la transpiration (voir les modèles : BATS – Biosphere Atmosphere Transfert Scheme, Dickinson et Henderson-Sellers, 1988; SIB - Simple Biospheric model, Sellers et al., 1986). Ces modèles sont les instruments d'un double changement d'échelle : celui de l'échelle d'espace, du niveau local (en réalité une maille de 100 à 400 km de côté !) au niveau global et celui de l'échelle des temps, d'un pas de temps de l'ordre de 0,5 heure à quelques mois voire un an. Dans un autre ordre d'idée, l'augmentation de la concentration en CO₂ et de celle de gaz présents à l'état de trace dans l'atmosphère, qui sont également des absorbeurs de rayonnement infra-rouge, contribue à modifier le climat. Des scénarios d'évolution du climat à l'horizon 2030 sont proposés (Manabe et Wetherald, 1975; Washington et Meehl, 1983). Ces changements climatiques vont avoir des conséquences immédiates sur les bilans hydrologiques des bassins versants. conséquences que tentent d'évaluer les hydrologues (voir Gleick, 1987 et Bultot et al., 1988) en négligeant l'action directe de la concentration en CO₂ sur la végétation : action à court terme sur la conductance stomatique, action différée sur la densité des stomates ou, à travers le bilan carboné, sur l'indice foliaire, la reproduction, et donc en conséquence, sur la composition floristique et la dynamique des communautés végétales. Des actions qui se produisent de l'échelle de la feuille à celle de la communauté et d'un pas de temps de l'ordre de la seconde à plusieurs années (Dalhman, 1985).

Ces deux exemples illustrent l'importance : 1) de la notion d'échelle aussi bien au niveau de l'espace que du temps, et 2) du rôle de la végétation dans le cycle de l'eau à toutes les échelles considérées, mais aussi posent le problème de la représentation des transferts d'eau à des niveaux d'organisation tel que le bassin versant ou la maille élémentaire des modèles de circulation atmosphérique. Problème que l'on peut résumer par ces questions : quels mécanismes doit-on représenter et avec quel degré de précision ? Peut-on transposer un modèle de fonctionnement local à l'échelle considérée ?

La modélisation des transferts d'eau à l'échelle locale : une courte revue

Les problèmes d'échelle et de changements d'échelle sont très présents dans la littérature relative aux transferts d'eau. Bakalowicz et Oberlin (1972) proposent une classification des méthodes d'étude de l'évapotranspiration en fonction de l'échelle de temps du phénomène considéré et du « nods », c'est-à-dire son « niveau d'organisation dimensionnel structural ». Dooge (1983) donne un tableau des longueurs et pas de temps caractéristiques lorsque l'on passe de la chimie physique de l'eau à l'étude des climats, en passant par la mécanique des milieux continus. l'hydraulique et l'hydrologie. Ces hiérarchies nous sensibilisent à l'importance des échelles d'espace et de temps associées, mais ne nous conduisent pas directement à une méthode d'étude. En ce qui concerne les changements d'échelle citons par exemple les travaux de Denmead (1984) et de Jarvis et Mac Naughton (1986) aux titres évocateurs *Telling the forest from the trees* et *Scaling up from leaf to region*.

La méthode scientifique la plus classique est la méthode analytique. Elle a permis d'arriver rapidement à une description satisfaisante des mécanismes de transfert de l'eau au sein du système sol-plante à l'échelle locale. Cette description a pour point de départ l'estimation du flux en l'absence de contraintes hydriques et ensuite, sa régulation lorsque apparaît la contrainte. La notion d'évapotranspiration potentielle (ETP) apparaît avec Thornthwaite (1948) dans un contexte de classification des climats. Elle a pour ambition de représenter le taux maximal de consommation en eau d'un couvert végétal homogène, bien développé et suffisamment étendu pour s'affranchir des problèmes d'advection. Penman (1948) propose un modèle à bases physiques d'estimation du taux d'évaporation d'une surface d'eau libre et en déduit celui d'un couvert végétal. Ce travail est le point de départ des principales équations d'estimation de l'évapotranspiration potentielle mais aussi réelle (voir dans Stewart, 1983). Le succès de l'équation originale de Penman n'est pas sans ambiguïté compte tenu de la fragilité de certaines hypothèses particulièrement au niveau du terme advectif (Thom et Oliver, 1977). La réduction de l'ETP en évapotranspiration réelle (ETR) est supposée dépendre de manière univoque de la disponibilité en eau du sol (Penman, 1949), hypothèse très restrictive si l'on se réfère aux observations expérimentales de Denmead et Shaw (1962). Pour décrire

I^{re} PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

l'ETR, Monteith (1965) introduit une résistance de couvert traduisant l'existence d'un frein au transfert d'eau entre la cavité sous-stomatique, supposée saturée, et l'atmosphère lorsque, le sol se desséchant, la plante n'est plus alimentée en eau en abondance. Monteith et al. (1965) montrent que cette résistance de couvert est bien corrélée avec les changements de l'ouverture des stomates et avec la structure du couvert. De ce fait, ce modèle devient le modèle micrométéorologico-physiologique de Penman-Monteith. Il représente le couvert végétal par un plan horizontal (« big leaf ») à la fois source de chaleur latente, de chaleur sensible et de flux de quantité de mouvement. Ce modèle mono-couche peut paraître élémentaire. Les tentatives de représentation multicouche, à cause de leur complexité, ont des applications très limitées. Shuttleworth (1976) démontre que l'agrégation d'un modèle multicouche conduit à une formulation très voisine de celle d'un modèle monocouche. Pour devenir prédictif le modèle de Penman-Monteith doit être couplé avec celui du bilan hydrique de la zone racinaire et à un modèle de transport de l'eau dans le système sol-plante incluant l'effet de la contrainte hydrique sur les stomates. Le transport de l'eau dans le système sol-plante est considéré comme un processus caténaire : du sol vers les racines, des racines vers la tige, etc. (Huber, 1924; Van den Honert, 1948). La circulation de l'eau s'établit des potentiels hydriques élevés vers les potentiels les moins élevés. En régime permanent, il y a proportionnalité entre débit et différence de potentiel, une proportionnalité analogue à celle de la loi d'Ohm : 1) si les conditions sont isothermes, 2) si les flux se produisent en phase liquide, 3) en l'absence de transport de soluté, et 4) si la conductance de la plante est indépendante du potentiel hydrique (Passioura, 1984). En régime transitoire, un décalage peut apparaître entre les variations de débit et de potentiel. La plante joue le rôle de réservoir tampon. Si nous conservons l'analogie électrique précédente, sa représentation se fait en incorporant des capacités dans le circuit (Cowan, 1972). Les deux principales étapes du transfert de l'eau sont décrites séparément : le transfert de l'eau du sol jusqu'à l'interface sol-racine et ensuite des racines jusqu'aux feuilles. La résistance d'interface, ou résistance du sol, et la résistance de la plante s'opposent à ce transfert. La formulation de la résistance d'interface à l'échelle microscopique, c'est-àdire relativement à un segment de racine, est due à Gardner (1960). La généralisation de cette résistance à l'échelle macroscopique, c'est-à-dire relativement à un volume élémentaire de sol, est également due à Gardner (Gardner, 1964). La résistance de la plante principalement située dans les racines est une résistance de type hydraulique. Elle a été souvent négligée dans les modèles (Gardner, 1964). En réalité, son importance relativement à la résistance d'interface dépend de l'état hydrique du sol (Newman, 1969). La prise en compte de ces deux résistances est à la base de nombreux modèles de structure assez voisine (Moltz, 1981). Des modèles parmi lesquels il est difficile de faire un choix si nous limitons leur validation à la bonne simulation des profils hydriques du sol (Belmans et al., 1979). Des modèles qui font apparaître des lacunes dans la connaissance des mécanismes : existence d'une résistance de contact sol-racine (Herkelrath *et al.*, 1977), rôle des solutés, importance de l'aération du sol, modification de la conductance des racines en fonction de leur âge, etc. Des modèles qui mettent en évidence l'importance de la profondeur (Voltz et Rambal, 1987), de la structure (Hillel *et al.*, 1976) et de la dynamique du système racinaire (Protopapas et Bras, 1987).

A propos des changements d'échelle d'espace

Le processus de changement de l'échelle d'espace a été, au départ. envisagé : 1) comme la simple application, à l'échelle considérée, des mécanismes locaux, ou 2) comme la réitération en tout point de l'espace du modèle local. La première approche a été et est largement utilisée en hydrologie dans la construction des modèles de bassins versants dits « lumped models » (Crawford et Linsley, 1966 ; Cormary et Guilbot, 1974). Dans ce cas, la description du cycle de l'eau à la surface est souvent empruntée à des travaux agronomiques visant à prédire l'état hydrique du sol sous cultures (Baier, 1967; Johns et Smith, 1975). En pratique, les caractéristiques du « réservoir superficiel » ainsi que la loi de réduction de l'ETP en ETR sont ajustées de manières à obtenir une isomorphie de comportement entre les débits observés à l'exutoire et les débits calculés par le modèle. De ce fait, elles sont difficilement comparables aux caractéristiques moyennes du sol et à la loi « moyenne » de l'ensemble des unités végétales (Rambal, 1982). Cette approche a été aussi utilisée pour évaluer les conséquences d'un changement total de la couverture végétale du bassin versant. Des modèles locaux de structures complexes rendant compte finement des principaux mécanismes de transfert ont été directement appliqués à cette échelle (voir les modèles : PROSPER, Swift et al., 1975 ; MANTA, Sellers et Lockwood, 1981). Le sol et la végétation sont dans ce cas supposés homogènes et uniformes. Il existe un corollaire à cette approche qui fait aussi la transition avec la seconde approche. Si l'on considère le sol comme le milieu physique et la végétation comme le milieu biologique, une distribution statistique de leurs propriétés découle d'un facteur d'échelle, dans la mesure où s'applique la théorie de la similitude des milieux poreux. Peck et al. (1977) puis Sharma et Luxmoore (1979) utilisent aussi le modèle local PROSPER, et estiment la distribution statistique des flux mais non leur localisation dans l'espace. Ces approches ignorent le caractère spatial des entrées (champ des précipitations et de microclimat), de la couverture végétale et du sol. Elles excluent l'éventualité d'analyser les consé-

I" PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

quences de changements partiels de l'occupation des terres ou des changements lents associés à la succession végétale, mais surtout la possibilité de simuler des flux distribués dans l'espace. De telles limitations ont entraîné la conception de modèles bi- ou tri-dimensionnels qui rendent compte du fonctionnement en tout point de l'espace (Freeze et Harlan, 1969). Ces modèles dits distribués (voir dans Beven et O'Connel, 1982) sont obtenus par la répétition d'un modèle local monodimensionnel en tenant compte du caractère spatial du microclimat, de la couverture végétale et du sol. Cette répétition conduit à un système complexe d'équations aux dérivées partielles non-linéaires (loi de Darcy généralisée, loi de Laplace...) dont la résolution analytique est, dans la plupart des cas pratiques, impossible. Il doit être soumis à une résolution numérique approchée qui donnera la solution aux nœuds d'un maillage de l'espace et du temps. Au plan pratique, la mise en œuvre de ces « monstres numériques » est malaisée, car elle requiert de connaître l'évolution des entrées et des caractéristiques de la végétation et du sol aux points de maillage (voir discussion dans Hillman et Verschuren, 1988), et car elle est très coûteuse en temps de calcul (« square law of computation »). Au plan théorique, l'analyse de sensibilité de tels modèles (dans la mesure où elle est réalisable !) nous permettrait de mettre en évidence des « propriétés émergentes », c'est-àdire des processus sensibles donc importants à représenter à l'échelle considérée et en conséquence, faciliterait la conception du plus petit modèle répondant aux questions posées ou du modèle « minimal », au sens de Thom (1979). Malheureusement, ces modèles complexes ne sont pas, pour

> une large part, validables (test de la conformité du modèle à l'expérience) au sens de la théorie des systèmes (Gentil et Blake, 1981). Ils restent de ce fait assez peu utilisables. Ils conservent toutefois une vocation théorétique.

> Pourquoi les approches précédentes aboutissent-elles à des semi-échecs? Les raisons de ces semi-échecs apparaissent dans le schéma de la figure 1, qui est extrait de l'ouvrage An introduction to general system theory de Weinberg (1975). Dans ce schéma, les objets d'étude sont classés en fonction de leurs complexités et de leur nature aléatoire. Pour des systèmes assez peu complexes et de nature faiblement aléatoire, l'approche analytique est performante. Elle a abouti à la description des transferts d'eau au niveau local. Lorsque l'objet d'étude est structuré - et c'est le cas du bassin versant ou de la maille GCM qui sont structurés au niveau du champ des précipitations (Rodrigez-Iturbe, 1986) et du

(mécanismes) -

Simplicité organisée

nature aléatoire

Complexité

Complexité inorganisée

(ensemble)

Complexité organisée

(systèmes)

traitement analytique
traitement statistique

Figure 1. Mécanismes, systèmes et agrégats (d'après Weinberg, 1975). microclimat, structurés au niveau du sol (voir l'importance des travaux utilisant la géostatistique dans Webster, 1985), structurés au niveau de la végétation (Robertson, 1987 : Palmer, 1988) -, il se situe dans la partie du schéma dans laquelle ne s'applique strictement ni l'approche analytique ni une approche statistique. Ces deux approches diffèrent par les hypothèses de départ. Dans la première, l'objet d'étude est inorganisé (voir figure 1) et nous recherchons une statistique des flux en fonction des propriétés du milieu physique ; pour les modèles globaux, nous prenons directement des propriétés moyennes. Dans la seconde approche, la construction de modèles 2-D ou 3-D consiste à appliquer l'approche analytique au-delà des limites qui lui sont fixées. N'existe-t'il donc pas de solutions au problème posé ? Dans l'histoire des sciences, les progrès de la connaissance ne se sont pas fait par une progression continue des échelles les plus grandes vers les plus petites, de la mécanique quantique à l'astrophysique, ou inversement. Pour ne pas tomber dans les travers du réductionnisme qui croit trouver toutes explications dans le niveau moléculaire, nous devons privilégier : 1) les études conduites à plusieurs niveaux hiérarchiques : « discovery is stimulated by looking at both adjacent levels » (Di Castri et Hadley, 1988), et 2) la recherche d'interactions entre niveaux : « l'idée de boucle porte en elle le principe d'une connaissance ni atomistique, ni holiste » (Morin, 1977). Deux principes de base qui rejoignent les principes généraux de la théorie des hiérarchies (Allen et al., 1984 ; O'Neill, 1988 ; voir aussi Winkel, 1989).

Une étude de cas en région méditerranéenne

Le bassin versant karstique du Lamalou (Causse de l'Hortus) a été retenu comme zone-test. D'une superficie de 35 km², il a été choisi en raison de son unité lithologique. Pour plus de détails, on consultera utilement Debussche *et al.* (1987). Le paysage végétal est dominé par le Chêne vert et le Chêne pubescent.

Dans le modèle local retenu (voir description dans Rambal, 1987-a), la strate végétale intervient par son indice foliaire et par sa conductance stomatique. Cette dernière varie dans le temps en liaison avec la demande climatique et l'état hydrique du sol. La cartographie de l'occupation des terres a été réalisée en 1979, par photo-interprétation de la mission aérienne panchromatique de l'Institut géographique national. Cette cartographie (au 1/50 000^e) est ici basée sur la notion de formation végétale qui combine la structure en hauteur de la végétation et sa structure horizontale par l'intermédiaire de son recouvrement. La structure en hauteur est déduite de

I^{re} PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

l'appartenance des composants de la végétation à l'une des classes suivantes : ligneux hauts (h > 2 m), ligneux bas (h < 2 m) et herbacées. Elle nous permet de retenir pour ce bassin quatre formations qui sont définies dans le tableau 1 et auxquelles nous avons affecté un indice foliaire moyen selon une méthode décrite dans le prochain paragraphe. En 1979, l'occupation des terres se répartit ainsi : 22 % de garrigues, 40 % de forêts claires, 30 % de forêts semi-denses et 8 % de forêts denses.

Recouvrement des arbres (%)	Formations végétales	Indices foliaires
75 100	Forêt dense	> 3,2
50 75	Forêt semi-dense	2,4 - 3,2
25 50	Forêt claire	1,8 - 2,4
0 25	Garrigue	< 1,8

Tableau 1. Définition des formations végétales retenues pour décrire l'occupation des terres du bassin du Lamalou

L'indice foliaire des unités de spatialisation retenues

Ces indices ont été estimés à partir d'observations réalisées dans ou au voisinage de la zone d'étude et de données bibliographiques concernant des formations végétales comparables (voir dans Debussche et al., 1987). Ils négligent la participation de la strate herbacée sous couvert (tableau 1). Les données spectrales de la télédétection sont de plus en plus utilisées comme données d'entrée de modèle de simulation agrométéorologique. Bausch et Neale (1987) les utilisent pour l'estimation des coefficients culturaux (rapport ETM/ETP), Wiegand et al. (1986) pour l'estimation du rayonnement photosynthétiquement actif absorbé et de l'indice foliaire. Des études récentes montrent l'existence de relations, pour des indices foliaires inférieurs à 3-4, entre l'indice foliaire et le rapport des canaux proche infra-rouge IR (0,76-0,90 μ m) / rouge R (0,63-0,69 μ m) de capteurs aéroportés ou satellitaires (voir exemples Holben et al., 1980; Kimes et al., 1981; Running et al., 1986 et surtout Badhwar et al., 1986). Nous avons ainsi réalisé une carte de l'indice foliaire du Causse de l'Hortus (figure 2). Les données utilisées sont celles observées le 8 août 1986 par le satellite Spot. Ces données sont corrigées géométriquement et des effets atmosphériques. Une relation non linéaire a été utilisée entre l'indice foliaire et le rapport IR/R, dont l'équation a été obtenue par régression sur quelques

points dont nous possédons l'indice foliaire (méthode de la chute de litière). Les unités ainsi cartographiées sont celles des classes d'indice foliaire du tableau 1. Elles peuvent aussi être interprétées comme les formations végétales définies dans ce même tableau. Tes pourcentages de l'aire totale qui correspondent à ces 4 unités sont de respectivement : 22, 42, 29, et 7 %. Des pourcentages très proches de ceux obtenus par la photo-interprétation.



Figure 2. Carte de l'indice foliaire du bassin versant du Lamalou réalisée à partir de données du satellite Spot du 8 août 1986. Les forêts denses, semi-denses et claires apparaissent respectivement en noir, en foncé et en grisé, les garrigues en blanc.

Le rôle de la variabilité spatiale des propriétés hydrodynamiques du sol

L'analyse, à l'aide de la géostatistique, des propriétés hydrodynamiques du sol, à l'échelle d'un versant karstique lithologiquement homogène, a permis de mettre en évidence des structures spatiales dont les dimensions sont comparables à celles des sols cultivés (Rambal, 1983). La présence de ces structures ne se traduit pas d'une manière sensible sur la structure interne des formations végétales (Lacaze *et al.*, 1983). Le calage du système végétal sur des basses valeurs de disponibilité en eau (Rambal, 1991; Winkel *et al.*, 1992) explique, en partie, la faible réponse spatiale des végétaux étudiés à la variabilité des caractéristiques hydrodynamiques du milieu et particulièrement à la réserve en eau du sol. Les structures spatiales observables à grande échelle ne se traduisent pas par des modifications du couvert végétal. Seuls des contrastes à plus petite échelle, associés à des changements de la lithologie vont provoquer des modifications observables de l'indice foliaire.

A cette échelle le choix de l'écoulement annuel permet d'éliminer en grande partie les problèmes qui subsistent encore au niveau de la variabilité spatiale. Dunin et Aston (1981) indiquent que la différence de performance entre un modèle prenant en compte la variabilité spatiale des propriétés

I^{re} PARTIE – LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

hydrodynamiques et un modèle global diminue lorsque le pas de temps d'expression des résultats augmente (jour, mois, an). Ce résultat est confirmé par les travaux de Shachori et Michaeli (1965) qui montrent que, pour les écoulements annuels, le facteur le plus discriminant est la couverture végétale (par exemple : forêt versus non forêt), et non les caractéristiques hydrodynamiques du sol, mais aussi par ceux de Peck et al. (1977), de Sharma et Luxmoore (1979) et récemment, de Milly et Eagleson (1987). Peck et al. (1977) puis Sharma et Luxmoore (1979), s'appuyant sur une théorie de la similitude des milieux poreux, montrent que, pour des bassins versants à couverture végétale homogène l'évapotranspiration réelle mensuelle ou annuelle est peu sensible à une assez large variabilité spatiale des propriétés hydrodynamiques du sol. Milly et Eagleson (1987) évaluent les conséquences de cette variabilité en supposant que, en tout point de l'espace, la couverture végétale tend à optimiser ses ressources hydriques (« Vegetation equilibrium hypothesis », voir dans Eagleson, 1978 et 1982). Ils concluent que la sensibilité du bilan hydrique annuel aux valeurs moyennes des propriétés hydrodynamiques est fortement réduite par l'existence de la variabilité spatiale.

Application du modèle local à l'échelle du bassin-versant

Les analyses qui suivent sont extraites de Rambal (1987-a). Le cumul annuel du drainage simulé par le modèle local, appelé écoulement annuel simulé, a été retenu. Cette variable peut être directement comparée à l'écoulement annuel observé. Des comparaisons effectuées sur des intervalles de temps plus courts sont difficiles à interpréter car les transferts de l'eau drainée, d'un point du bassin à la source, ne sont pas instantanés mais soumis à des phénomènes de stockage et de déstockage dans l'aquifère karstique. Dans le cas du Causse de l'Hortus, Bonnet *et al.* (1979) estiment que la constante de temps de vidange est supérieure à 30 jours.

En ce qui concerne les entrées du modèle, les précipitations journalières sont évaluées par une lame Thiessen calculée à partir d'une pondération des hauteurs de pluie relevées aux stations météorologiques les plus proches. La zone d'influence d'une station est définie par son polygone de Dirichlet. Le coefficient de pondération correspondant est égal au pourcentage de l'aire du bassin versant se trouvant dans les limites du polygone. L'évapotranspiration potentielle est calculée à partir des données recueillies à Montpellier en utilisant la formule de Penman. Cette ETP peut être considérée comme spatialement représentative à l'intérieur d'une maille du réseau synoptique de la Météorologie nationale (voir Harcum et Loftis, 1987).

Ainsi, les écoulements simulés et mesurés en 1979 sont de respectivement 411 et 447 mm et en 1980 de 212 et 161 mm soit pour ces 2 années, des totaux de 623 et 608 mm. Cette validité vérifiée au niveau annuel se

U

maintient même au niveau mensuel (figure 3). Comme nous le verrons au prochain paragraphe, elle n'est pas remise en cause sur des pas de temps journaliers.



Figure 3. Comparaison des écoulements mensuels mesures et simulés du bassin versant du Lamalou (voir fig. 1) pour les années 1979 et 1980 (d'apres Rambal, 1987-a).

La validation spatiale du modèle local

Le bilan d'énergie résiduel simplifié

La comparaison des chroniques de débits simulés et observés est unanimement adoptée pour valider les modèles hydrologiques. Adaptée au départ à la validation des modèles globaux, elle continue a être appliquée aux modèles distribués. Pour ces derniers, si les simulations sont satisfaisantes, des conclusions peuvent être tirées sur la validité de la représentation, moyenne à l'échelle du bassin versant, des phénomènes impliqués dans la

I'e PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

genèse des transferts d'eau, mais non sur ses performances pour rendre compte du fonctionnement de chacune des unités considérées. Dans ce contexte, il a été effectué une vérification de la validité des simulations faites pour chacune des unités retenues en comparant les évapotranspirations réelles simulées et celles déduites du bilan d'énergie résiduel appliqué à des données satellitaires (Seguin et Itier, 1983), ici celles du satellite HCMM (résolution 500 \times 500 m)

$$ETR = R_n - B(T_s - T_a)^{3/2}$$

ETR et R_n représentent respectivement l'évapotranspiration réelle et le rayonnement net en mm/j. T_s et T_a en °C, sont les températures de surface et de l'air. B est un paramètre qui dépend de la rugosité de la surface évaporante considérée.

Faute de disposer de valeurs de B adaptées aux formations végétales de notre étude, nous avons estimé ces derniers à l'aide d'une régression linéaire passant par l'origine entre d'une part la différence entre ETR simulée et le rayonnement net, et d'autre part $T_s - T_a$ élevé à la puissance 3/2. On trouvera dans Rambal *et al.* (1985) tous les détails de la méthode utilisée. Les équations obtenues sont les suivantes (tableau 2). A partir des résultats de Seguin et Itier (1983), une relation empirique entre B et la rugosité z_0 a été calculée :

$$B = 0,086 z_0^{0.612}$$

Formation	Équation du bilan d'énergie résiduel	z ₀ (cm)
Garrigue Forêt claire Forêt semi-dense Forêt dense	$\begin{array}{l} {\sf ETR}={\sf R}_n-0,32~({\sf T}_s-{\sf T}_a)^{3/2}\\ {\sf ETR}={\sf R}_n-0,43~({\sf T}_s-{\sf T}_a)^{3/2}\\ {\sf ETR}={\sf R}_n-0,68~({\sf T}_s-{\sf T}_a)^{3/2}\\ {\sf ETR}={\sf R}_n-2,40~({\sf T}_s-{\sf T}_a)^{3/2} \end{array}$	8,5 13,8 29,8 232

Tableau 2. Équations du bilan d'énergie résiduel et rugosité des 4 formations végétales considérées.

Compte-tenu des précédentes valeurs de B, les rugosités des formations végétales correspondantes peuvent être estimées. Pour la garrigue, la forêt claire et la forêt semi-dense, les rugosités sont de respectivement 8,5, 13,8 et 29,8 cm. Pour la forêt dense, elle atteint 232 cm ! Pour les 3 premières formations citées, elles sont conformes aux estimations que l'on obtient de l'utilisation de la hauteur moyenne de la végétation h_0 et en supposant $h_0/z_0 = 8,15$ (voir Brutsaert, 1982, p. 116)(tableau 3). Pour des vergers de citronnier dont le recouvrement se situe entre 75 et 100 % et dont la hauteur des arbres est de 400 cm, Kalma et Fuchs (1976) donnent $z_0 = 40$ cm. Une valeur très proche de celle du tableau précédent. L'anomalie observée pour la forêt dense provient, en grande partie, de la mauvaise estimation de la température de l'air. Cette dernière est prise égale à la température de sur-

54

Formation	Garrigue	Forêt claire	Forêt semi-dense	Forét dense
Hauteur moyenne ho (cm)	70	130	250	350
Rugosité z ₀ (cm)	8,6	16,0	30,7	42,9

Tableau 3. Hauteurs moyennes et rugosité des 4 formations végétales considérées. Les hauteurs moyennes sont calculées pour des recouvrements des arbres égaux à ceux du centre des classes (ex. forèt semi-dense, recouvrement 50-75 %, centre de la classe 62,5 %). La hauteur des arbres est supposée égale à 400 cm en moyenne.

face du pixel de forêt dense le plus froid. Des observations réalisées au radiothermomètre sur un taillis de Chêne vert montrent qu'un écart de plus de 1°C entre la température de surface et de l'air est commun pour cette formation, et ceci même en condition d'alimentation hydrique satisfaisante. Si nous diminuons la température de l'air de 1°C, B passe de 0,32 à 0,24 pour la garrigue et de 2,4 à 1,09 pour la forêt dense. Pour valider les équations du bilan d'énergie, nous avons comparé des ETR ainsi calculées aux ETR simulées par le modèle local. Les données test sont celles du 21 août 1979, car elles n'ont pas été utilisées dans le calcul des valeurs de B (tableau 4). L'écart quadratique moyen est de 0,19 mm. La sous-estimation de l'ETR simulée pour la forêt claire est sans doute à attribuer à des apports advectifs qui font qu'à même surface foliaire un arbre isolé transpire plus qu'un arbre en couvert (voir Rose, 1984).

Formation	Garrigue	Forêt claire	Forêt semi-dense	Forêt dense
ETR calculée (mm)	1,50	1,61	0,97	0,88
ETR simulée (mm)	1,65	1,28	1,04	0,95

Tableau 4. Compaison des ETR calculées par le bilan d'énergie résiduel et celles simulées par le modèle local pour les 4 formations végétales considérées, le 21 août 1979.

Le cas des pixels composites

La procédure de validation adoptée dans le paragraphe précédent est mise en œuvre à partir des albédos et des températures de surface de pixels homogènes, c'est-à-dire qui se superposent à une seule formation végétale. Qu'en est-il de la réponse des pixels composites, c'est-à-dire de ceux pour lesquels plusieurs formations végétales se juxtaposent ? Compte-tenu du parcellaire actuel et de la résolution du satellite HCMM, ce cas se produit 6 fois sur 10 en moyenne. Dans cet ordre d'idée, Garratt (1978) compare des températures de surface aéroportées, donc globales, et celles mesurées au niveau du sol nu, de la végétation herbacée et des arbres. Il suggère

I" PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

que le flux de chaleur sensible total est la combinaison linéaire des flux élémentaires.

$$B'(T_s - T_a) = \sum_i k_i B'_i (T_{si} - T_a)$$

T_{si} est la température de surface de l'élément i qui occupe k_i pour cent de l'aire considérée. Par régression linéaire multiple entre T_s-T_a et les T_{si}- T_a , il identifie les coefficients $k_i B_i'/B'$. Ses résultats mettent en évidence la nature (faiblement) non-linéaire du processus de génération de la température de surface d'un pixel composite. Pour les 5 dates disponibles, nous avons recherché pour chaque pixel une relation linéaire entre son albédo et sa température de surface et les pourcentages des 4 formations végétales qui le compose. Les albédos et les températures de surface obtenues ne sont pas significativement différentes de ceux utilisés dans Rambal et al., 1985 (test t par paire, p < 0.05 pour l'albédo et p < 0.01 pour T.). De ce fait, nous pouvons considérer : 1) que pour une date donnée, l'albédo et la température de surface d'une formation végétale sont constantes sur l'ensemble de la zone-test, et 2) que l'échelle des unités de végétation retenues, les albédos et les températures de surface des pixels composites sont des combinaisons linéaires des albédos et des températures de surface des formations végétales qui les composent. Ainsi, les formations végétales définies, au départ, à partir d'une description physionomique de la végétation se superposent, en pratique, à des unités iso-fonctionnelles du point de vue des transferts d'eau (voir discussion dans Rambal et al., 1990).

Structures spatiales et résolution

Les structures spatiales majeures peuvent être identifiées à l'aide de la géostatistique. Comment s'organisent les résultats obtenus du niveau le plus local : état hydrique du sol, flux, transects radiométriques sous couvert, à des résolutions allant de 10 m (transects aéroportés) à celles du satellite HCMM? Y-a-t'il cohérence entre ces structures? Peut-on appliquer les notions d'homothétie interne de la géométrie fractale?

La structure spatiale des données-satellites : une analyse géostatistique

Pour décrire la structure spatiale des données d'albédo et de température de surface deux modèles « autorisés » ont été retenus : le variogramme sphérique et le variogramme exponentiel. Le variogramme sphérique permet le meilleur ajustement des semi-variances expérimentales de l'albédo et l'exponentiel celles de la température de surface (figure 4). Le variogramme sphérique dérive d'un processus aléatoire de movenne mobile (Webster, 1985) ou de la structure d'une image constituée de disques, répartis spatialement au hasard, de taille constante ou dont la taille suit une loi log-normale (Woodcock et al., 1988). Il met en évidence l'indépendance des unités spatiales d'albédo et corrélativement des formations végétales. Pour les 5 dates considérées. le variogramme a une portée constante à l'échelle de la précision d'estimation. Une valeur movenne de 7.6 pixels. soit 3.8 km. lui est attribuée.



Sur cette même zone, l'analyse de l'indice de végétation d'un transect aéroporté (longueur 9,1 km, résolution 10 m le long de l'axe de vol) nous donne une portée de 3 km environ. La variance de dispersion au palier diminue dans le temps, elle traduit une homogénéisation des contrastes. Le variogramme exponentiel de la température de surface est le variogramme des processus markovien ou des processus auto-régressifs du premier ordre (Webster, 1985). Il traduit le fait qu'il n'y a pas indépendance entre les températures de surface de deux pixels contigüs. Un résultat que ne mettait pas en évidence le paragraphe précédent puisqu'il supposait l'exacte superposition des unités structurales et fonctionnelles.

Structure spatiale et géometrie fractale

Le concept de fractal, introduit par B. Mandelbrot (1975), peut être utilisé pour décrire les structures invariantes par dilatation d'échelle. Ces structures se caractérisent par leur auto- ou self-similarité : c'est-à-dire la propriété que possède une forme géométrique dans laquelle chaque partie est une image réduite du tout. Cette self-similarité se traduit numériquement par une dimension non entière. Depuis la création de ce concept, on continue de constater que le monde naturel abonde en objets dont la représentation mathématique peut être appréhendée dans le cadre d'un modèle fractal (Burrough, 1981; Loehle, 1983; Bradbury *et al.*, 1984). L'étude de ces objets a conduit à distinguer les fractals parfaitement selfsimilaires et les fractals dont la self-similarité n'est que statistique. A partir

	6 mai	4 juillet	21 août	31 août	27 septembre	moyenne
Albédo	1,81	1,63_	1,75	1,59	⁻ 1,66	1,69
Température de surface	1,72	1,61	1,64	1,58	1,62	1,63

 Tableau 5. Dimensions fractales calculées pour l'albédo et la température de surface

 à partir de données HCMM sur la zone-test du Causse de l'Hortus.

des semi-variogrammes expérimentaux précédents, nous avons calculé les dimensions fractales ou dimensions de contenu de Hausdorff-Besicovitch pour l'albédo et la température de surface (tableau 5). Ce calcul suppose l'ajustement d'un modèle de variogramme allométrique. L'écart entre les dimensions fractales de l'albédo et la température de surface suggère une légère uniformisation de la variance de cette dernière par rapport à celle de l'albédo. Les variations temporelles sont dues aux effets de la hauteur du soleil ou aux décalages phénologiques des espèces végétales. Notons que sur la même zone-test, les dimensions fractales, calculées avec un maillage identique à celui des pixels HCMM, de l'altitude et des formations végétales (recouvrement des arbres) sont de respectivement 1,51 et 1,69. La concordance entre les dimensions fractales de l'albédo et des formations végétales est une confirmation des bonnes corrélations précédentes.

Existe-t-il un point de vue unificateur ?

Les dimensions fractales des données Spot du 1 mai 1986 (résolution 20 m), pour des transects nord-sud sur le Causse de l'Hortus, se situent entre 1,80 et 1,77 pour les 3 canaux. Elles sont donc très voisines de celles de l'albédo HCMM du 6 mai 1979. Si cette dimension non entière unique est confirmée par des analyses complémentaires, l'extrapolation des résultats locaux pourra se faire en termes de fractals sans privilégier de distance spatiale dans la gamme de distance considérée. Le principe de l'homothétie interne étant interpolable jusqu'aux petits éléments, tout effet de zoom fait apparaître de nouveaux détails semblables parce que statistiquement selfsimilaires. Par contre, si ces analyses mettent en évidence des discontinuités dans les dimensions fractales, des résolutions critiques, dans la gamme de distance considérée (voir par exemple Krummel et al., 1987), ces discontinuités permettront d'identifier des zones de transition dans les échelles au niveau desquelles le patron des unités de fonctionnement change. Dans ce cas, nous nous trouverons contraint de développer des hypothèses sur des processus « scale-dependant ». Cette alternative laisse planer une ambiguïté fondamentale : la nature est-elle fractale, ou bien la géométrie fractale offre-t-elle simplement un outil efficace pour la décrire ? Ne voit-on pas des auteurs (voir dans Palmer, 1988) ajuster de manière obstinée plusieurs dimensions fractales successives pour coller à la théorie fractale habituelle et d'autres postuler, en créant les objets semi-fractals, d'une dérive continue de la dimension fractale avec une tendance « idéale » (fractale) asymptotique (Rigaut, 1987).

A partir de la géostatistique, Serra (1968) avait déjà énoncé un point de vue assez unificateur. Il a démontré que le modèle de variogramme de Wijsien peut être décomposé en une superposition de modèles sphériques : « dans la nature, les portées des phénomènes de transition superposés d'amplitude non négligeable, varient en progression géométrique ». Ce modèle des structures gigognes est particulièrement séduisant car il réhabilite la structure hiérarchique des systèmes étudiés et laisse entre apercevoir leurs « propriétés émergentes ». Si nous ne nous arrêtons qu'aux ordres de grandeur voici le tableau idéalisé des structures étudiées (tableau 6).

Variables	Portées (m)	Commentaires
Rayonnement sous couvert	4	taille moyenne de la couronne des arbres
Teneur en eau du sol	4.10 ¹	
Orotopographie	4.10 ²	transect aeroporte (resolution 10 m. longueur 9,1 km, canaux bruts)
Formation végétale, unité de paysage	4.10 ³	transect aeroporté trésolution 10 m. indice de vegetation), donnees Spot (resolution 20 m. indice de vegetation). donnees HCMM (resolution 500 m. albedo)
Climat	4.10 ⁴	donnees de la litterature

Tableau 6. Progression géométrique « idéalisée » des portées des variables etudiées

Conclusions

Les problèmes de la spatialisation des résultats locaux ou de changement d'échelle sont au cœur de la problématique de grands programmes internationaux actuels comme celui du « *Global Change* » de l'IGBP (International Geosphere-Biosphere Project) ou expériences de type HAPEX de l'ISLCP (International Satellite Land-Surface Climatology Project). Une problématique qui, pour le programme « Global Change », se trouve partiellement résumée dans cette question : « Comment prédire le fonctionnement en termes de cycle de l'eau et du carbone du niveau hiérarchique le plus élevé : la biosphère, à partir du fonctionnement des niveaux hiérarchiques les plus bas : écosystèmes et organismes ? »

Dans ces cadres, le sol est une source importante de variabilité. Citons Nemani et Running (1989) : « On a local scale, soil properties are important for predicting forest productivity, estimating water yield and runoff.

I^{re} PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

At a global scale, the biosphere-atmosphere interactions were found to be highly sensitive to soil hydrologic properties. Soil characteristics are known to vary even on the scale of a hill slope. Consequently, defining soil properties appropriate for global climate models becomes extremely difficult ». C'est pour cela que nous nous sommes situés dans le cadre « simplifié » d'une seule unité lithologique en utilisant des propriétés hydrodynamiques obtenues sur un versant dont la lithologie est assez voisine.

Ên conséquence, la variabilité spatiale de l'indice foliaire que l'on observe est presque uniquement sous le contrôle des cycles perturbations anthropiques/reconstitution forestière. Cet indice est la variable-clé des flux hydriques. Il peut être évalué avec une précision suffisante à l'aide de données de la télédétection satellitaire. Ce zonage semble approprié à l'échelle du bassin versant étudié. Les simulations nous donnent une bonne reconstitution des écoulements à l'exutoire sur des pas de temps mensuels et annuels. Pas de temps qui sont les plus en mesure d'éliminer les conséquences de la variabilité spatiale (sol, végétation) qui existe au sein des unités. Toutefois, nous obtenons une bonne simulation des flux d'évaporation journaliers si nous les comparons à ceux déduits d'un bilan d'énergie résiduel simplifié dont la température de surface provient des données du satellite HCMM. La résolution du satellite HCMM nous permet d'appliquer, en première approximation. l'hypothèse de linéarité sur la température de surface et sur l'albédo des pixels composites. Des essais réalisés avec le satellite NOAA montrent que le passage d'une résolution de 500×500 m à 1×1 km dégrade considérablement l'apport informatif, bien plus que ne le laisse supposer la seule réduction de l'information spatiale par 4. C'est par ce biais que nous pouvons reformuler d'une facon plus générale, et pour conclure, le problème des changements d'échelle qui a été abordé dans ce texte sous le seul angle de l'analyse des structures spatiales. Cette reformulation se trouve résumée dans le triptyque suivant :



60

Chacune des liaisons possibles soulève une question à résoudre. L'ensemble de ces questions doit servir de canevas à de futures recherches. Cette fragmentation simplificatrice présente toutefois le risque d'introduire une vision trop linéaire du problème et donc. l'éventualité d'en trouver la solution étape par étape :

1. résolution satellitaire-structure spatiale ou « quelles sont les structures spatiales observables pour une résolution donnée ? »

2. structure spatiale-structure fonctionnelle ou « les structures spatiales se superposent-elles à des structures fonctionnelles ? »

3. structure fonctionnelle-résolution satellitaire ou « quels modèles de simulation peut-on coupler aux données de la télédétection satellitaire ? ».

Références bibliographiques

ī.

- Allen, T.F.H.; O'Neill, R.V.; Hoekstra, T.W., 1984. Interlevel relations in ecological research and management: Some working principles from hierarchy theory. USDA Forest Service General Technical Report RM-110, 11 p. Rocky Mountain Forest and range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- Badhwar, G.D.; McDonald, R.B.; Mehta, N.C., 1986. Satellite-derived leaf-area-index and vegetation maps as input to global carbon cycle models. A hierarchical approach. Int. J. Remote Sensing, 7: 265-281.
- Baier, W., 1967. Relationships between soil moisture, actual and potential evapotranspiration. In: Soil Moisture. Proc. Hydrology Symposium, Univ. Saskatchewan, p. 155-199.
- Bakalowicz, M. ; Oberlin, G., 1972. Pour une méthodologie des évaluations de l'évapotranspiration. J. Hydrol., 15 : 187-191.
- Bausch W.C.; Neale C.M.U., 1987. Crop coefficients derived from reflected canopy radiation : a concept. *Trans. AsAE*, 30 : 703-709.
- Belmans, C. : Feyen, J. ; Hillel, D., 1979. An attempt at experimental validation of macroscopic scale models of soil moisture extraction by roots. *Soil Sci.*, 127 : 174-186.
- Beven, K.; O'Connel, P.E., 1982. On the role of physically-based distributed modelling in hydrology. Report 81. Institute of hydrology, Wallingford, U.K., 36 p.
- Bonnet, M. ; Thiery, D. ; Bonin, H. ; Paloc, H. 1979. Etude par modèles mathématiques des écoulements en milieu karstique. Application au karst de l'Hortus. Rapport 79 SGN 733 Hyd, BRGM, Orléans. 59 p. (+ annexes).

Bradbury, R.H.; Reichelt, R.E.; Green, D.G., 1984. Fractals in ecology : methods and interpretation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 14 : 295-296.

- Brutsaert, W., 1982. Evaporation into the atmosphere. Theory, history and application. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, 299 p.
- Bultot, F.; Dupriez, G.L.; Gellens, D., 1988. Estimated annual regime of energy-balance components. evapotranspiration and soil moisture for a drainage basin in the case of a CO₂ doubling. *Climatic Change*, 12: 39-56.
- Burrough, P.A., 1981. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature*, 294 (19) : 240-241.
- Cowan, I.R., 1972. Oscillations in stomatal conductance and plant functionning associated with stomatal conductance : observations and a model. *Planta*, 106 : 185-219.
- Cormary, Y.; Guilbot, A., 1974. Étude des relations pluie-débit sur trois bassins versants représentatifs. *Actes Assemblée génér. IAHS.* Madrid, Pub. 108 : 265-269.

Crawford, N.H.; Linsley, R.K., 1966. Digital simulation in hydrology : Stanford Watershed Model IV. Tech. Rep. 39, Dept. Civ. Eng., Stanford Univ. Stanford, Calif., 210 p.

Dahlman, R.C., 1985. Modeling needs for predicting responses to CO₂ enrichment : plants, communities and ecosystems. *Ecol. Model.*, 29 : 77-106.

I^{re} PARTIE – LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

Debussche, M.; Rambal, S.; Lepart, J., 1987. Les changements de l'occupation des terres en région méditerranéenne humide : évaluation des conséquences hydrologiques. Acta Oecologica, Oecol. Applic., 8, 22 : 181-194.

Detwiler, R.P.; Hall, C.A.S., 1988. Tropical forests and the global carbon cycle. Science, 239: 42-47.

Denmead, O.T., 1984. Plant physiological methods for studying evapotranspiration : problems of telling the forest from the trees. Agric. Water Manag., 8 : 167-189.

Denmead, O.T.; Shaw, R.H., 1962. Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agron. J.*, 54: 385-390.

Di Castri, F. ; Hadley, M., 1988. Enhancing the credibility of ecology : Interacting along and across hierarchical scales. *Geojournal*, 17 (1) : 5-35.

Dickinson, R.E.; Henderson-Sellers, A., 1988. Modelling tropical deforestation : A study of GCM land-surface parametrizations. *Quant. J.R. Meteorol. Soc.*, 114 : 439-462.

Dooge, J.C.I., 1983. On the study of water. Hydrol. Sci. J., 28: 23-48.

Dunin, F.X.; Aston, A.B., 1981. Spatial variability in the water balance of an experimental catchment. Aust. J. Soil. Res., 19 : 113-120.

Eagleson, P.S., 1978. Climate, soil and vegetation. Water Resour. Res., 14: 705-776.

Eagleson, P.S., 1982. Ecological optimality in water-limited natural soil-vegetation systems. 1. Theory and hypothesis. *Water Resour. Res.*, 19: 325-340.

Freeze, R.A.; Harlan, R.L., 1969. Blueprint for a physically-based, digitally simulated, hydrologic-response model. J. Hydrol., 9 : 237-258.

Gardner, W.R., 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. Soil Sci., 89: 63-73.

Gardner, W.R., 1964. Relation of root distribution to water uptake and availability. Agron. J., 56: 35-41.

Garratt, J.R., 1978. Transfer characteristics for a heterogeneous surface of large aerodynamic roughness. *Quart. J. Roy. Meteor. Soc.*, 104 : 491-502.

Gentil, S.; Blake, G., 1981. Validation of complex ecosystems models. Ecol. Model., 14: 21-38.

Gleick, P.H., 1987. Regional hydrologic consequences of increases in atmospheric CO₂ and other trace gases. *Climatic Change*, 10: 137-161.

Harcum, J.B.; Loftis, J.C., 1987. Spatial interpolation of Penman evapotranspiration. *Trans. AsAE*, 30, 1: 129-136.

Herkelrath, W.N.; Miller, E.E.; Gardner, W.R., 1977. Water uptake by plants. 2. The root contact model. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 41 : 1039-1043.

Hillel, D. ; Talpaz, H. ; Van Keulen, H., 1976. A macroscopic-scale model of water uptake by a nonuniform root system and a water and salt movement in the soil profile. *Soil Sci.*, 121 : 242-255.

Hillman, G.R.; Verschuren, J.A., 1988. Simulation of the effects of forest cover, and its removal on subsurface water. *Water Resour. Res.*, 24: 305-314.

Holben, B.N.; Tucker, C.J.; Fan, C., 1980. Spectral assessment of soybean leaf area and leaf biomass. *Photogramm. Eng. and Remote Sens.*, 46: 651-656.

Honert, T.H. Van den, 1948. Water transport through plants as a catenary process. *Faraday Soc. Discuss.*, 3 : 146-153.

Huber B., 1924. Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 64 : 1-120.

Hunt, B.G., 1985. A model study of some aspects of soil hydrology relevant to climatic modelling. *Quart. J. R. Meteorol. Soc.*, 111 : 1071-1085.

Jarvis, P.G.; McNaughton, K.G., 1986. Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. Advances in ecological research, 15 : 1-49.

Johns, G.G.; Smith, R.C.G., 1975. Accuracy of soil water budgets based on a range of relationships for the influence of soil water availability on actual water use. *Aust. J. Agric. Res.*, 26: 871-883.

Kalma, J.D.; Fuchs, M., 1976. *Citrus* orchards. *In* Monteith J.L. (ed.), *Vegetation and the atmosphere*, Academic Press, London, vol 2, case studies, p. 309-328.

Kimes, D.S.; Markham B.L.; Tucker, C.J., 1981. Temporal relationships between spectral response and agronomic variables of a corn canopy. *Remote Sens. of Environ.*, 11: 401-411.

Krummel, J.P.; Gardner, R.H.; Siguhara, G.; O'Neill, R.V.; Coleman, P.R., 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 48: 321-324.

Lacaze, B. ; Debussche, G. ; Jardel, J., 1983. Analyse de l'hétérogénéité spatiale d'un taillis de Chêne vert (*Quercus ilex* L.) à l'aide de techniques visuelles, photographiques et radiométriques. *in: Signatures* spectrales d'objets en télédétection II, « Les colloques de l'INRA », 23 : 265-272.

Loehle, C., 1983. The fractal dimension and ecology. Speculations Sci. Technol., 6: 131-142.

Manabe, S. ; Wetherald, R.T., 1975. The effects of doubling the CO₂ concentration on the climate of a general circulation model. J. Atmos. Sci., 32 : 3-15.

Mandelbrot, B., 1975. Les objets fractals, forme, hasard et dimension. Flammarion, Paris, 190 p.

Milly, P.C.D.; Eagleson, P.S., 1987. Effects of spatial variability on annual average water balance. *Water Resour. Res.*, 23: 2135-2143.

Moltz, F.J., 1981. Models of water transport in the soil-plant system : a review. *Water Resour. Res.*, 17 : 1245-1260.

Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. *In* Fogg G.E. (ed.) *The state and movement of water in : living organisms. Symposium Soc. Exper. Biol.*, 19 : 205-234. Academic Press, New York.

Monteith, J.L.; Sceicz, G.; Waggoner, P.E., 1965. The measurement and control of stomatal resistance in the field. J. Appl. Ecol., 2: 345-355.

Morin, E., 1977. La méthode 1. La nature de la nature. Editions du Seuil, Paris, 399 p.

Nemani, R.R.; Running, S.W., 1989. Testing a theoretical climate-soil-leaf area hydrologic equilibrium of forests using satellite data and ecosystem simulation. *Agric. For. Meteorol.*, 44: 245-260.

Newman, E.I., 1969. Resistance to water flow in soil and plant. I. Soil resistance in relation to amounts of root : theoretical estimates. J. Appl. Ecol., 6 : 1-12.

O'Neill R.V., 1988. Hierarchy theory and global change. *In* Rosswall, T. ; Woodmansee, R.G. ; Risser, P.G. (eds.), *Scales and global change*. John Wiley et Sons Ltd., p. 29-45.

Palmer, M.W., 1988. Fractal geometry : a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vege-tatio*, 75 : 91-102.

Passouria, J.B., 1984. Hydraulic resistance of plants. I. Constant or variable ? Aust. J. Plant. Physiol., 11 : 333-339.

Peck, A.J.; Luxmoore, R.J.; Stolzy, J.L., 1977. Effects of spatial variability of soil hydraulic properties in water budget modelling. *Water Resour. Res.*, 13: 348-354.

Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London*, Ser. A, 193 : 348-354.

Penman, H.L., 1949. The dependance of transpiration on weather and soil conditions. J. Soil Sci., 1: 74-89.

Protopapas, A.L.; Bras, R.L., 1987. A model of water uptake and development of root systems. *Soil Sci.*, 144: 352-365.

Rambal, S., 1982. Réflexions sur la prise en compte de la végétation et des caractéristiques hydrodynamiques du sol dans les modèles hydrologiques. Le cas de bassins versants karstiques de la région nord montpelliéraine. In Modélisation mathématique et simulation de systèmes de l'environnement. Éditions du CNRS, Paris, p. 85-105.

Rambal, S., 1983, Variabilité des propriétés hydrodynamiques du sol à l'échelle d'un versant karstique. In : Variabilité spatiale des processus de transfert dans les sols, « Les colloques de l'INRA », 15 : 201-211.

Rambal, S., 1987. Evolution de l'occupation des terres et ressource en eau en région méditerranéenne karstigue. J. Hydrol., 93 : 339-357.

Rambal, S., 1991. From daily transpiration to seasonal water balance : an optimal use of water ? In Roy, J ; Di Castri, F. ; Aronson, J. (eds.) *Time scales of biological responses to water constraints. The case of Mediterranean biota.* Springer Verlag (sous presse).

Rambal, S.; Lacaze, B.; Mazurek, H.: Debussche, G., 1985. Comparison of hydrologically simulated and remotely sensed actual evapotranspiration from some Mediterranean vegetation formations. Int. J. of Remote Sensing, 6(8): 1475-1482.

Rambal, S.; Lacaze, B.; Winkel, T., 1990. Testing an area-weighted model of albedo and surface temperatur of mixed pixels in Mediterranean woodlands. *Int. J. Remote Sensing*, 11 :1495-199.

Rigaut, J.P., 1987. Fractals, semi-fractals et biomètrie. In Cherbit, G. (éd.) Fractals, dimensions non entières et applications. Masson, Paris, p. 231-281.

Robertson, G.P., 1987. Geostatistics in ecology : interpolating with known variance. *Ecology*, 68 : 744-748. Rodriguez-Iturbe, I., 1986. Scale of fluctuation of rainfall models. *Water Resour. Res.*, 22 : 155-455.

Rose, C.W., 1984. Modelling evapotranspiration : an approach to heterogeneous communities. *Agric. Water Manag.*, 8 : 203-221.

Running, S.W.; Peterson, D.L.; Spanner, M.A.; Teuber, K.B., 1986. Remote sensing of coniferous forest leaf area. *Ecology*, 67 : 273-276.

Seguin, B.; Itier, B., 1983. Using midday surface temperature to estimate daily evaporation from satellite thermal IR data. *Int. J. Remote Sensing*, 4: 371-383.

I^{re} PARTIE - LES ÉCHELLES EN ÉCOLOGIE

•

Sellers, P.J.; Lockwood, J.G., 1981. A numerical simulation of the effects of changing vegetation type on surface hydroclimatology. *Climatic Change*, 3: 121-136.

Sellers, P.J.; Mintz, Y.; Sud, Y.C.; Dalcher, A., 1986. A simple Biosphere model (SIB) for use within general circulation models. J. Atmos. Sci., 43: 505-531.

Serra, J., 1968. Les structures gigognes : morphologie mathématique et interprétation métallogénique. Mineral. Deposita (Berl.), 3 : 135-154.

Shachori, A.Ý.; Michaeli, A., 1965. Water yields of forest, maquis and grass covers in semi-arid regions : a litterature review. In Eckardt, F.D. (édit.), Méthodologie de l'écophysiologie végétale, Paris, Unesco, p. 467-477.

Sharma, M.L.; Luxmoore, R.J., 1979. Soil variability and its consequence on simulated water balance. *Water Resour. Res.*, 15 : 1567-1573.

Shuttleworth, W.J., 1976. A one-dimensional theoretical description of the vegetation-atmosphere interaction. Boundary layer Meteorol., 10: 273-302.

Stewart, J.B., 1983. A discussion of the relationships between the principal forms of the combination equation for estimating crop evaporation. *Agric. Meteorol.*, 30 : 111-127.

Swift, L.W.; Swank, W.T.; Mankin, J.B.; Luxmoore, R.J.; Goldstein, R.A., 1975. Simulation of evapotranspiration and drainage from mature and clear-cut deciduous forest and young pine plantation. Water Resour. Res., 11: 667-673.

Thom, R., 1979. Modélisation et scientificité. *In* Delattre, P. et Thellier, M. (éd.it.) *Élaboration et justification des modèles. Application en biologie*, Tome 1. Maloine, Paris, p. 21-29.

Thom, A.J.; Oliver, H.R., 1977. On Penman's equation for estimating regional evaporation. *Quart. J. Roy. Meteorol. Soc.*, 103 : 345-357.

Thornthwaite, C.W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geog. Rev.*, 38 : 55-94. Voltz, M. ; Rambal, S., 1987. Évaluation de CORNGRO : un modèle de simulation des transferts hydriques et de la croissance d'une culture de maïs. *Agronomie*, 7 (9) : 727-738.

Washington, W.M.; Meehl, G.A., 1983. General circulation model experiments on the climatic effects due to a doubling and quadrupling of carbon dioxide concentration. J. Geophys. Res., 88: 6600-6610.

Webster, R., 1985. Quantitative analysis of soil in the field. Advances in soil science, 3 : 1-70.

Weinberg, G.M., 1975. An introduction to general systems thinking. Wiley Interscience, New York, 385 p.
 Wiegand, C.L.; Richardson, A.J.; Nixon, P.R., 1986. Spectral components analysis: a bridge between spatial observations and agrometeorological crop models. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, vol. GE 24 (1): 83-89.

Winkel, T., 1989. Fonctionnement hydrique et organisation spatiale du système sol-vigne : une perspective hiérarchique. Doctorat Mécanique, génie mécanique et génie civil, USTL, Montpellier, 112 p.

Winkel, T.; Rambal, S.; Barlac, T., 1992. Spatial variability and temporal persistence of grapevine responses to a soil gradient. Water Res. Res. (soumis).

Woodcock, C.E.; Strahler, A.H.; Jupp, D.L.B., 1988. The use of variograms in remote sensing. I. Scene models and simulated images. *Remote Sens. of Environ.*, 25: 323-348.