



HAL
open science

Modélisation de la compétition pour l'eau dans une association culturale : influence de la distribution des racines, des propriétés physiques du sol et de la répartition de la demande climatique

Harry Ozier Lafontaine, Laurent Bruckler, Francois Lafolie, Régis Tournebize,
Alain Mollier

► To cite this version:

Harry Ozier Lafontaine, Laurent Bruckler, Francois Lafolie, Régis Tournebize, Alain Mollier. Modélisation de la compétition pour l'eau dans une association culturale : influence de la distribution des racines, des propriétés physiques du sol et de la répartition de la demande climatique. Fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales, 93, INRA Editions, 2000, Colloques de l'INRA, 2-7380-0911-5. hal-02842966

HAL Id: hal-02842966

<https://hal.inrae.fr/hal-02842966v1>

Submitted on 7 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AVS745

fonctionnement des peuplements végétaux sous contraintes environnementales
Paris (France), 20-21 janvier 1998
d. INRA, Paris, 2000 (Les Colloques, n°93)

Modélisation de la compétition pour l'eau dans une association culturale: influence de la distribution des racines, des propriétés physiques du sol et de la répartition de la demande climatique

H. OZIER-LAFONTAINE¹, L. BRUCKLER², F. LAFOLIE², R. TOURNEBIZE¹,
A. MOLLIER²

¹INRA, Unité agropédoclimatique de la Zone Caraïbe, Domaine Duclos, Prise d'Eau,
97170 Petit Bourg, Guadeloupe

²INRA, Unité de Science du Sol, Domaine Saint Paul, Site Agroparc,
84914 Avignon Cedex 9, France

Résumé - Une bonne connaissance des interactions aériennes et souterraines vis-à-vis de la ressource hydrique est essentielle à la compréhension du fonctionnement et des performances d'associations culturales. Dans ce cadre, les modèles de simulation peuvent constituer un outil précieux pour le test et l'interprétation d'hypothèses relatives à des mécanismes issus de résultats expérimentaux. Dans cet article, après avoir discuté des difficultés d'approche de la compétition pour l'eau, nous proposons un cadre théorique couplant un module de partage de la demande climatique et un module de partage de l'eau du sol dans une association bi-spécifique. Une procédure d'évaluation reposant sur une expérimentation en milieu tropical associant maïs et sorgho est présentée, suivie d'une étude par simulation de scénarios où l'on compare l'influence croisée des propriétés physiques du sol, du mode d'enracinement et de la répartition de la demande climatique sur les modalités de partage de l'eau du sol. Parmi les modèles dédiés à l'étude de la compétition pour l'eau dans les associations culturales, ce modèle, bien qu'incomplet, est le premier à poser les bases biophysiques d'une approche des mécanismes élémentaires réglant les interactions souterraines pour l'eau. Il peut être considéré comme étant plus adapté à l'analyse de l'exploitation des hétérogénéités environnementales à l'échelle de microsites, comparativement à d'autres approches permettant une analyse à l'échelle du cycle ou des

successions culturales. Ces premiers résultats viennent étayer les possibilités de manipulation du milieu par des associations culturales en vue d'une meilleure utilisation de la ressource hydrique.

Mots clés : Cultures associées, compétition pour l'eau, racine, extraction d'eau, modèle 2D

Summary - Modeling competition for water in a plant association: influence of root distribution, soil physical properties and climatic demand sharing. A good knowledge of above and below ground plant interactions for water is essential to understand the functioning and performances of plant associations. Simulation modeling may be useful in testing and interpreting hypotheses on mechanisms derived from experimental results. In this paper, after dealing with the difficulties of studying competition for water, we develop a physically based model linking a module that solves the sharing of climatic demand and a module for the partitioning of soil water in a bi-specific plant association. An evaluation procedure is then performed with a maize-sorghum intercrop growing in tropical conditions. Simulations of scenarios are then carried out, by testing the combining influence of soil physical properties, rooting patterns and climatic demand partitioning on soil water sharing. Among the models devoted to the analysis of competition for water in plant associations, this model, although incomplete, is the first that deals concretely with the elementary mechanisms implicated in the interactions for water. So, it may be considered as a tool better suited to study the exploitation of environmental heterogeneity at microsites scales, comparatively to other approaches that allow an analysis at the scale of complete crop cycles or successions. These results attest the possibilities of environment manipulation with plant associations for a better use of the water resource.

Key words : intercrops, competition for water, roots, water uptake, 2D model

INTRODUCTION

Généralités sur les associations culturales

Des systèmes agroforestiers aux cultures annuelles, les associations culturales se rencontrent dans toutes les régions du monde et tout particulièrement dans la zone intertropicale (Francis, 1986), en réponse à de fortes contraintes pédoclimatiques dans des contextes d'intrants limités. De nombreuses combinaisons spatio-temporelles entre espèces et environnements sont réalisées, en vue de satisfaire une large gamme de préoccupations : intensification

d'espaces limités *i.e.* milieux insulaires restreints (Wallace *et al.*, 1991), réduction des pesticides et des engrais, contrôle de l'érosion par le vent et l'eau, économie de l'eau dans les zones sèches (Lawrence *et al.*, 1991) sont quelques exemples des avantages attendus de ces pratiques. Bien qu'elles constituent une activité traditionnelle de production, l'optimisation de leur conduite technique et les conditions de leur adaptation à des milieux variés nécessitent une connaissance approfondie de leurs modalités de fonctionnement, en particulier celles qui gouvernent la compétition pour les ressources du milieu (Ong, 1995 ; Govindarajan *et al.*, 1996).

Compétition vs. complémentarité

D'un point de vue général, la *compétition vs. complémentarité* à l'échelle d'un peuplement plurispécifique peut se définir comme étant l'ensemble des processus d'interaction entre espèces qui *limitent vs. augmentent* la capacité de chacune d'elles à utiliser les ressources du milieu, comparativement à des situations où elles seraient, individuellement, les seules à pouvoir les exploiter. A court ou moyen terme, ces mécanismes peuvent s'exprimer aussi bien au niveau des parties aériennes que des parties souterraines, entre parties aériennes et souterraines et, dans un compartiment comme dans l'autre, deux types d'interactions doivent être pris en considération: la structure des plantes comme facteur « explicatif » de la *compétition*, d'une part, et la *compétition* comme facteur « explicatif » de la structure des plantes, d'autre part.

Voies d'amélioration des modèles de compétition

Compte tenu des nombreuses possibilités de combinaisons entre espèces, milieux et pratiques, la voie expérimentale demeure beaucoup trop lourde pour déterminer dans des délais raisonnables les types d'associations les plus complémentaires, et ne peut s'affranchir du support offert par les modèles de simulation du fonctionnement dynamique d'associations culturales (Thornton *et al.*, 1990 ; Caldwell et Hansen, 1993). Dans une analyse comparative de modèles de simulation d'associations culturales, Caldwell (1995) illustre les différentes tendances en matière de modélisation écophysiological, en faisant ressortir les avantages/inconvénients et les aspects complémentaires présentés par des approches allant de l'analyse de processus généraux, permettant le diagnostic des effets à long terme

d'associations culturales (ALMANAC : Kiniry *et al.*, 1992), à la prise en compte des processus physiques et physiologiques sur des pas de temps très fins (Ecosys : Grant, 1992). Ses conclusions mettaient l'accent sur quatre voies d'améliorations importantes pour la modélisation du fonctionnement écophysologique d'associations culturales :

- (i) la description dynamique de la croissance d'espèces en interaction, intégrant les modifications des processus de phénologie/développement consécutives à la compétition, pour permettre une meilleure compréhension des mécanismes d'adaptation, *i.e.* incidence de la compétition interspécifique sur la modification des dates de floraison ;
- (ii) le développement de modules spécifiques de traitement des processus physiques et physiologiques impliqués dans le partage des ressources aériennes et souterraines, telles que la lumière, l'eau et les éléments minéraux, aspect jugé décisif dans la réussite d'une association ;
- (iii) la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale induite par les combinaisons d'espèces différentes incluant les principales caractéristiques des architectures aériennes et racinaires et leurs modifications respectives consécutives à la compétition ;
- (iv) la création de supports de modélisation appropriés.

Compétition pour l'eau

Durant le cycle de développement d'une association de cultures, le comportement et la compétitivité de chacune des espèces vis-à-vis de la ressource hydrique va dépendre de la manière dont leur programme génétique s'exprime en fonction du partage de l'eau *via* les régulations imposées par les interactions espèces - milieu. La mise en place des architectures foliaires, en relation avec la compétition pour la lumière, va déterminer la capacité d'interception de l'énergie lumineuse et, en grande partie, la demande évaporative au niveau de chaque espèce. Par leur taux de couverture, elles vont conditionner l'intensité des pertes par évaporation directe entre le sol et l'atmosphère, qui peuvent constituer une source non négligeable de compétition lors des stades jeunes, ou pour les faibles densités de plantation. La capacité de chaque espèce à satisfaire cette demande pour une croissance optimale, sera modulée (i) par la mobilité de l'eau dans le sol et sa disponibilité au voisinage des racines, qui est elle-même déterminée par les propriétés hydrodynamiques du sol, (ii) par l'aptitude des systèmes racinaires à mobiliser au mieux ces réserves, qui dépend de la densité et de la

distribution des racines, de leur vitesse de croissance et de leur capacité d'absorption, (iii) par les mécanismes physiologiques de régulation des flux d'eau propres à chacune des espèces.

Ainsi, la prise en compte simultanée des interactions aériennes et souterraines est indispensable à la compréhension du fonctionnement hydrique d'associations culturales. Cependant, si des progrès sensibles ont été accomplis au niveau des processus aériens - *i.e.* simulation de la répartition de la demande climatique et de l'évapotranspiration réelle entre espèces (Wallace *et al.*, 1991 ; Wallace, 1995 ; Tounebize et Sinoquet, 1995 ; Tournebize *et al.*, 1996), de nombreuses lacunes subsistent quant aux mécanismes souterrains (Ong, 1995). Ceci, en raison des difficultés expérimentales et théoriques inhérentes à ce thème, liées principalement à l'observation et la quantification destructives des systèmes racinaires, et à la résolution des équations différentielles non linéaires décrivant le transport de l'eau entre le sol et des fonctions puits spatialement réparties.

Quantification expérimentale de la compétition pour l'eau

Le diagnostic sur la complémentarité, vis-à-vis de l'utilisation de l'eau du sol par des espèces associées, a longtemps reposé sur des essais agronomiques comportant des comparaisons entre cultures pures et associées. Il est en effet difficile de mesurer *in situ* les contributions respectives des espèces dans la consommation de l'eau du sol car les dispositifs d'estimation de la teneur ou du potentiel de l'eau du sol ne permettent d'estimer que les consommations globales s'effectuant au niveau des différentes couches du sol. La comparaison entre cultures pures ou associées est, par ailleurs, forcément restrictive, dans la mesure où la croissance d'une espèce en peuplement pur n'est pas affectée de la même façon que dans une association⁴⁵. De même, les expérimentations ayant recours à l'utilisation de barrières racinaires au champ (Martin et Snaydon, 1982 ; Singh *et al.*, 1989 ; Ong *et al.*, 1991) pour tenter de séparer les interactions souterraines dans des peuplements associés ne se prêtent pas à une analyse rigoureuse de la compétition, compte-tenu de la limitation qu'elles imposent au développement potentiel des systèmes racinaires.

La vérification expérimentale de l'activité des racines dans le partage de l'eau du sol au sein d'associations culturales a cependant été abordée de façon plus objective par le recours aux isotopes naturels (Le Roux *et al.*, 1995) ou radioactifs (Ellis et Barnes, 1972), ou encore grâce à l'utilisation de traceurs non radioactifs comme le lithium (Martin *et al.*, 1982 ; Tofinga et Snaydon, 1992), ou le brome (Benjamin *et al.*, 1996), en particulier pour préciser

la localisation des prélèvements racinaires des espèces en interaction. Ces méthodes, restent cependant très lourdes et destructives, et la compréhension du problème complexe de la compétition racinaire ne peut s'affranchir de l'utilisation de modèles biophysiques pour tester des hypothèses sur les mécanismes d'interaction et chercher à les valider sur des situations expérimentales.

Modélisation de la compétition pour l'eau

Lorsque l'on aborde le problème de la modélisation de la compétition racinaire pour l'eau, le cahier des charges des modèles est relativement variable selon que l'on cherche à porter un diagnostic à l'échelle des processus écophysologiques élémentaires de la compétition, ou à l'échelle du cycle cultural et des successions culturales. Quoi qu'il en soit, la plupart des modèles connus sont peu adaptés à la prise en compte des interactions souterraines car ils résultent fréquemment de projections simplistes de modèles initialement dédiés au fonctionnement de cultures pures :

- (i) ils sont unidimensionnels, alors que la nécessité d'une description de l'environnement racinaire, en deux dimensions au moins, est nécessaire pour décrire les flux d'eau horizontaux et verticaux en vue de tester le degré de complémentarité entre deux espèces associées (Van Noordwijk *et al.*, 1996 ; Huxley, 1996) ;
- (ii) ils considèrent les systèmes racinaires soit complètement mélangés (Adiku *et al.*, 1995), soit au contraire totalement séparés (Kiniry *et al.*, 1992 ; Kiniry, 1995), alors qu'une interpénétration progressive est souvent réalisée au cours du cycle cultural ;
- (iii) ils se fondent sur le concept de distance moyenne entre racines distribuées de façon régulière dans le sol (Gardner, 1960), alors que les arrangements géométriques peuvent conditionner de façon importante la répartition de l'extraction d'eau en fonction de la demande climatique imposée à chaque espèce.

Cependant, à partir des travaux de Baldwin *et al.* (1972), Passioura (1988) et Tardieu (1988a, b, c), qui ont démontré l'importance de l'arrangement spatial des racines (régulier, aléatoire ou groupé) dans la résistance aux transferts d'eau sol-racines, un modèle 2D de transferts hydriques sol - racines permet aujourd'hui l'intégration de puits racinaires distribués de façon hétérogène (Lafolie *et al.*, 1991 ; Bruckler *et al.*, 1991 ; Tardieu *et al.*, 1992). Dans un premier temps dédié à la simulation des transferts sol - racines en cultures pures, deux conditions se posaient quant à l'adaptation de ce modèle aux cultures associées :

- (i) fractionner la demande climatique entre deux espèces associées (Ozier-Lafontaine *et al.*, 1997) : dans sa version originale le modèle optimisait un potentiel racinaire pour minimiser la différence entre évapotranspirations maximale et réelle, l'évapotranspiration maximale, ou demande climatique, était alors estimée à l'aide d'un coefficient cultural ;
- (ii) optimiser deux potentiels racinaires au lieu d'un, pour quantifier la contribution respective de chaque espèce dans l'exploitation d'un même volume de sol (Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998).

Objectif

L'objectif de cet article est d'approfondir la question du partage souterrain de l'eau dans une culture associant maïs et sorgho en relation avec le partage de la demande climatique. Dans cette approche, l'accent est mis sur l'analyse de la structure des plantes - en particulier des systèmes racinaires - comme facteur explicatif de la compétition. Pour ce faire, un modèle est développé et l'influence croisée des propriétés physiques du sol, du mode d'enracinement et de la répartition de la demande climatique sur les modalités de partage de l'eau du sol est ensuite analysée à partir de simulations de scénarios.

ASPECTS THEORIQUES ET STRUCTURE DU MODELE

Pour quantifier le partage de l'eau par des plantes associées, le modèle développé réunit un module couplant l'interception de la lumière et le partage de la demande climatique, et un module permettant de simuler les transferts d'eau entre le sol et les systèmes racinaires en interaction. La figure 1 en résume le principe général.

Modélisation du partage de la lumière et de la demande climatique

L'estimation du partage de la demande climatique entre chaque composante de l'association résulte du couplage entre un modèle de transferts radiatifs (Sinoquet, 1989 ; Sinoquet et Bonhomme, 1991), et un modèle de partage de la transpiration (Shuttleworth et Wallace, 1991 ; Wallace, 1995 ; Ozier-Lafontaine *et al.*, 1997), la conductance stomatique étant prise à son maximum. L'interception du rayonnement est estimée sur des bases probabilistes en

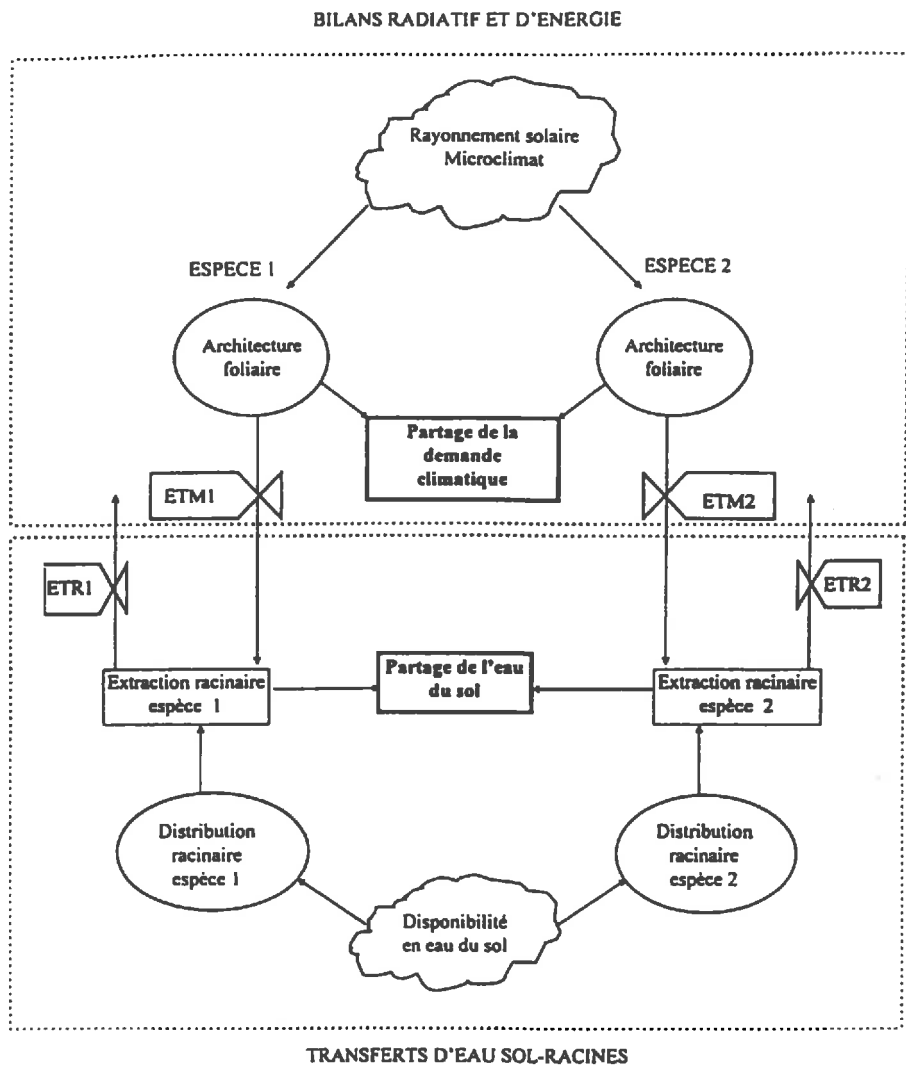


Figure 1. Diagramme général des flux du modèle. ETM : évapotranspiration maximale ; ETR : évapotranspiration réelle.

discrétisant le volume du couvert en cellules contiguës. Chaque cellule est renseignée par les critères géométriques propres à chaque espèce, *i.e.* la densité de surface foliaire, la distribution des angles foliaires et la distribution des feuilles. Pour ce faire, des profils simplifiés de plantes ont été réalisés selon la méthode proposée par Prévot *et al.* (1991) et Ariès *et al.* (1993). Ce module permet d'estimer le bilan radiatif de l'association en calculant l'extinction du rayonnement et son partage à partir d'une intégration de la loi de Beer. Il

calculé en sortie les fractions de rayonnement intercepté par chaque espèce (F_1 et F_2). Ces coefficients sont ensuite introduits dans une expression modifiée de l'équation de Penman-Monteith (Monteith, 1965), pour le calcul des transpirations de chaque espèce.

Modélisation du partage de l'eau entre le sol et les systèmes racinaires

La modélisation de l'absorption hydrique par deux systèmes racinaires indépendants, se partageant une même ressource limitée, est fondée sur la recherche et l'optimisation au cours du temps d'un potentiel racinaire pour chaque espèce (ψ_{rac1} et ψ_{rac2}) permettant de satisfaire au mieux la demande climatique imposée à chaque espèce (ETM_1 et ETM_2). Dans notre cas, les deux systèmes racinaires sont bi-dimensionnels et répartis spatialement de façon quelconque. Les principales hypothèses du modèle sont les suivantes (Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998) :

- (i) toutes les racines, quels que soient leur âge et leur position, sont potentiellement actives. Chaque racine peut cependant devenir temporairement inactive dans le cas où la valeur du potentiel racinaire calculé induirait une sortie d'eau de la racine vers le sol. Dans ce cas, le point d'impact racinaire devient une simple zone de redistribution et la racine redevient active dès que le potentiel racinaire calculé permet un flux hydrique orienté du sol vers la racine ;
- (ii) la résistance aux transferts hydriques dans la plante n'est pas considérée. En conséquence, le potentiel foliaire n'est pas calculé et le stress hydrique apparaît lorsque le potentiel racinaire atteint une valeur seuil imposée (1,5 à 2,0 MPa en général). Le modèle restitue en sortie les transpirations réelles (ETR_1 et ETR_2) ;
- (iii) la contribution des tissus de la plante à la transpiration n'est pas prise en compte et l'absorption hydrique est ainsi supposée égale à la transpiration ;
- (iv) l'équation de Richards décrit le transport de l'eau du sol vers les racines en milieu stratifié et non saturé. La résolution numérique est fondée sur la méthode des éléments finis, à partir de nœuds issus d'un maillage de la surface étudiée en polygones de Voronoï construits autour des impacts racinaires des deux espèces. Les conditions aux limites du domaine étudié sont des conditions de flux nul (évaporation directe du sol négligée en surface, pas de flux en profondeur).

En définitive, il s'agit plus d'un modèle permettant d'étudier les interactions sol - racines pour des conditions pédoclimatiques données - incluant le partage de la demande climatique pour chaque couvert, que d'une modélisation cherchant à décrire de façon complète le continuum sol - plante - atmosphère. Les principales hypothèses du modèle, les

Tableau 1. Principales hypothèses, et variables d'entrée et sortie du modèle. En police normale les données provenant de la bibliographie, en *italique*, les données estimées et en **caractères gras**, les données mesurées.

Compartiment	Hypothèses	Entrées	Sorties
Atmosphère	- Rayonnement isotrope - Conditions microclimatiques identiques au sein d'une couche - Surface du sol = corps noir pour le rayonnement thermique	- Rayonnement global, diffus, PAR - Température de surface du sol - Propriétés optiques du sol - Température, déficit de saturation et vitesse du vent (à 2m et aux 2/3 de la hauteur de chaque espèce)	Fraction de rayonnement intercepté: F_1, F_2
Plantes	- Réflectance = transmittance - Surface foliaire = corps noir pour le rayonnement thermique	- Propriétés optiques des feuilles - Inclinaison des feuilles - Conductance stomatique g_s - Hauteur - Indice foliaire - $g_s = f(PAR)$ - <i>Densité de surface des feuilles</i>	- ETM_1, ETM_2
	- Seuil de potentiel racinaire pour la fermeture stomatique = -1,5 MPa - Potentiel racinaire uniformément distribué à l'échelle du système racinaire	- Distribution 2D des racines (cartographies d'impacts)	- ETR_1, ETR_2 - $\psi_{rac_1}, \psi_{rac_2}$
Sol	- Conditions de flux nuls aux limites	Conductivité hydraulique $K(\theta)$, courbe de rétention, profil initial de teneurs en eau du sol (θ_{sol})	- ψ_{sol} (2D) - θ_{sol} (2D)

entrées et sorties calculées pour les compartiments correspondant à l'atmosphère, la plante et le sol sont résumées dans le tableau 1.

EVALUATION DU MODELE

Conditions expérimentales

Le modèle proposé a été testé sur une expérimentation réalisée au Domaine Duclos du Centre INRA de Guadeloupe (16°17'N, 61°16'W, altitude 125m) durant la saison sèche, sur des sols ferrallitiques (Oxisols, FAO-UNESCO). La culture concernée est une association de maïs (*Zea mays* cv. Palmira 84 25) et de sorgho (*Sorghum vulgare* cv. Charamaguas III) dont les rangs respectent un écartement de 0,6 m. La collecte des données a porté sur les caractéristiques climatiques, écophysologiques, et celles du sol. Le bilan radiatif a été

caractérisé (mesures du PAR, du rayonnement global et du rayonnement solaire diffus, du rayonnement net), ainsi que les températures sèche et humide, la pression partielle de vapeur d'eau et la vitesse du vent à l'intérieur du couvert. Les autres caractéristiques micrométéorologiques nécessaires à la modélisation du partage de la demande climatique ont été mesurées à 2 m au-dessus du sol, ainsi que les données climatiques globales durant l'expérimentation (précipitations, évapotranspiration potentielle Penman, températures minimale et maximale).

Les caractéristiques géométriques des couverts de l'association ont été mesurées, ainsi que l'indice foliaire (LAI) et la hauteur. Des mesures de conductance stomatique et de potentiel foliaire ont été réalisées à différentes dates, selon des cinétiques diurnes.

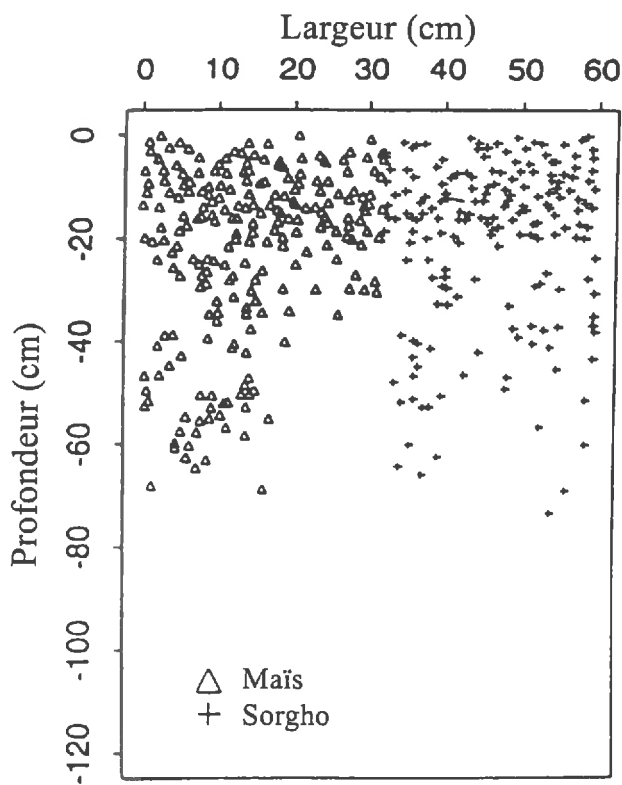


Figure 2. Cartographie d'impacts racinaires observés sur le maïs (Δ , 225 racines) et le sorgho (+, 183 racines), 74 jours après plantation (d'après Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998)

Parallèlement, des mesures quasi continues de flux de sève (Sakuratani, 1981), sur 2 ou 3 individus de chaque espèce ont été réalisées. Enfin, des cartes d'impact racinaires ont été réalisées à 7-10 jours d'intervalle pour caractériser la géométrie racinaire propre à chaque composante de l'association (fig. 2).

La teneur en eau gravimétrique du sol a été déterminée à différentes dates et profondeurs sur le rang de maïs, le rang de sorgho et sur l'interrang jusqu'à 1,20 m de profondeur. Des estimations de l'évaporation directe à la surface du sol ont été obtenues à l'aide de microlysismètres pesés chaque jour. Les propriétés hydrodynamiques (courbe de rétention et conductivité hydraulique non saturée) ont été mesurées en laboratoire selon la méthode de Wind (Tamari *et al.*, 1993) et en utilisant un appareil de pression à plaque (pour la courbe de rétention de 0 à 0,55 m seulement).

Confrontation des résultats mesurés et simulés

La période d'évaluation a duré 7 jours et a porté sur la transpiration de chaque espèce de l'association et la simulation des profils de teneur en eau calculés (sur le rang de maïs, le rang de sorgho et sur l'interrang).

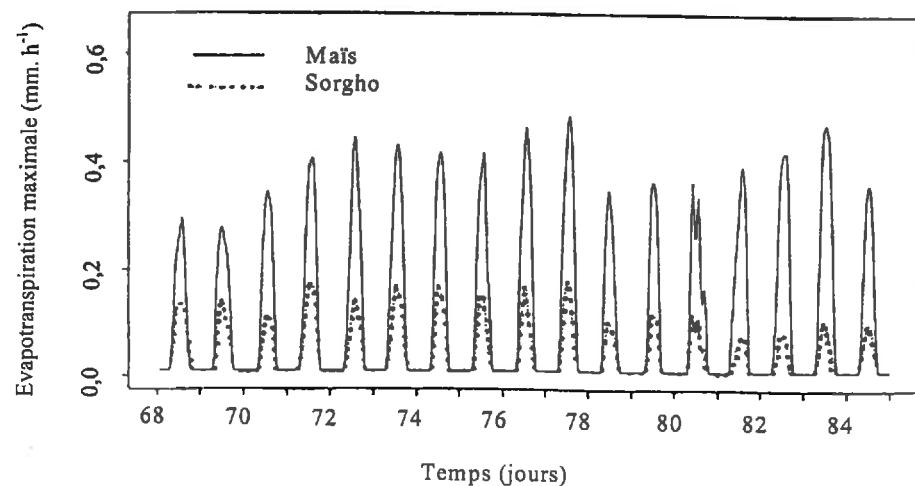


Figure 3. Evapotranspirations maximales du maïs et du sorgho estimées par le modèle d'évapotranspiration durant l'expérimentation (d'après Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998).

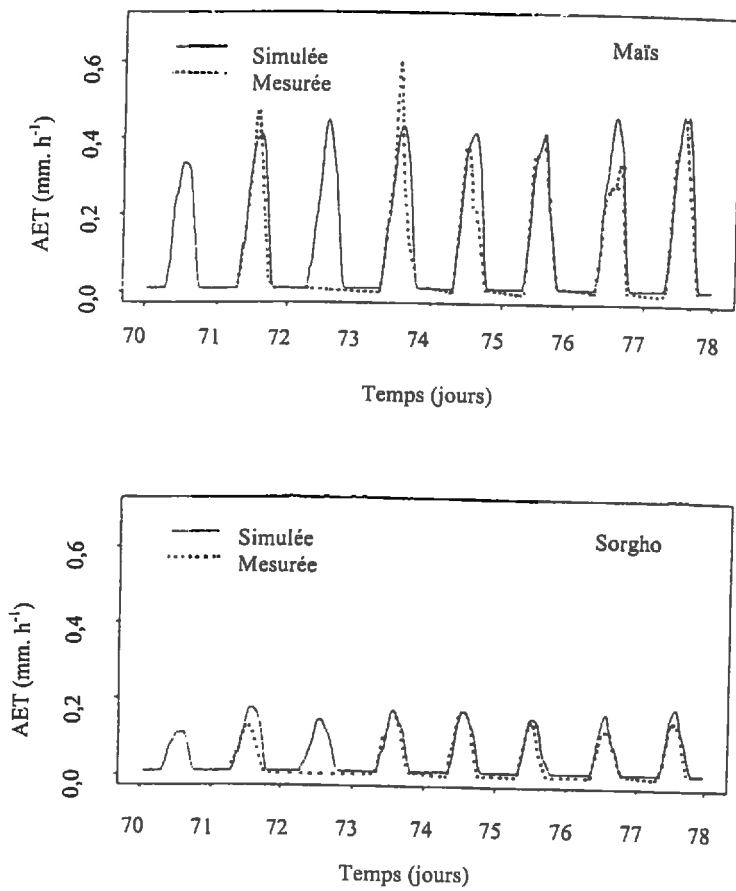


Figure 4. Evapotranspirations réelles (AET) mesurée et simulée pour le maïs et le sorgho (d'après Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998).

La figure 3 montre les transpirations maximales simulées pour le maïs et le sorgho par le modèle d'évapotranspiration. On peut noter que la transpiration potentielle simulée appliquée à chaque espèce de l'association est contrastée (environ deux fois plus élevée pour le maïs que pour le sorgho), suite à un développement différent des surfaces foliaires. Il en est de même pour les transpirations réelles mesurées pour chaque espèce (fig. 4). Le modèle d'extraction racinaire rend bien compte globalement de ces différences puisque les transpirations calculées sont du même ordre de grandeur que les transpirations mesurées. Il existe cependant des divergences, notamment dans le cas du maïs. L'analyse détaillée montre que ces différences peuvent avoir plusieurs origines parfois difficilement identifiables :

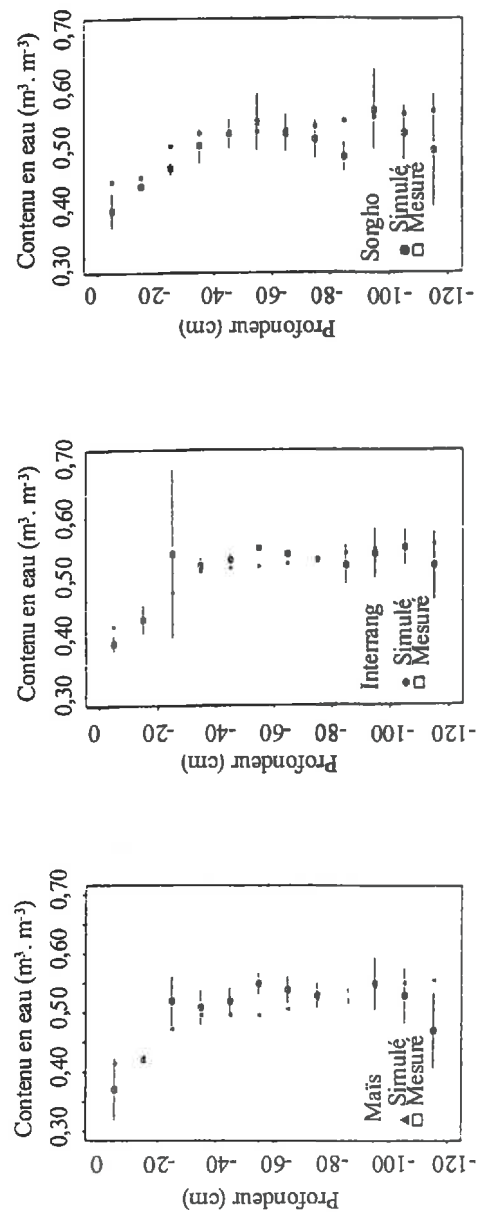


Figure 5. Comparaison entre les profils de teneur en eau mesurés et simulés à la fin de la période de dessiccation (jour 77). (a) rang de maïs, (b) interrang, (c) rang de sorgho (d'après Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998).

divergences liées aux hypothèses même du modèle (mauvaise prise en compte de la régulation de l'absorption en s'appuyant sur le seul potentiel racinaire), à la caractérisation du milieu (propriétés hydrodynamiques à la base du profil de sol), ou aux mesures (incertitudes relatives aux mesures de transpiration par flux de sève).

Malgré ces divergences, l'accord global entre modèle et expérience est également confirmé par la comparaison des profils hydriques calculés et mesurés dans le sol (fig. 5). Dans l'ensemble, le modèle restitue correctement l'évolution des profils hydriques au cours du temps quelle que soit la localisation du profil (sur le rang de maïs, le rang de sorgho ou sur l'interrang). Les écarts systématiques observés sont explicables soit par l'absence de prise en compte directe par le modèle de l'évaporation directe du sol (divergences observées vers la surface du sol), soit par une caractérisation hydrodynamique insuffisante en profondeur (divergences observées à la base du profil).

ANALYSE DE SCENARIOS

En supposant la validation du modèle acceptable, une étude sur modèle des interactions entre systèmes racinaires dans des situations culturales et pédoclimatiques variées a été conduite.

Pour cela, un plan d'expérience numérique a été conçu sur modèle, en combinant :

- i) quatre systèmes racinaires différents: le premier correspond à une culture simple (hors association) avec un enracinement profond (1,20 m), le second correspond également à une culture simple avec un enracinement plus superficiel (0,80 m), le troisième et le quatrième correspondent à une association de 2 cultures (un enracinement profond de 1,20 m et un enracinement plus superficiel de 0,80 m) présentant 2 écartements de rang, 0,60 m et 0,40 m respectivement ;
- ii) deux types de sols aux propriétés hydrodynamiques contrastées : un sol argileux (47 % d'argile et 40 % de limon) et un sol limoneux (27 % d'argile et 62 % de limon) ;
- iii) une demande climatique globale de 6 mm par jour, quelle que soit la situation culturale (culture simple ou association), répartie selon deux modalités dans le cas de l'association (3 mm par jour pour chaque culture, ou 4 mm et 2 mm par jour pour chaque espèce, respectivement).

Pour chaque situation, une période de 20 jours a été simulée et l'analyse comparative des résultats a porté sur la dynamique du potentiel racinaire, de la transpiration et du

déclenchement du stress hydrique. Le tableau 2 permet de comparer le moment de déclenchement du stress dans les différentes situations (défini comme étant le moment où le potentiel racinaire atteint la valeur seuil de -1,5 MPa). Les principaux résultats montrent que :

(i) le stress hydrique est toujours plus marqué sur le limon que sur l'argile. Ceci est lié au contraste des propriétés hydrodynamiques des deux milieux qui aboutit à une faible réserve utile et une forte conductivité non saturée pour le limon induisant un épuisement rapide des réserves ;

(ii) la plante 2 (enracinement plus superficiel) est toujours plus stressée que la plante 1 (enracinement profond). Ceci est lié à un nombre de racines plus faible pour la plante 2 et à une colonisation non optimale du milieu par le système racinaire qui ne permet pas d'assurer les fortes évaporations potentielles instantanées ;

(iii) quel que soit le type de sol, le stress pour la plante 2 apparaît plus précocement dans le cas d'une culture simple que dans le cas d'une culture associée. Ceci est lié au fait que la présence de cultures associées avec des systèmes racinaires contrastés et ne prélevant pas aux mêmes profondeurs induit des transferts hydriques latéraux d'un rang d'une espèce vers l'autre et contribue ainsi à modifier l'offre hydrique par rapport à un couvert homogène sans transferts latéraux ;

(iv) la situation à fort écartement est toujours plus stressée que la situation à faible écartement. Ceci s'explique par une meilleure colonisation du milieu dans le cas du faible écartement et une occupation de l'espace optimale (diminution de la distance racinaire

Tableau 2. Déclenchement du stress hydrique (heures) simulé pour différentes combinaisons de sols (argileux ou limoneux), de cultures (pures ou associées), d'écartement des rangs (0,40 ou 0,60 m), et de répartition de la demande climatique entre espèces (3:3 ou 4:2 mm. jour⁻¹)

Sol	Culture	Espacement des rangs (m)	ETM	(mm. jour ⁻¹)		Début du stress (heure)	
				Espèce 1	Espèce 2	Espèce 1	Espèce 2
Argile	Pure	0,60	6	pdp ⁽¹⁾	pds ⁽²⁾	pdp	pdp
Argile	Pure	0,60	pdp	6	pdp	348	348
Argile	Associée	0,60	3	3	pds	424	424
Argile	Associée	0,40	3	3	pds	pds	pds
Argile	Associée	0,60	4	2	446	pds	pds
Argile	Associée	0,40	4	2	pds	pds	pds
Limon	Pure	0,60	6	pdp	252	pdp	pdp
Limon	Pure	0,60	pdp	6	pdp	180	180
Limon	Associée	0,60	3	3	252	207	207
Limon	Associée	0,40	3	3	254	252	252
Limon	Associée	0,60	4	2	208	253	253
Limon	Associée	0,40	4	2	253	253	253

(1) : Pas de plante (pdp) ; (2) : Pas de stress (pds).

moyenne, absence de zones de sol non colonisées) aboutissant à une meilleure utilisation de l'eau, potentiellement disponible dans le sol, mais peu utilisable ou non accessible dans le cas du plus fort écartement (zones humides sans racines contribuant peu à l'alimentation hydrique de la plante surtout dans le cas d'une conductivité hydraulique limitante).

CONCLUSION

Les approches consacrées à la modélisation de la compétition pour l'eau dans des associations culturales peuvent recouvrir des objectifs divers, nécessitant des résolutions à des échelles spatio-temporelles variées, appliquées à une large gamme de processus écophysologiques. Le tableau 3 permet de comparer les compartiments 'lumière et eau' de différents modèles de compétition avec le modèle présenté. Il souligne la nécessité de travailler à différentes échelles pour une meilleure compréhension des mécanismes de compétition et leur gestion au champ.

Tableau 3. Comparaison des compartiments 'lumière et eau' de cinq modèles écophysologiques de fonctionnement des cultures associées: Almanac (Kiniry *et al.*, 1992), CropSys (Caldwell et Hansen, 1993), Intercom (Kropff et Laar, 1993), Ecosys (Grant 1992) et Watercomp (Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998) - (adapté de l'article de Caldwell, 1995)

Modèle	Nombre d'espèces	Pas de temps	Description du couvert	Description du sol	Croissance feuilles/racines	Plateforme informatique	Echelle d'application
Almanac	2(n)	jour	1 couche 1D	1 couche	oui / non	PC	Long terme Agrosystème
CropSys	2	jour	1 couche 1D	n couches	oui / oui	PC	Moyen et long terme Agrosystème
Intercom	n	jour	n couches 1D	n couches	oui / oui	PC	Processus physiologiques Ecosystème
Ecosys	n	heure ou moins	n couches	n couches	oui / oui	Cray	Processus physiques et physiologiques Ecosystèmes multiples
Watercomp	2	heure ou moins	2D	2D	non / non	Sun Station	Processus physiques Exploitation de micro-hétérogénéités Agrosystème

Contrairement aux approches classiques traitant de la compétition pour la lumière et l'eau en cultures associées, notre modèle peut être considéré comme un outil plus adapté à l'analyse de l'exploitation des hétérogénéités environnementales à l'échelle de microsites (Caldwell, 1994), ce qui reste un domaine peu exploré jusqu'à maintenant. La compétition pour l'eau peut être, rappelons-le, fortement influencée par la distribution de la demande climatique, la disponibilité globale de l'eau, mais aussi par l'hétérogénéité de sa répartition dans le sol (Passioura, 1991). Il est donc important de prendre en considération la distribution irrégulière des racines dans le cadre de transferts bi-dimensionnels. Cette nécessité est illustrée par la figure 6 qui décrit les gradients de potentiel hydrique du sol calculés par le modèle pour une culture associée soumise à deux régimes d'évapotranspiration (3:3 mm et 4:2 mm. jour⁻¹ respectivement pour la culture 1 et la culture 2). Une telle situation met en évidence le développement de gradients de potentiels concomitants de mouvements d'eau, qui ne peuvent être pris en compte que dans le cadre de modèles 2D, même si des approches 1D peuvent se révéler suffisantes dans certains cas.

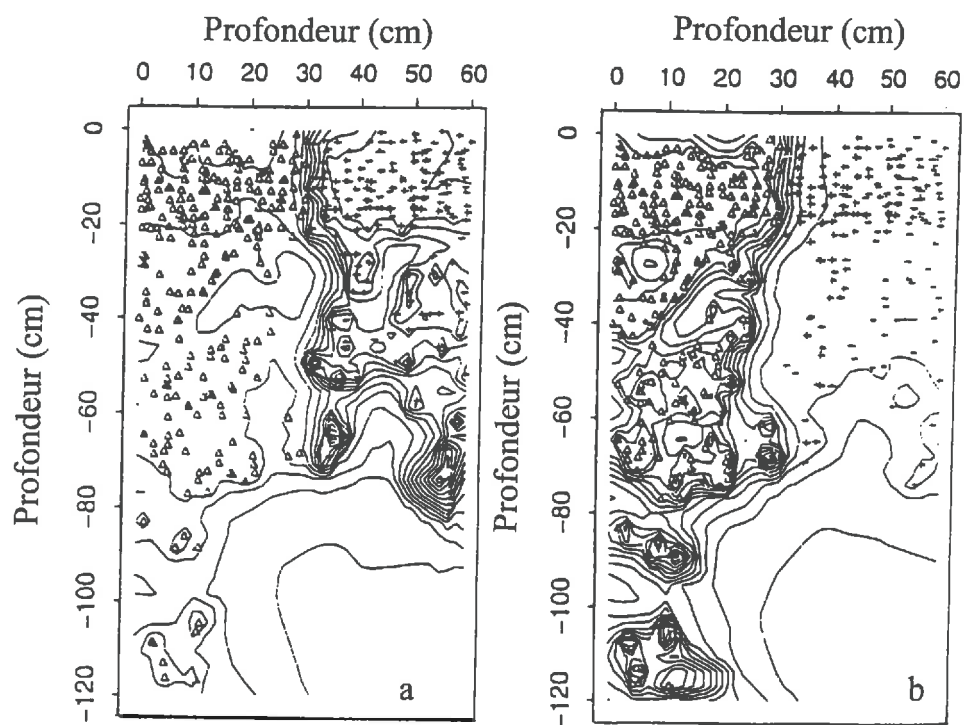


Figure 6. Cartographie 2D des potentiels hydriques du sol simulés pour un sol argileux dans une culture associée. (a) 3:3 mm. jour⁻¹ respectivement pour la culture 1 (à gauche) et la culture 2 (à droite); (b) 4:2 mm. jour⁻¹ respectivement pour la culture 1 (à gauche) et la culture 2 (à droite) (d'après Ozier-Lafontaine *et al.*, 1998).

Ainsi, en permettant de confronter l'influence réciproque d'arrangements racinaires superficiels, profonds ou combinés à des conditions de disponibilité hydrique tranchées et de demandes climatiques variées, l'étude de scénarios jette un nouvel éclairage sur les possibilités de manipulation des ressources du milieu par les plantes. Conformément à Vandermeer (1989), des effets de complémentarité sont mis en évidence au sens où l'une des composantes peut influencer positivement l'alimentation hydrique de l'espèce associée, permettant ainsi une meilleure valorisation des ressources en eau du sol.

Ce modèle reste cependant limité, dans la mesure où il ne prend pas en compte l'allongement racinaire qui, au même titre que la distribution géométrique des racines, constitue un élément déterminant de la compétition pour l'eau. En effet, à la fois la longueur racinaire et le volume de sol exploré augmentent avec la croissance des racines. Cela suppose de travailler sur des successions de systèmes racinaires au cours du cycle cultural (prise en compte de la dynamique de colonisation progressive du sol par les systèmes racinaires), soit à partir de mesures de cartes d'impacts observées au cours du temps, soit à partir des simulations obtenues par les modèles architecturaux.

Par ailleurs, des améliorations devront être portées quant aux conditions aux limites, en particulier concernant l'évaporation du sol et la redistribution hétérogène de la pluie. Ceci donnerait au modèle une ouverture possible sur l'incorporation de l'infiltration spatialisée à la surface du sol en fonction des cultures associées (écoulement préférentiel selon les tiges d'une espèce par exemple) et de prendre en compte l'évaporation directe du sol (importante dans le cas d'études portant sur le rôle de l'écartement entre lignes de semis des deux espèces au début du cycle cultural par exemple).

Dans sa présentation actuelle, ce modèle reste cependant bien adapté à la simulation du partage de l'eau dans des systèmes agroforestiers comportant des plantes pérennes, dont les systèmes racinaires sont susceptibles d'être plus stables.

BIBLIOGRAPHIE

- ADIKU S.G.K., CARBERRY P.S., ROSE C.W., MCCOWN R.L., BRADDOCK R., 1995. A maize (*Zea mays*) - cowpea (*Vigna unguiculata*) intercrop model. In: Sinoquet H., Cruz P. (Eds), *Ecophysiology of Tropical Intercropping*, INRA Paris, 396-406.
- ARIES F., PREVOT L., MONESTIEZ P., 1993. Geometrical canopy modelling in radiation simulation studies. In: Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (Eds), *Crop Structure and Light Microclimate*. INRA Paris, 159-173.

- BALDWIN J.P., TINKER P.B., NYE P.H., 1972. Uptake of solutes by multiple root systems from soil. II. The theoretical effect of rooting density and pattern on uptake of nutrients from soil. *Plant Soil*, 63, 693-708.
- BENJAMIN L.R., PEACH L., van WOERDEN I.C., OPPELAAR A., 1996. A technique to estimate the radial extent of active mineral absorption by individual plants in carrot stands. *J. Exp. Bot.*, 47, 298, 687-692.
- BRUCKLER L., LAFOLIE F., TARDIEU F., 1991. Modelling root water potential and soil-root water transport : II Field comparisons. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55, 1213-1220.
- CALDWELL M.M., 1994. Exploiting nutrients in fertile soil microsites. In: Caldwell M.M., Percy R.W. (Eds), *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground*, Academic Press, Inc., 325-347.
- CALDWELL R.M., 1995. Simulation models for intercropping systems. In: Sinoquet H., Cruz P. (Eds), *Ecophysiology of Tropical Intercropping*, INRA Paris, 353-368.
- CALDWELL R.M., HANSEN J.W., 1993. Simulation of multiple cropping with CropSys. In: Penning de Vries F., Teng P., Metselaar K. (Eds), *Systems Approaches for Agricultural Development*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 397-412.
- ELLIS F.B., BARNES B.T., 1973. Estimation of the distribution of living roots of plants under field conditions. *Plant Soil*, 39, 81-91.
- FRANCIS C.A., 1986. *Multiple Cropping Systems*. Macmillan Publ. Comp., New York, 383 p.
- GARDNER W.R., 1960. Dynamics aspects of soil water availability to plants. *Soil Sci.*, 89, 63-73.
- GOVINDARAJAN M., RAO M.R., MATHUVA M.N., RAMACHANDRA NAIR P.K., 1996. Soil-water and root dynamics under hedgerow intercropping in semiarid Kenya. *Agron. J.*, 88, 513-520.
- GRANT R.F., 1992. Simulation of competition among plant populations under different managements and climates. *Agron. Abstr.*, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA, 16.
- HUXLEY P., 1996. Biological factors affecting form and function in woody-non-woody plant mixtures. In: Ong C.K., Huxley P. (Eds), *Tree-Crop Interactions - A Physiological Approach*, CAB international Publisher, Wallingford, UK. 235-299.
- KINIRY J.R., 1995. Simulating intercropping with the ALMANACH model. In: Sinoquet H., Cruz P. (Eds): *Ecophysiology of Tropical Intercropping*, INRA Paris, 387-396.
- KINIRY J.R., WILLIAMS J.R., GASSMAN P.W., DEBAEKE P., 1992. A general, process-oriented model for two competing plant species. *Transactions of the ASAE*. 35:3, 801-810.
- LAFOLIE F., BRUCKLER L., TARDIEU F., 1991. Modeling root water potential and soil-root water transport : I Model presentation. *Soil Sci. Am. J.*, 55, 1213-1220.
- LAWRENCE T.S., FERNANDEZ E.C.M., SANCHEZ P.A., 1991. Soil-plant interactions in agroforestry systems. *For. Ecol. Manage.*, 45, 127-152.
- LE ROUX X., BARIAC T., MARIOTTI A., 1995. Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savana. *Oecologia*, 104, 147-155.
- MARTIN M.P.L.D., SNAYDON R.W., 1982. Root and shoot interactions between barley and field beans when intercropped. *J. Appl. Ecol.*, 19, 263-272.
- MARTIN M.P.L.D., SNAYDON R.W., DRENNAN D.S.H., 1982. Lithium as a non-radioactive tracer for roots of intercropped species. *Plant Soil*, 64, 203-208.

- MONTEITH J.L., 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environ.*, 18, 357-364.
- ONG C.K., 1995. The 'dark side' of intercropping: manipulation of soil resources. In: Sinoquet H., Cruz P. (Eds.): *Ecophysiology of Tropical Intercropping*, INRA Paris, 45-65.
- ONG C.K., CORLETT J.E., SINGH R.P., BLACK C.R., 1991. Above and below ground interactions in agroforestry systems. *For. Ecol. Manage.*, 45, 45-58.
- OZIER-LAFONTAINE H., VERCAMBRE G., TOURNEBIZE R., 1997. Radiation and transpiration partitioning in a maize-sorghum intercrop: Test and evaluation of two models. *Field Crops Res.*, 49, 127-146.
- OZIER-LAFONTAINE H., LAFOLIE F., BRUCKLER L., TOURNEBIZE R., MOLLIER A., 1998. Modelling water competition in intercrops: Theory and comparison with field experiments. *Plant Soil*, sous presse.
- PASSIOURA J.B., 1988. Water transport in and to roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39, 245-265.
- PASSIOURA J.B., 1991. Soil structure and plant growth. *Aust. J. Soil Res.*, 29, 717-728.
- PREVOT L., ARIES F., MONESTIEZ P., 1991. Modélisation de la structure géométrique du maïs. *Agronomie*, 11, 491-503.
- SAKURATANI T., 1981. A heat balance method for measuring water flow in the stem of intact plant. Japon. *Agric. Meteorol.*, 37, 9-17.
- SHUTTLEWORTH W.J., WALLACE J.S., 1985. Evaporation from sparse crops-an energy combination theory. *Quart. J. Roy. Meteorol. Soc.*, 111, 839-855.
- SINGH R.P., ONG C.K., SAHARAN N., 1989. Above and below ground interactions in alley - cropping in semi-arid India. *Agroforest. Syst.*, 9, 259-274.
- SINOQUET H., 1989. Modélisation de l'interception des rayonnements solaires dans une culture en rangs. I. Aspects théoriques. *Agronomie*, 9, 125-135.
- SINOQUET H., BONHOMME R., 1991. A theoretical analysis of radiation interception in a two-species plant canopy. *Math. Biosci.*, 105, 23-45.
- TAMARI S., BRUCKLER L., HALBERTSMA J., CHADOEUF J., 1993. A simple method for determining soil hydraulic properties in the laboratory. *Soil Sci. Am. J.*, 57, 642-651.
- TARDIEU F., 1988a. Analysis of spatial variability of maize root density. I. Effect of wheel compaction on the spatial arrangement of roots. *Plant Soil*, 107, 259-266.
- TARDIEU F., 1988b. Analysis of spatial variability of maize root density. II. Distances between roots. *Plant Soil*, 107, 267-272.
- TARDIEU F., 1988c. Analysis of spatial variability of maize root density. III. Effect of wheel compaction on water extraction. *Plant Soil*, 109, 257-262.
- TARDIEU F., BRUCKLER L., LAFOLIE F., 1992. Root clumping may affect the root water potential and the resistance to soil-root water transport. *Plant Soil*, 140, 291-301.
- THORNTON P.K., DENT B.J., CALDWELL R.M., 1990. Applications and issues in the modelling of intercropping systems in the tropics. *Agric. Ecosystems Environ.*, 31, 133-146.
- TOFINGA M.P., SNAYDON R.W., 1992. The root activity of cereals and peas when grown in pure stands and mixtures. *Plant Soil*, 142, 281-285.

- TOURNEBIZE R., SINOQUET H., 1995. Light interception and partitioning in a shrub/grass mixture. *Agric. For. Meteorol.*, 72, 277-294.
- TOURNEBIZE R., SINOQUET H., BUSSIÈRE F., 1996. Modelling evapotranspiration partitioning in a shrub/grass alley crop. *Agric. For. Meteorol.*, 81, 255-272.
- VANDERMEER J., 1989. *The ecology of intercropping*. In: Vandermeer J. (Ed): Cambridge Univ. Press, Great Britain, 237 p.
- VAN NOORWIJK M., LAWSON G., SOUMARE A., GROOT J.J.R., HAIRIAH K., 1996. Root distribution of trees and crops: Competition and/or complementarity. In: Ong C.K., Huxley P. (Eds): *Tree-Crop Interactions - A Physiological Approach*, CAB international Publisher, Wallingford, UK. 319-365.
- WALLACE J.S., 1995. Towards a coupled light partitioning and transpiration model for use in intercrops and agroforestry. In: Sinoquet H., Cruz P. (Eds), *Ecophysiology of Tropical Intercropping*. INRA Paris, 153-162.
- WALLACE J.S., BATCHELOR C.H., DABEESING D.N., SOPRAMANIEN G.C., 1991. A comparison of the light interception and the water use of plant and first ratoon sugar cane intercropped with maize. *Agric. For. Meteorol.*, 51, 35-49.