

Modèle de répartition du carbone assimilé dans une prairie naturelle

F. R. WAREMBOURG *, E. A. PAUL **,
R. L. RANDELL ** et R. B. MORE **

RÉSUMÉ

Les auteurs présentent un modèle mathématique à compartiments basé sur un système d'équations différentielles décrivant la distribution du carbone photo-assimilé dans une végétation prairiale.

Le modèle est constitué de quatre compartiments : structures feuilles vertes, feuilles mortes, structures racines et matière organique du sol, qui représentent les variables d'état. La variable d'entrée unique est la source de carbone que constitue la capacité assimilatrice des feuilles vertes. Les variables que l'on désire simuler sont la production, aérienne et racinaire, la respiration racinaire ainsi que les variations de la biomasse verte et de la masse des racines. Les relations fonctionnelles découlent uniquement des résultats expérimentaux obtenus sur une prairie (prairie de Matador, Saskatchewan, Canada) à partir de marquages courts de la végétation à l'aide de $^{14}\text{CO}_2$ pendant une saison de végétation.

Le but de cette modélisation était d'une part de synthétiser l'ensemble des résultats dans une structure conceptuelle, d'autre part de tester la validité des coefficients de transferts du carbone entre les différents compartiments de l'écosystème concernés par cette étude et obtenus par la technique de marquage. Les résultats de la simulation par le modèle reconstituent assez fidèlement le fonctionnement de la portion d'écosystème étudiée, et par conséquent permettent de mettre en évidence les avantages et les possibilités des méthodes utilisées dans l'étude de la dynamique du carbone dans les écosystèmes herbacés.

SUMMARY

A mathematical compartments model based on differential equations and describing the distribution of photoassimilated carbon in grassland is presented.

The model includes four compartments: green leaf structure, dead leaves, roots structure and soil organic matter which represent the state variables. The input variable is the photosynthesis capacity of the leaves. The model output concerns primary production (aerial and below ground), root respiration as well as time variations of green biomass and root mass. The functional relations have been calculated from experimental results obtained after *in situ* labelling of native grassland with $^{14}\text{CO}_2$ during the growing season (Matador prairie, Saskatchewan, Canada).

The main objective of this modelling effort was to organize the results into a conceptual structure and to test the validity of the transfer coefficients obtained with the labelling techniques. The model output describes favorably the functioning of the system under study and therefore shows the advantages and potentialities of the use of ^{14}C methods to describe the carbon dynamic in herbaceous communities.

1. INTRODUCTION

Le développement de modèles mathématiques en écologie est souvent associé à la possibilité de prévoir le fonctionnement d'un écosystème et fait souvent oublier le rôle des modèles comme instrument pour structurer l'état des connaissances et

* Département d'Écologie du Sol, C.E.P.E., C.N.R.S., B.P. n° 5051, 34033 Montpellier Cedex.

** University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada S7N.

juger de résultats expérimentaux. Ces derniers peuvent se rapporter qu'à une fraction de l'écosystème. Le présent effort de mise au point d'un modèle est précisément associé à la nécessité de synthétiser dans une structure conceptuelle les informations obtenues sur une prairie par l'application de ^{14}C durant une saison.

Cette prairie située dans l'ouest du Canada (station du P.B.I. à Matador, Saskatchewan) se trouve sous climat désigné comme « aride à saison froide ». C'est une formation naturelle basse à *Agropyron* et *Koeleria*. Dans cette zone, la saison favorable à la végétation est courte, elle dure de mai à septembre et se caractérise par une période humide de mai à mi-juillet et une période sèche de mi-juillet à septembre. La brièveté de la saison entraîne une dynamique très rapide des phénomènes biologiques qui s'activent en même temps; ainsi les processus de production primaire et de décomposition se superposent-ils. De plus, le contraste climatique complique cette dynamique par des variations importantes et rapides des taux de transfert entre les compartiments tels que : biomasse verte, matériel jaune, litière, racines et matière organique du sol.

Des séries de données concernant la taille de ces compartiments ainsi que son évolution dans le temps existaient pour cette prairie depuis 1968; par contre les informations sur les taux de transfert d'un compartiment à l'autre manquaient. L'étude entreprise avec du ^{14}C par marquage de la végétation durant les saisons 1970 et 1971 avait précisément pour objectif de mieux comprendre la dynamique de la répartition du carbone assimilé. Les méthodes et les résultats obtenus ont déjà fait l'objet de publications (WAREMBOURG et PAUL, 1973, 1977). Le but de cette modélisation est de juger de la validité de ces résultats et de préciser par simulation du fonctionnement de la portion de l'écosystème étudiée si les intervalles de temps choisis pour l'expérimentation traduisent bien les variations réelles des taux de transfert. Le cas échéant, le modèle devrait permettre d'élucider les lacunes critiques et de prévoir les approches nouvelles nécessaires à la compréhension de la dynamique saisonnière du carbone assimilé.

2. DESCRIPTION DU MODÈLE

Le modèle mathématique est du type compartimental linéaire à coefficients variables. Il est basé sur un système d'équations différentielles décrivant les transferts de carbone entre les compartiments et formulées à partir des résultats expérimentaux.

La sélection des compartiments a été dictée par un certain nombre de critères morphologiques et physiologiques qui selon l'expérimentation étaient logiques pour la compréhension de la dynamique de la portion de l'écosystème étudiée.

Le modèle a été réduit à quatre compartiments représentés par la figure 1. Ces compartiments représentent les variables d'état dans le modèle mathématique. Ces dernières décrivent l'état du système à chaque instant. Ce sont les compartiments de stockage du carbone : les structures végétales aériennes (feuillage vert et jaune), les racines et la matière organique du sol qui englobe toute la fraction organique n'ayant plus la structure de végétaux. La source, qui est la capacité assimilatrice des feuilles vertes, représente la variable d'entrée unique. Dans ce modèle dynamique, la période est d'une journée (24 heures). Lorsque les résultats expérimentaux concernent des périodes plus longues il est procédé à des interpolations linéaires pour obtenir des valeurs journalières. Les flèches, enfin, représentent les relations fonctionnelles nécessaires au transfert du carbone entre chaque compartiment et donc au fonctionnement du modèle.

D'une façon générale, le flux net de carbone F_1 ($\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$), entrant dans le système et qui peut s'identifier avec la photosynthèse nette, se dirige vers les structures aériennes vertes (F_5 , $\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$) qui représentent approximativement la biomasse verte sur pied et vers les racines sous forme de « translocats » ($F_1 - F_5$). Le carbone du compartiment « structures feuilles vertes » 01 (gC) peut être transféré vers le compar-

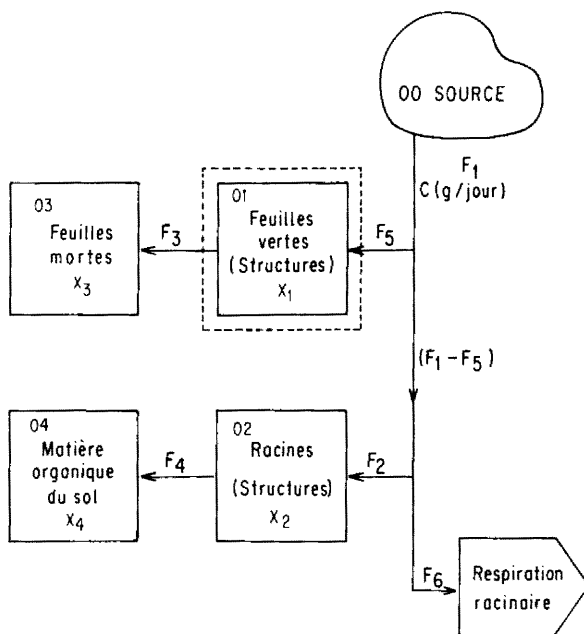


FIG. 1. — Schéma du sous-modèle de la dynamique du carbone photo-assimilé basé uniquement sur les résultats obtenus par l'application du ^{14}C sur le terrain (prairie de Matador). La respiration des organes aériens n'a pas été figurée, elle est déjà prise en compte dans le flux F_1 .

timent « feuilles mortes » (F_3 , $\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$). Le flux de carbone transloqué vers les racines $F_1 - F_5$ ($\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$) peut servir à constituer les structures racinaires (F_2 , $\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$) ou alimenter la respiration racinaire (F_6 , $\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$). Le carbone stocké dans les structures racinaires 02 (gC) peut ensuite passer à la matière organique du sol (F_4 , $\text{gC} \cdot \text{j}^{-1}$). Durant la période étudiée, les flux de carbone marqué, issus des feuilles mortes et de la matière organique du sol, n'ayant pas été détectés, on a laissé s'accumuler le carbone dans les compartiments 03 et 04.

La conceptualisation même du modèle dépend d'un équilibre de matière (carbone) autour d'un seul compartiment, les structures « feuilles vertes ».

$$\left[\begin{array}{c} C \text{ dans les feuilles} \\ \text{au temps } t \end{array} \right] = \left[\begin{array}{c} C \text{ dans les feuilles} \\ \text{au temps } t-1 \end{array} \right] + \text{entrée-sortie}$$

ou : accumulation = entrée - sortie.

Ce concept peut être exprimé de la façon suivante :

$$(1) \quad \frac{\Delta M}{\Delta t} = (F_1 I_1) - (F_3 M),$$

où : M est le carbone contenu dans les feuilles vertes (g.m^{-2}), F_1 est le taux de photosynthèse nette par unité de temps (g de C.j^{-1}) qui est la variable d'entrée, inconnue, I_1 est la proportion des photosynthétats restant dans le feuillage, F_3 est la proportion des feuilles vertes (carbone) qui meurt et passe dans le compartiment « feuilles mortes » et t est le temps en jours.

De l'équation (1) on peut tirer F_1 , l'inconnue

$$(2) \quad F_1 = \left[\frac{\Delta M}{\Delta t} + (F_3 M) \right] / I_1.$$

Ainsi, F_1 , la photosynthèse nette, peut être calculée à partir de la biomasse verte et du taux de senescence en utilisant l'équation (2).

Le flux de carbone destiné aux structures racinaires a été calculé à partir de la proportion de la photosynthèse nette ne restant pas dans le feuillage.

$$(3) \quad F_2 = F_1 (1 - I_1) I_2,$$

où I_2 est la proportion du carbone transloqué vers les racines qui est réellement stocké dans ces dernières.

Dans cette description de type empirique, les coefficients I_1 et I_2 ne sont pas des constantes; ils varient pendant la saison.

Le flux F_3 de « feuilles vertes » à « feuilles mortes » est caractérisé par les taux de transferts mesurés sur le terrain et exprimés par le taux de senescence ou de mortalité du feuillage.

Le flux F_4 des racines à la matière organique du sol, représente en réalité le départ de carbone du compartiment « structures racinaires ». Une certaine proportion est constituée de CO_2 . L'ensemble peut être calculé à partir du taux de disparition des racines n (mesuré sur le terrain), de la façon suivante :

$$F_4 = X_2 \cdot n \quad (\text{g de C.j}^{-1}),$$

où : X_2 est le carbone contenu dans le compartiment racines.

En résumant :

F_1 est calculé à partir de l'équilibre autour de M ;

F_2 est calculé à partir des proportions mesurées : I_1 , fraction de la photosynthèse nette dans le feuillage et I_2 , fraction de la translocation incorporée dans les racines;

F_3 est mesuré, c'est le taux de mortalité des feuilles;

F_4 est mesuré, c'est le taux de disparition du carbone racinaire;

F_5 est calculé à partir du taux de variation de la biomasse verte et du taux de mortalité du feuillage; il est calculé à partir de F_1 et I_1 :

$$(4) \quad F_5 = F_1 I_1.$$

F_6 , le flux du carbone respiré par les racines, est calculé à partir de I_1 , la fraction de photosynthèse nette restée dans le feuillage, et de I_2 , la fraction des « translocats » incorporée dans les racines

$$(5) \quad F_6 = F_1 (1 - I_1) (1 - I_2),$$

où : $(1 - I_2)$ est la proportion de la translocation racinaire qui est dissipée par respiration. Elle est mesurée sur le terrain.

La formulation mathématique du modèle se fait par les relations suivantes :

$$\Delta X_1 = (F_1 I_1) \Delta t - (F_3 X_1) \Delta t;$$

$$\Delta X_2 = [F_1 (1 - I_1) I_2 \Delta t] - (F_4 X_2) \Delta t;$$

$$\Delta X_3 = (F_3 X_1) \Delta t;$$

$$\Delta X_4 = (F_4 X_2) \Delta t.$$

3. DONNÉES EXPÉRIMENTALES ET CALCUL DES COEFFICIENTS DE TRANSFERT

Ainsi qu'il a été mentionné précédemment, les relations fonctionnelles du modèle découlent d'une étude du comportement du ^{14}C dans les différents compartiments de l'écosystème après marquage des plantes à des périodes différentes pendant la saison de végétation. Le protocole expérimental ainsi que les résultats complets de cette campagne ont été présentés dans WAREMBOURG et PAUL (1977). Ils peuvent se résumer de la façon suivante.

Chacun des marquages, réalisé à l'aide d'un équipement décrit précédemment (WAREMBOURG et PAUL, 1973), est effectué *in situ* durant 2 ou 3 jours par exposition des plantes à une atmosphère renfermant du $^{14}\text{CO}_2$.

Durant et après cette période, la radioactivité dégagée dans le sol sous forme de $^{14}\text{CO}_2$ est détectée et mesurée. Le flux total au niveau du sol est calculé selon la méthode basée sur la diffusion du CO_2 dans le sol (de JONG et SHAPPERT, 1972). Ce dégagement, induit par le marquage, est considéré comme essentiellement dû à la présence des plantes, c'est-à-dire la somme de : respiration des racines et respiration des micro-organismes vivant des exsudats racinaires. Lorsque l'air du sol ne contient plus de radioactivité, l'on procède à la récolte d'une partie du matériel végétal.

Le matériel aérien est séparé en trois catégories : vert, jaune et gris + litière. Les racines sont obtenues à partir de carottes de sol lavées délicatement dans l'eau. Pour chaque catégorie, l'on procède à la mesure du contenu en carbone et en radioactivité. Ceci permet de déterminer la répartition de la production consécutive à l'exposition des plantes au $^{14}\text{CO}_2$. Connaissant par ailleurs le dégagement de $^{14}\text{CO}_2$ dans le sol, il est possible de calculer pour chaque expérience les proportions de l'assimilation nette stockées dans les parties aériennes et dans les parties souterraines des plantes. Ce sont respectivement les coefficients I_1 et $(1 - I_1) I_2$ du modèle; la fraction respirée par les racines étant $(1 - I_1) (1 - I_2)$. Pour les proportions de l'assimilation nette respirée par les racines, il n'a pas été tenu compte dans le modèle des fluctuations observées en fonction du temps après le marquage. La valeur totale du dégagement a été répartie proportionnellement pour chacun des jours de mesure. Les valeurs obtenues pour I_1 et I_2 sont rassemblées dans le tableau I.

Pour chacune des parcelles marquées au ^{14}C un deuxième échantillonnage du matériel végétal a été effectué en fin de saison. La répartition du radiocarbone dans les différentes classes de matériel végétal aérien a permis de déterminer les coefficients de transfert entre : matériel vert, matériel jaune et matériel gris + litière et ainsi, les taux de senescence du feuillage qui sont indiqués dans le tableau I.

Ces valeurs permettent de calculer d'une part le flux F_3 du modèle et d'autre part le flux F_1 de carbone entrant à chaque instant dans le système, ceci selon l'équation (2) présentée ci-dessus. Les résultats de ce calcul sont présentés dans le tableau I. Les données concernant la biomasse verte durant la saison ont été

TABLEAU I

Données obtenues à partir des expériences de marquage au ^{14}C et calcul du taux de photosynthèse utilisé dans le modèle

Dates de mesure	N° du jour	Point médian	Biomasse verte (C) M ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) (X_1) (***)		ΔX_1	Δt (jours)	Proportion phot. nette dans « vert » (I_1)	Taux de mortalité par jour (F_3)	Photo-synthèse nette (C) ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) (F_1)	Proportion translocats dans racines (I_2)
17 mars (**)	76		0							
		107	8		23	62	0,660	0,0028	0,578	0,760
18 mai	138	144	23	27,5	9	13	0,586	0,0100	1,651	0,763
31 mai	151	162	32	40,5	17	21	0,575	0,0029	1,683	0,712
21 juin	172	176	49	54	10	7	0,534 (*)	0,0028	2,958	0,762
28 juin	179	190	58	59,5	3	22	0,491	0,0028	0,620	0,762
20 juillet	201	212	61	58,75	-4,5	23	0,464	0,0060	0,338	0,758
12 août	224	237	56,5	53,25	-6,5	26	0,495 (*)	0,0110	0,678	0,758
7 septembre	250	257	50	45,75	-8,5	14	0,520	0,0221	0,777	0,803
21 septembre	264	267	41,5	38,75	-5,5	7	0,520 (*)	0,0221(*)	0,272	0,799 (*)
30 septembre (**)	271		36							

(*) Valeurs inter- ou extrapolées.

(**) Dates supplémentaires pour le calcul du taux de photosynthèse nette.

(***) D'après COUPLAND (1974) (proportion de carbone dans le matériel vert considérée comme 40% du poids sec.

empruntées aux travaux de COUPLAND (1974). Celles-ci basées sur un grand nombre d'échantillons sont plus significatives que les mesures uniques effectuées lors des expériences de marquage. Les valeurs calculées du flux journalier de carbone, issu de la photosynthèse, ainsi que les autres paramètres mesurés, ont été considérés comme opérationnels pour la période située avant et après l'expérience qui a permis de les déterminer, et ainsi, les valeurs ont été associées au jour médian.

La quantité absolue de ^{14}C stockée dans les parties aériennes n'ayant pas diminué d'une date d'échantillonnage à l'autre, il a été estimé que le phénomène de décomposition n'affectait pas le matériel de l'année.

En ce qui concerne le matériel souterrain, les mesures ont permis de montrer une disparition importante de ^{14}C en plus de la quantité respirée par les racines. Les données ont permis d'établir une relation de type exponentielle décrite par l'équation suivante :

$$x_2 = x_{2(0)} e^{-6,45 \cdot 10^{-3t}}$$

dans laquelle x_2 est le matériel marqué contenu dans les racines au temps t , $x_{2(0)}$ la quantité initiale, e la base naturelle du logarithme et t est le temps. C'est l'équation du taux de disparition du carbone racinaire; elle permet de calculer le flux F_4 .

$$F_2 = X_2 e^{-6,45 \cdot 10^{-3t}} \quad (\text{g de C} \cdot \text{j}^{-1}),$$

où X_2 est le carbone contenu dans les racines.

Ce transfert ne commence que lorsque la respiration racinaire est terminée, c'est-à-dire 30 jours après l'assimilation du carbone du 18 mai au 15 juillet (période humide), 15 jours pour le carbone assimilé après le 15 juillet (période sèche). Ces conditions sont dictées par la dynamique de la respiration racinaire observée sur le terrain et décrite antérieurement (WAREMBOURG et PAUL, 1977).

4. RÉSULTATS DE LA SIMULATION ET COMPARAISON AVEC LES MESURES

Une version du modèle a été préparée en Fortran, dans une forme compatible avec le système adopté au projet Matador par RANDELL et WHITFIELD (1973). La simulation a été conduite du 18 mai, date à laquelle ont débuté les mesures, jusqu'au 21 septembre, date des dernières mesures. Les résultats obtenus sont présentés dans les figures 2 à 4.

La figure 2 représente la variation saisonnière simulée de la biomasse aérienne verte (carbone). Elle permet une comparaison avec les données de terrain empruntées à COUPLAND (1973) (utilisées dans le calcul de la photosynthèse nette). La courbe des valeurs journalières sorties par le modèle, indique une déviation constamment positive par rapport aux mesures. Ceci peut s'expliquer de la façon suivante. Les données de COUPLAND comprennent dans la biomasse verte toutes les feuilles qui présentent une partie verte, incluant donc la masse associée à l'extrémité jaunie des feuilles. En ce qui nous concerne, dans l'estimation de la fraction de ^{14}C restée dans le feuillage, ainsi que dans le calcul du taux de mortalité, les parties jaunes ont été exclues. Ceci entraîne un taux d'apport photosynthétique F_1 plus grand et un taux de transfert de vert à jaune plus faible qu'ils ne l'auraient été autrement. Ces coefficients étant utilisés avec des valeurs de biomasse plus élevées que celles auxquelles ils étaient strictement applicables entraînent, par conséquent, une quantité

de biomasse verte constamment plus grande que celle mesurée par COUPLAND. Malgré cela, les valeurs restent encore très proches.

Les résultats associés au compartiment racinaire (*fig. 3*) ne permettent pas de comparaison avec les données de terrain car ils ne concernent que la production de l'année. La simulation a été menée à partir d'une biomasse racinaire initiale nulle. L'intérêt de ce choix résidait dans l'application du taux de disparition du matériel racinaire aux seules racines de l'année, pour lesquelles il existait des données. Il a été convenu que le matériel racinaire plus âgé, hérité des saisons précédentes,

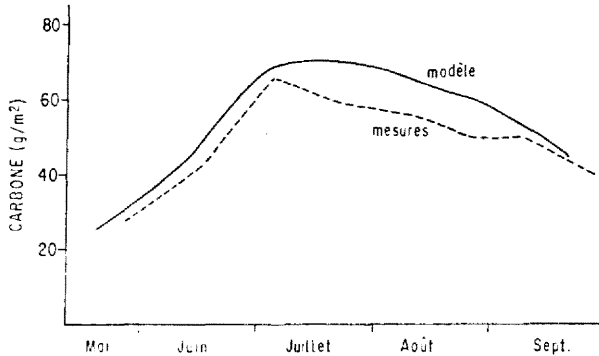


FIG. 2. — Variation saisonnière de la biomasse verte de la prairie de Matador en 1971. Comparaison entre les mesures qui se réfèrent aux données de COUPLAND (1973) et la simulation

était transféré vers la matière organique du sol à un taux inférieur à celui mesuré pour les racines jeunes. Une révision globale du modèle impliquait la séparation du compartiment « racine » en matériel jeune et matériel vieux. Ceci aurait permis de choisir une valeur initiale de biomasse racinaire plus réaliste et une comparaison avec les données de terrain. L'ignorance complète des modalités d'évolution du matériel ancien, compte tenu de l'absence de données, nous a fait renoncer à cette tentative.

Le modèle n'était pas formulé pour représenter la dynamique du compartiment « feuillage mort », car il ne contient aucune estimation des pertes qui se produisent. Comme nous l'avons déjà mentionné, le passage du compartiment « sec sur pied » à « litière » et de « litière » à « matière organique du sol » nécessite plus qu'un simple processus de premier ordre et est probablement dépendant des facteurs climatiques. L'examen de la dynamique des parties aériennes (COUPLAND, 1973) suggère que des pertes notables ont lieu pour ce compartiment, durant deux périodes en 1971, de juin à début juillet ainsi qu'en septembre. Ces pertes concernent sans doute essentiellement le carbone fixé durant la saison 1970. Ceci expliquerait l'incapacité de notre expérimentation à détecter des pertes de ^{14}C à partir du matériel aérien mort.

Une tentative a été faite pour estimer la production des différents compartiments, pour la saison entière, en appliquant les taux de transferts mesurés à la période précédant la première date de mesure. Les valeurs cumulées, ainsi obtenues, et représentées dans le tableau II et la figure 4, sont celles qui peuvent être comparées aux estimations faites par d'autres méthodes.

Ainsi que l'indique le tableau, le modèle sous-estime, par rapport au calcul, les quantités de carbone fixées dans le feuillage et dans les racines ainsi que celles dégagées par respiration racinaire. Ceci peut s'expliquer par le fait que les valeurs de biomasse verte, utilisées dans le calcul, étaient celles mesurées lors des expériences de marquage. Dans l'ensemble, elles étaient supérieures aux valeurs moyennes, employées dans le modèle, et empruntées aux travaux de COUPLAND.

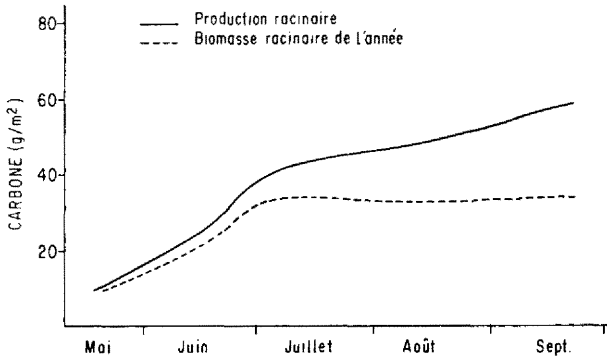


FIG. 3. — Variations saisonnières comparées de la production racinaire et de la biomasse racinaire de l'année dans la prairie de Matador en 1971 (simulation)

Les courbes de production cumulée, représentées dans la figure 4, indiquent une augmentation régulière jusqu'au début juillet, période à partir de laquelle elles présentent une nette inflexion. Ceci peut paraître surprenant, si l'on sait que les conditions de température et d'humidité favorables à la photosynthèse se maintenaient jusqu'en fin juillet (SAUGIER, 1974). L'explication se trouve dans le fait que la biomasse verte a atteint, en 1971, un maximum aux environs du 5 juillet (COUPLAND, 1973) et que le taux de mortalité du feuillage se trouvait encore relativement bas à cette époque. La relative fixité du système aérien, par rapport aux potentialités photosynthétiques, n'étant pas compensée par une translocation massive

TABLEAU II

Répartition saisonnière du carbone, obtenue par calcul et par simulation (gC.m⁻², prairie de Matador, 1971)

	Assimilation nette (An)	Production aérienne nette	Translocation vers racines	Production racinaire nette	Respiration racinaire
Calcul					
C.g.m ⁻²	203	103	100	75	25
% de An.....	-	50,7	49,3	36,9	12,3
Modèle					
C.g.m ⁻²	172,5	95,4	77,1	58,6	18,7
% de An.....	-	55,3	44,7	34,0	10,7

de carbone vers les racines, implique une baisse importante de l'apport de carbone dans le système, déterminé par le calcul de F_1 .

Il convient de signaler que la respiration racinaire journalière et sa valeur cumulée, ainsi qu'elle est illustrée dans la figure 4 est considérée à la surface des racines. Il n'est donc pas tenu compte du délai dû à la diffusion du CO_2 à travers le sol.

En conclusion, mises à part des différences quantitatives mineures, la sortie du modèle corrobore assez bien la distribution relative du carbone entre feuillage et racines, obtenue à partir des calculs basés sur les moyennes (tableau II). Il y a aussi une similitude dans l'ordre de grandeur de la respiration racinaire, relative à l'assimilation nette et la translocation vers les racines. La proportion moyenne de carbone fixé dans le feuillage, estimée par calcul était de 57,9 % du total fixé dans les plantes,

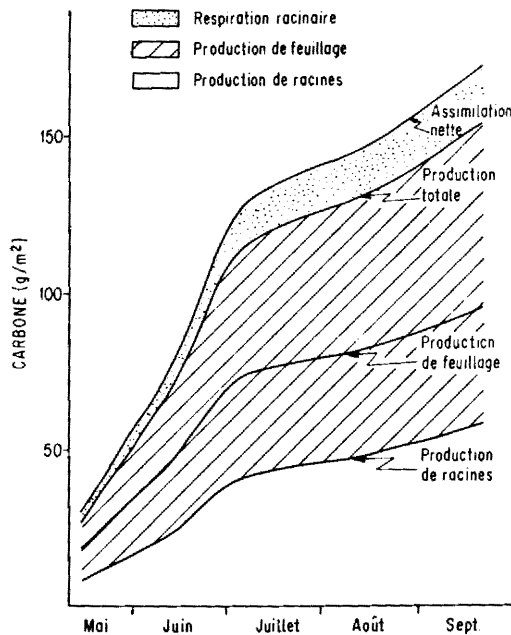


FIG. 4. — Variations saisonnières de l'assimilation nette de carbone, de la production aérienne, de la production souterraine et de la « respiration racinaire » dans la prairie de Matador en 1971 (simulation).

alors que la sortie du modèle indique 61,7 %. La respiration racinaire moyenne, en pourcentage de l'assimilation, était de 12,3 % par calcul; le modèle l'estime à 10,7 %. Exprimée par rapport au carbone transporté vers les racines, la respiration représente 24,0 et 23,4 % respectivement par calcul et par simulation.

On remarque cependant une légère tendance à l'accumulation préférentielle de carbone dans les parties aériennes lors de la simulation par comparaison aux estimations faites à partir des moyennes. Ceci s'explique aisément par le fait que l'entrée maximale de carbone dans le système a lieu en mai et juin lorsque le rapport de production entre tiges et racines est maximal. A ce point de vue, les valeurs obtenues par le modèle sont les plus réalistes.

4. CONCLUSION

Ce modèle, qui résulte essentiellement des relations mises en évidence *in situ* par l'étude entreprise avec le ^{14}C , répond dans l'ensemble aux objectifs qui avaient été fixés, c'est-à-dire essentiellement à replacer l'ensemble des résultats dans une structure conceptuelle et à en tester la validité. Expression très simplifiée du fonctionnement de certains compartiments du système plante-sol, le modèle reconstruit assez fidèlement leur dynamique saisonnière. Il est cependant spécifique de la période étudiée de 1971, et ne se prête pas à une extrapolation, étant donné le nombre relativement limité de données. Sa généralisation aurait pu être améliorée en utilisant les mesures de terrains d'autres années et en essayant d'y intégrer les résultats obtenus par d'autres disciplines, et en particulier, ceux concernant les facteurs abiotiques. L'étape suivante serait de déterminer la réponse des différents compartiments considérés, aux principales variables de l'environnement. Ceci pourrait être envisagé en reliant ce modèle à un modèle plus général, du type de celui élaboré par SAUGIER *et al.* (1974), et qui a pour but de prédire les variations de biomasse végétale à partir de la simulation des flux de vapeur d'eau et de CO_2 , du microclimat et des réserves en eau du sol. Une telle synthèse sortirait du cadre de ce travail. Pour l'étude qui nous préoccupe, dont le but essentiel est d'élucider les phénomènes de transferts de carbone dans la végétation et de la végétation au sol, le modèle laisse très nettement apparaître un certain nombre de lacunes qui sont dues au nombre limité de données concernant certains compartiments. C'est particulièrement l'absence d'information concernant les échanges au niveau de la rhizosphère des plantes qui est à regretter, car cette dernière constitue un maillon essentiel dans les échanges d'énergie et de matière entre le végétal et le sol. Les multiples relations entre les racines et les micro-organismes qui leur sont associés dépendent plus de la libération, à court terme, d'énergie par les racines vivantes, sous forme d'unités carbonées plus ou moins complexes (exsudats, cellules du cortex ou de la coiffe, poils absorbants, etc.), que de la lente libération consécutive à la mort des racines (biodégradation). Dans le modèle, l'intensité des phénomènes rhizosphériques s'exprime globalement par l'activité respiratoire due à la présence des plantes (racines + micro-organismes associés). Il semble que dans l'état actuel des possibilités techniques d'intervention au niveau de l'interface sol-végétation, il ne soit pas possible d'obtenir plus d'informations à partir des mesures *in situ*. Par contre, ceci peut être envisagé par une étude de laboratoire, sur des systèmes simplifiés. Celle-ci aurait pour but essentiel d'élaborer un sous-modèle simulant les transferts de carbone au niveau des associations racines-micro-organismes.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été effectuée dans le cadre du projet Matador du Programme biologique international financé par le « National Research Council » du Canada.

BIBLIOGRAPHIE

- COUPLAND R. T., 1973. — Producers: III. Rate of dry matter production and of nutrient and energy flow through shoots. *Matador Projet, Techn. Rep.*, n° 33, Univ. of Saskatchewan, 85 p.
- COUPLAND R. T., 1974. — Producers: IV. Summary of studies of primary production by biomass and shoot observation methods. *Matador Projet. Techn. Rep.*, n° 62, Univ. of Saskatchewan, 84 p.

- JONG E. de, SHAPPERT H. J. V., 1972. — Calculation of soil respiration and activity from CO₂ profiles in the soil. *Soil Sc.*, **113**, 328-333.
- RANDELL R. L. et WHITFIELD D. W. A., 1973. — Modelling support system. System description and users manual. *Matador Project, Techn. Rep.*, n° 15, Univ. of Saskatchewan, 138 p.
- SAUGIER B., 1974. — Transports de CO₂ et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère. Interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plantes prairiales. *Thèse d'État*, Montpellier, 155 p. + annexes, 94 p.
- SAUGIER B., RIPLEY E. A. et LUEKE P., 1974. — A mechanistic model of plant growth and water use for the Matador grassland. *Matador Project, Techn. Rep.*, n° 65, University of Saskatchewan, Canada, 96 p.
- WAREMBOURG F. R. et PAUL E. A., 1973. — The use of C¹⁴O₂ canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant-soil system. *Plant Soil*, **38**, 331-345.
- WAREMBOURG F. R. et PAUL E. A., 1977. — Seasonal transfers of assimilated ¹⁴C in grassland : Plant production and turnover, soil and plant respiration. *Soil Biol. Biochem.*, **9**, 295-301.