

Modélisation comparative de l'efficacité d'utilisation de l'eau dans deux écosystèmes d'Afrique de l'Ouest

Auteur : De Ré, Léonora

Promoteur(s) : Heinesch, Bernard; 28833

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement, à finalité spécialisée

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/24335>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Modélisation comparative de l'efficacité d'utilisation de l'eau dans deux écosystèmes d'Afrique de l'Ouest

Léonora DE RE

**Travail de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de Master
bioingénieur en SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'ENVIRONNEMENT**

Année académique 2024-2025

CO-PROMOTEURS : BERNARD HEINESCH & OSSENATOU MAMADOU

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux

Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

© Any reproduction of this document, by any means whatsoever, may only be carried out with the authorisation of the author and the academic authority of Gembloux

Agro-Bio Tech.

This document is the sole responsibility of its author.

Modélisation comparative de l'efficacité d'utilisation de l'eau dans deux écosystèmes d'Afrique de l'Ouest

Léonora DE RE

**Travail de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de Master
bioingénieur en SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'ENVIRONNEMENT**

Année académique 2024-2025

CO-PROMOTEURS : BERNARD HEINESCH & OSSENATOU MAMADOU

Ce mémoire de Master a été réalisé au sein du département Biosystems Dynamics and Exchanges (BIODYNE) (Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège)

Remerciements

Après 8 ans d'études, je peux enfin remercier les personnes qui m'ont entourée à Gembloux pendant toutes ces années de travail (mais pas que !) et ces mois de TFE.

Ma famille m'a toujours soutenue, et encore plus ces dernières années : un week-end sur deux pendant 8 ans, vous m'avez vue grandir dans mes valeurs et dans mon travail. Vous avez été patients et vous avez toujours cru en moi, en mes capacités, en mon potentiel, en mon instinct, malgré toutes mes difficultés et autres zinzineries. Vous êtes la meilleure famille avec laquelle on puisse grandir. Je vous suis éternellement reconnaissante, je ne vous remercierai jamais assez pour tout ce que vous avez fait pour moi. Ce diplôme, c'est aussi un peu le vôtre (même si le mot « asymptote » vous fait saigner du nez !).

J'ai aussi une pensée particulière pour tous les Gembloutois dont j'ai croisé la route. Qu'on se soit rencontrés dans le cadre des études (STE >>>), de l'AG (vive la CP!), du kot, de jobs, de connaissances communes, du baptême (ça va me manquer), ... chaque personne que j'ai rencontrée dans ces vieux murs m'a apporté. Je ne vous oublierai jamais, et j'ai hâte de vous revoir un jour.

Je ne peux pas oublier Dr. Ir. Quentin BEAUCLAIRE, pour ses connaissances sur la WUE et tous ses conseils. Merci pour toutes tes disponibilités et réponses ! J'en profite également pour remercier l'unité Biodyne de m'avoir bien accueillie, que ce soit au Petit Paysager ou dans cette cafeteria/bibliothèque/bureau qui est un peu devenue ma deuxième (ou première) maison ces derniers mois !

Enfin, je remercie mon copromoteur Pr. Bernard HEINESCH et ma co-promotrice Dr. Ossénatou MAMADOU. J'ai mis du temps à comprendre comment fonctionne une recherche, mais mieux vaut tard que jamais ! Merci pour votre patience, vos conseils, votre motivation, vos enseignements, ... Les savanes béninoises n'ont désormais plus de secret pour moi (je m'emballe peut-être un peu) !

Une dernière fois car ça ne fait pas de mal : MERCI.

Résumé

Le dérèglement climatique impacte les échanges de dioxyde de carbone et de vapeur d'eau entre les écosystèmes et l'atmosphère, et par la suite leur résilience face aux phénomènes naturels extrêmes. Une métrique capable de modéliser ces échanges est la *Water-Use Efficiency* (WUE), qui reflète les stratégies d'utilisation de l'eau des plantes et écosystèmes. Cependant, les régions tropicales ouest-africaines sont encore peu représentées dans les analyses conjointes de dynamiques de carbone et de vapeur d'eau, alors même que les pressions anthropiques affectent ces transferts verticaux de CO₂ et H₂O. L'objectif principal de cette étude est de comparer la pertinence de quatre formulations analytiques de WUE (eWUE, uWUE, iWUE_{eco}, iWUE_{th}) dans la modélisation des interactions carbone-eau de deux écosystèmes au Bénin (une forêt claire et une savane cultivée) de 2008 à 2016, à l'aide de flux mesurés par eddy covariance. Un second objectif est de démontrer l'influence de la teneur en eau dans les sols (qui n'est pas intégrée dans les calculs) sur ces différentes formulations de WUE. Il en résulte que chaque WUE reflète des *patterns* saisonniers différents. L'eWUE et l'uWUE révèlent un schéma inter-saisonnier incluant les saisons de transition, mais avec des valeurs d'uWUE plus modérées en saison des pluies que l'eWUE. La saisonnalité de l'iWUE_{th} et l'iWUE_{eco} ne met pas en évidence les saisons de transition, donnant des valeurs très élevées en saison sèche (conservation de l'eau) et très faibles en mousson (consommation). Chacune exprime des variations dans sa relation avec la teneur en eau édaphique qui reflètent les réactions inter-saisonnières susmentionnées. De plus, l'hétérogénéité du couvert végétal et les activités agricoles dans la savane cultivée provoquent des *patterns* inter-saisonniers moins prononcés que ceux de la forêt claire, et plus de variabilité inter-décadaire au sein des saisons intermédiaires et de la mousson. Ces résultats soulèvent la pertinence de s'intéresser à plusieurs définitions de la WUE pour modéliser les flux de carbone et d'eau, en particulier au niveau des écosystèmes tropicaux soumis à une saisonnalité et à une productivité végétale contrastées. Ils mettent aussi en lumière la difficulté de modéliser des écosystèmes à couvert végétal et occupation du sol hétérogènes.

Mots-clefs : WUE, eddy covariance, savane, forêt claire, cycles carbone-eau, SWC

Abstract

Climate change affects carbon dioxide and water vapor exchanges between ecosystems and the atmosphere, and consequently their resilience to extreme natural events. A metric that can capture these exchanges is the *Water-Use Efficiency* (WUE), which reflects the water-use strategies of plants and ecosystems. However, West African tropical regions remain underrepresented in joint analyses of carbon and water vapor dynamics, even though anthropic pressures strongly influence these vertical transfers of CO₂ and H₂O. The main objective of this study is to compare the relevance of four analytical formulations of WUE (eWUE, uWUE, iWUE_{eco}, iWUE_{th}) in modeling the carbon-water interactions of two ecosystems in Benin (an open forest and a cultivated savanna) from 2008 to 2016, thanks to fluxes measured by eddy covariance. A second objective is to demonstrate the influence of soil water content (which is not included in the calculations) on these different formulations of WUE. The results show that each WUE captures different seasonal patterns. eWUE and uWUE reveal inter-seasonal dynamics including transition seasons, but with uWUE values being more moderate than eWUE during the rainy season. The seasonality of iWUE_{th} and iWUE_{eco} does not show transition seasons, instead showing very high values in the dry season (water conservation) and very low values during the monsoon (water consumption). Each formulation expresses variations in its relationship with soil water content that reflect these inter-seasonal responses. Moreover, the heterogeneous vegetation cover and agriculture activities in the cultivated savanna generate less pronounced inter-seasonal patterns than in the open forest, as well as stronger during intermediate and monsoon seasons. These findings highlight the importance of considering multiple definitions of WUE to model carbon and water fluxes, particularly in tropical ecosystems characterized by contrasting seasons and vegetation productivity. They also underline the challenge of modeling ecosystems with heterogeneous vegetation cover and landuse.

Keywords : WUE, eddy covariance, savanna, open forest, carbon-water cycles, SWC

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Contexte environnemental	1
1.2	Les cycles du carbone et de l'eau	2
1.3	Introduction à la WUE	3
1.4	La méthode d'eddy covariance	6
1.5	Objectifs du TFE	8
2	Matériel & méthodes	9
2.1	Localisation des sites	9
2.1.1	Bellefoungou	10
2.1.2	Nalohou	11
2.2	La WUE	13
2.3	Les données de flux	21
2.3.1	Traitement des données de flux	24
2.3.2	Données météorologiques	25
2.3.3	Calcul de l'uWUE	26
2.3.4	Données lacunaires	27
3	Résultats	28
3.1	Structure	28
3.2	Dynamiques temporelles des variables climatiques	29
3.3	Dynamiques temporelles de la productivité primaire brute	34
3.4	L'eWUE et l'uWUE	38
3.4.1	Dynamiques temporelles de l'évapotranspiration réelle	38
3.4.2	L'eWUE	41
3.4.3	L'uWUE	44
3.5	L'iWUE _{eco} et l'iWUE _{th}	47
3.5.1	Dynamiques temporelles de la conductance de surface	47
3.5.2	L'iWUE _{eco} et l'iWUE _{th}	49
3.6	Relations entre WUE et SWC	53
3.7	Variabilités inter-annuelles	57
4	Discussion	60
4.1	Variabilités intra- et inter-annuelles	60
4.2	Comparaison inter-sites	60
4.3	Relations avec la WUE	61
4.4	Causes des variabilités	62
4.5	Limites de l'étude	63
5	Conclusion	64

Appendices	74
A Image satellite de la forêt claire de Bellefoungou	74
B Régression du bilan énergétique à Bellefoungou et Nalohou	74
C Durée des saisons sèches et des saisons des pluies par année	75
D Nombre de données demi-horaires de GPP, d'ET, de G_S, d'iWUE_{th} et d'iWUE_{eco} par décade à Bellefoungou	75
E Nombre de données demi-horaires de GPP, d'ET, de G_S, d'iWUE_{th} et d'iWUE_{eco} par décade à Nalohou	76
F Évolution journalière moyenne de la direction des vents à Nalohou	76
G Évolution journalière moyenne de la température du sol à Bellefoungou et Nalohou	77
H Relation entre l'ET_R et la GPP et entre la G_S et la GPP à Bellefoungou	78
I Relation entre l'ET_R et la GPP et entre la G_S et la GPP à Nalohou	78
J Relation entre la VPD et l'ET_R à Bellefoungou et Nalohou	78
K Évolution décadaire moyenne du rapport $\frac{ET}{VPD}$, du rapport $\frac{ET}{\sqrt{VPD}}$ et de la G_S à Bellefoungou et Nalohou	79
L Évolution décadaire moyenne de la différence entre les deux iWUE à Bellefoungou et Nalohou – zoom sur $\Delta iWUE = [0 ; 100] \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$	80
M Boxplots des WUE en fonction de six/cinq classes de SWC à Bellefoungou	81
N Boxplots des WUE en fonction de six classes de SWC à Nalohou	82

Table des figures

1	Évolution de la concentration en CO ₂ , CH ₄ et N ₂ O de 1850 à 2019 . . .	1
2	Évolution des températures moyennes globales de 1880 à 2020	1
3	Localisation des sites de Nalohou et de Bellefoungou (Béléfoungou) . .	9
4	Localisation de la tour à flux, du pluviomètre et des capteurs de te- neur en eau du sol dans la forêt claire de Bellefoungou	10
5	Photographie de la tour à flux dans la forêt claire de Bellefoungou en saison des pluies	11
6	Localisation de la tour à flux, du pluviomètre et des capteurs de te- neur en eau du sol dans la zone cultivée de Nalohou	12
7	Photographies de la savane cultivée de Nalohou. Plantation d'ignames en saison sèche (haut gauche), tour à flux en saison sèche (haut droite), tour à flux en saison des pluies (bas)	13
8	Direction des vents par saison à Nalohou	26
9	Évolution journalière 1a. du rayonnement incident moyen de courte longueur d'onde (Swin), 2a. de la VPD (bleu) et de la température de l'air (rouge) moyennes, 3a. des précipitations cumulées et 4a. de la SWC moyenne (noir = 10 cm, rouge = 30 cm), avec leur moyenne journalière annuelle correspondante (1b. Swin, 2b. VPD et tempéra- ture, 3b. Précipitations, 4b. SWC) à Bellefoungou	31
10	Évolution journalière 1a. du rayonnement incident moyen de courte longueur d'onde (Swin), 2a. de la VPD (bleu) et de la température de l'air (rouge) moyennes, 3a. des précipitations cumulées et 4a. de la SWC moyenne (noir = 10 cm, rouge = 30 cm), avec leur moyenne journalière annuelle correspondante (1b. Swin, 2b. VPD et tempéra- ture, 3b. Précipitations, 4b. SWC) à Nalohou	32
11	Cumul des précipitations journalières par année à Bellefoungou . . .	33
12	Cumul des précipitations journalières par année à Nalohou	33
13	Évolution moyenne de la GPP (décadaire), du NDVI, de l'EVI (heb- domadaire) et du LAI (décadaire) à Bellefoungou et Nalohou	36
14	Relation entre la GPP et les indices végétaux (NDVI, EVI, LAI) à Bellefoungou	37
15	Relation entre la GPP et les indices végétaux (NDVI, EVI, LAI) à Nalohou	37
16	Évolution décadaire moyenne de l'évapotranspiration réelle ET _R et de la GPP à Bellefoungou et Nalohou	40
17	Évolution décadaire moyenne de l'eWUE sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou	43
18	Évolution décadaire moyenne de l'uWUE sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou	46

19	Évolution décadaire moyenne de la conductance de surface (G_s) sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou .	48
20	Évolution décadaire moyenne de l' $iWUE_{th}$ et de l' $iWUE_{eco}$ sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et à Nalohou . . .	50
21	Évolution décadaire moyenne de la différence entre les deux WUE ($\Delta iWUE = iWUE_{th} - iWUE_{eco}$) sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou	52
22	Relations journalières entre la SWC et les WUE (1. $eWUE$, 2. $uWUE$, 3. $iWUE_{eco}$ et 4. $iWUE_{th}$) par saison à Bellefoungou	54
23	Relations journalières entre la SWC et les WUE (1. $eWUE$, 2. $uWUE$, 3. $iWUE_{eco}$ et 4. $iWUE_{th}$) par saison à Nalohou	56
24	<i>Boxplots</i> journaliers saisonniers par année de 1. l' $eWUE$, 2. l' $uWUE$, 3. l' $iWUE_{eco}$ et 4. l' $iWUE_{th}$ (Bellefoungou)	58
25	<i>Boxplots</i> journaliers saisonniers par année de 1. l' $eWUE$, 2. l' $uWUE$, 3. l' $iWUE_{eco}$ et 4. l' $iWUE_{th}$ (Nalohou)	59

Liste des tableaux

1	Avantages et inconvénients de chaque définition de WUE écosystémique	20
2	Caractéristiques des capteurs utilisés pour les mesures atmosphériques, de flux et du sol à Bellefoungou	22
3	Caractéristiques des capteurs utilisés pour les mesures atmosphériques, de flux et du sol à Nalohou	23
4	Dates de début et de fin des saisons des pluies et des saisons sèches avec leur durée associée.	25
5	Valeurs maximales de corrélation et facteurs k associés pour les deux sites.	27
6	Années à pluviométrie sèche, humide et moyenne à Bellefoungou et Nalohou, comparées à la moyenne de 1190 mm an^{-1}	34

Liste des abréviations et unités

C_a	Concentration en CO_2 atmosphérique	ppm, $\mu\text{mol mol}^{-1}$
ET (ET_R)	Évapotranspiration (réelle)	$\text{kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
eWUE	<i>ecosystemic WUE</i> , WUE écosystémique	$\text{g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
G	Flux de chaleur du sol	W m^{-2}
GPP	<i>gross primary production</i> , production primaire brute	$\mu\text{mol C m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
g_s	Conductance stomatique	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
G_s	Conductance surfacique de l'écosystème	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
iWUE	<i>intrinsic WUE</i>	$\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
$iWUE_{eco}$	iWUE écosystémique	$\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
$iWUE_{th}$	iWUE écosystémique basée sur la théorie d'optimisation stomatique	$\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
LAI	<i>leaf area index</i> , indice de surface foliaire	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$
LE	Flux de chaleur latente	W m^{-2}
L_{win}	Rayonnement incident de longueur d'onde longue	W m^{-2}
L_{wout}	Rayonnement émis de longueur d'onde longue	W m^{-2}
NDVI	<i>normalized difference vegetation index</i> , indice de végétation par différence normalisée	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$
NEE	<i>net ecosystem exchange</i> , échange net écosystémique	$\mu\text{mol C m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
R_{eco}	Respiration écosystémique	$\mu\text{mol C m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
SWC	<i>soil water content</i> , teneur en eau dans le sol	$\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$
Sw_{in}	Rayonnement incident de longueur d'onde courte	W m^{-2}
Sw_{out}	Rayonnement émis de longueur d'onde courte	W m^{-2}
T_{air}	Température de l'air	$^{\circ}\text{C}$
T_{can}	Température de la canopée	$^{\circ}\text{C}$
T_{sol}	Température du sol	$^{\circ}\text{C}$
u	Vitesse du vent	m s^{-1}
u^*	Vitesse de friction	m s^{-1}
uWUE	<i>underlying WUE</i>	$\text{g C } \sqrt{hPa} \text{ kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
VPD	<i>vapor pressure deficit</i> , déficit de pression de vapeur	hPa

Contribution

Au cours des derniers mois, j'ai contribué à ce travail via la recherche bibliographique, la validation des données reçues sur base de leur filtrage (diurne, pluies, données aberrantes), leur traitement pour répondre aux questions scientifiques posées, la réflexion autour des perspectives de développement du sujet d'étude et la rédaction du présent rapport.

Les données de base m'ont été fournies en février 2025 par ma co-promotrice Dr. Ossénatou MAMADOU et par son collègue Renaud KOUKOU. Les étapes de *post-processing* (filtrage u^* , *gap filling* et *partitioning* de la NEE en GPP et R_{eco}) avaient déjà été appliquées.

De même, Dr. Ossénatou MAMADOU m'a procuré des références bibliographiques sur la végétation des sites (SEGHERI et al., 2009), sur des études en Afrique de l'Ouest (AMOUZOU et al., 2019, GRACE et al., 2006, SCHIMEL et al., 2015), sur l'eWUE pour m'engager dans le travail (BALDOCCHI et al., 1985 ; TANG et al., 2014 ; XUE et al., 2015 ; Y. WANG et al., 2018), ainsi que les dates des saisons sèches et saisons des pluies.

Le suivi du travail et la relecture du rapport ont été assurés par mes co-promoteurs Dr. Ossénatou MAMADOU et Pr. Bernard HEINESCH. J'ai aussi bénéficié des conseils de Dr. Ir. Quentin BEAUCLAIRE pour l'utilisation de l'iWUE écosystémique.

1 Introduction

1.1 Contexte environnemental

La Révolution industrielle, à partir de la deuxième moitié du XIX^e siècle, a marqué le début de grands changements environnementaux globaux, notamment en termes de concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre (CO₂, CH₄, N₂O). Ces concentrations ont augmenté de manière drastique, avec une accélération après la Seconde Guerre Mondiale (CALVIN et al., 2023), passant de moins de 300 ppm en 1850 à environ 410 ppm en 2019 pour le CO₂, en un peu plus de 150 ans (Figure 1).

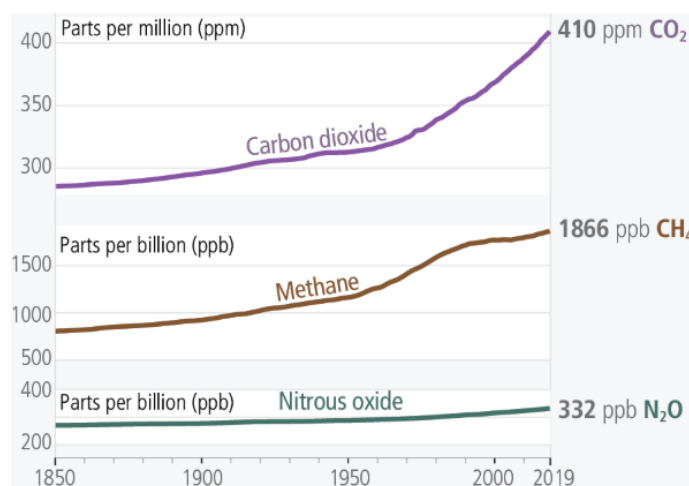


FIGURE 1 – Évolution de la concentration en CO₂, CH₄ et N₂O de 1850 à 2019

(source : CALVIN et al., 2023)

Ces concentrations globales croissantes accentuent l'effet de serre, un phénomène physique provoquant une augmentation de la température de surface (Figure 2), due à l'augmentation de l'absorption des rayonnements infrarouges terrestres (HANSEN et al., 1998) qui déséquilibrent le bilan énergétique de la Terre. Il est estimé que, depuis l'ère préindustrielle, la température de surface moyenne a augmenté d'1,1°C et atteindrait 1,4°C à 4,4°C d'ici 2100, en fonction des modèles (CALVIN et al., 2023).

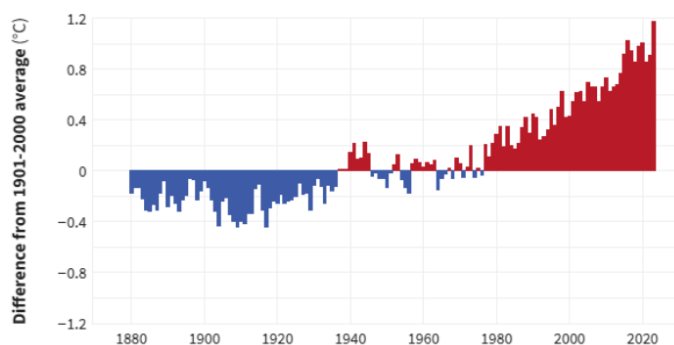


FIGURE 2 – Évolution des températures moyennes globales de 1880 à 2020

(source : Lindsey & Dahlmann, 2024)

La conséquence majeure de ces augmentations est la modification du climat. Naturellement, les écosystèmes permettent de tamponner ces changements via l'absorption et le stockage du CO₂ ; ils sont donc considérés comme des “puits de carbone” dont les océans, les sols, les forêts ou encore les tourbières font partie (FU et XU, 2023). En 2023, les écosystèmes terrestres ont séquestré environ 31 % des émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique (FRIEDLINGSTEIN et al., 2025). Les puits de carbone sont à opposer aux “sources de carbone”, comme les activités anthropiques ou certains événements naturels, tels que les feux de forêt, les éruptions volcaniques, ... Toutefois, ce phénomène a une portée limitée, car la quantité et l'intensité des sources de carbone augmentent, tandis que celles des puits diminuent (CALVIN et al., 2023).

1.2 Les cycles du carbone et de l'eau

En plus d'augmenter les températures à la surface de la Terre, l'augmentation des gaz à effet de serre dans l'atmosphère impacte les cycles du carbone et de l'eau. Ces derniers interagissent via les processus physiologiques des plantes : pendant la photosynthèse, sous l'effet du rayonnement solaire, les stomates s'ouvrent et absorbent le CO₂, entraînant une libération de vapeur d'eau par transpiration. Ainsi, tout changement affectant le cycle du carbone peut altérer des mécanismes liés au cycle de l'eau, tels que l'humidité, la température, la disponibilité en eau du sol et donc le fonctionnement stomatique, susceptible de modifier les bilans hydriques des écosystèmes et leur productivité végétale (GENTINE et al., 2019).

Le dérèglement climatique se traduit déjà par des changements observables dans de nombreuses régions du globe, dus à la modification de ces cycles : allongement et déplacement des saisons, intensification des périodes de sécheresse et des précipitations extrêmes, augmentation de la fréquence des feux de forêt, réduction de la biomasse, modifications de la composition floristique, ... Ces perturbations compromettent non seulement la capacité des écosystèmes à stocker du carbone, mais aussi leur aptitude à réguler les flux d'eau et de carbone.

Les conséquences futures du changement climatique sont pourtant peu connues dans les régions tropicales, alors même qu'elles jouent un rôle crucial dans la régulation des cycles biogéochimiques mondiaux (GRACE et al., 2006 ; MENSAH et al., 2020 ; RAHIMI et al., 2021 ; DOBSON et al., 2022) et qu'elles représentent une part non négligeable de la surface terrestre : en Afrique, les zones de savanes représentent environ 60 % du continent (GRACE et al., 2006 ; FAN et al., 2015). Il a été estimé que les savanes seraient capables de stocker autant de carbone que les forêts tropicales, mais beaucoup plus dans leur sol que dans la biomasse ligneuse (SCHMITZ et al., 2014). Par exemple, en Tanzanie, les plaines du Serengeti absorberait de 500 à 2000 kg CO₂ ha⁻¹ an⁻¹ (HOLDO, 2009).

Pourtant, face à la pression anthropique sur l'occupation du sol (déforestation, agriculture, feux), leurs capacités d'absorption de CO₂ est limitée (DOBSON et al., 2022).

En Afrique de l'Ouest, il est estimé que 16 % des zones forestières et 5 % des zones de savanes ont été perdues au profit de surfaces cultivées (HERRMANN et al., 2020). Cette région a également subi une importante période de sécheresse dans les années 1970-1990, potentiellement due à un changement de la température de l'océan Atlantique et à la désertification des surfaces terrestres, ce qui a aussi contribué à un changement d'occupation du sol (MAMADOU, 2014). En conséquence, des variations dans les cycles du carbone et de l'eau des écosystèmes ouest-africains sont probants, impactant la résilience des biomes de la région, les rendements agricoles dont dépend la population locale (MAMADOU, 2014) ou encore le tourisme (DOBSON et al., 2022).

Suite à cette sécheresse, les précipitations ne sont pas revenues à leur niveau d'autrefois (SYLLA et al., 2016). Ces derniers auteurs ont modélisé les tendances futures (2006-2100) en regard du changement climatique en Afrique de l'Ouest, par rapport à la période de référence 1976-2005. Une augmentation des températures d'1,5 à 6,5°C est prévue pour les prochaines années, et les précipitations pourraient changer de -30 % à +30 %. Cette large gamme d'estimations soulève un problème méthodologique connu dans cette région : le manque de sources de données, qui mène les scientifiques à interpoler les enregistrements de quelques stations de mesures seulement et donc à intégrer des incertitudes dans leurs modèles régionaux. Cependant, des tendances ressortent de ces modélisations : allongement de la saison sèche, raccourcissement de la mousson, diminution des précipitations moyennes, intensification des précipitations extrêmes, ... menant à une augmentation des périodes de sécheresses et d'inondations.

Dans ce contexte, étudier conjointement les flux de carbone et d'eau devient indispensable pour anticiper plus précisément les réponses des écosystèmes au changement climatique. La mesure des échanges écosystème-atmosphère au fil des années contribue à mieux comprendre les stratégies d'adaptation des écosystèmes et plantes face à des périodes de stress (sécheresses, maladies) et leurs capacités à maintenir ou re-développer leurs fonctions de puits de carbone dans le climat actuel et futur.

1.3 Introduction à la WUE

Une métrique capable d'aborder les interactions carbone-eau est la *water-use efficiency* (WUE), ou efficacité d'utilisation de l'eau. Elle illustre le couplage des cycles du carbone et de l'eau, via le rapport entre le gain de carbone et perte d'eau par transpiration (e.g. ITO et INATOMI, 2012 ; TANG et al., 2014 ; HE et al., 2017 ; LIU et al., 2020 ; BEJAGAM et al., 2023). En d'autres termes, la WUE permet de quantifier la manière dont une plante ou un écosystème assure l'absorption de carbone nécessaire à son maintien et à sa croissance, tout en optimisant sa consommation d'eau disponible. De cette manière, il est possible de souligner les conditions environnementales propices à une grande WUE, les espèces végétales qui présentent la meilleure WUE dans des conditions pédo-climatiques similaires (stress hydrique, compétition, ...) mais aussi la résilience d'un éco-

système face à des événements climatiques extrêmes (sécheresses, feux, ...).

Les premières définitions de la WUE ont été établies dans un contexte agronomique, afin de déterminer l'efficacité de cultures via le ratio "biomasse sèche / eau consommée" (BRIGGS et SHANTZ, 1911), voire de l'améliorer via des itinéraires agricoles adaptés, comme la fertilisation, le travail du sol, l'irrigation ou les dates de semences (e.g. SLATYER et BIERHUIZEN, 1964; ANDERSON et READ, 1966; BALDOCCHI et al., 1985; LATHUILLIÈRE et al., 2012; STROOSNIJDER et al., 2012; T. WANG et al., 2018; TESTI et al., 2022). Encore aujourd'hui, une partie non négligeable de la recherche utilise la WUE comme proxy de rendements de culture (e.g. POHANKOVÁ et al., 2018; T. WANG et al., 2018; TESTI et al., 2022).

Deux définitions principales ressortent de la littérature scientifique en fonction de l'objectif, des données disponibles et de l'échelle de la recherche :

1. L'**intrinsic WUE** (iWUE) est le rapport entre le taux d'assimilation de carbone A_n [$\mu\text{mol C m}^{-2} \text{s}^{-1}$] et la conductance stomatique g_s [$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$] (FARQUHAR et SHARKEY, 1982). Elle s'exprime en [$\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$] et s'applique à l'échelle foliaire.
2. L'**ecosystemic WUE** (eWUE) est le rapport entre la quantité de carbone assimilée et la quantité d'eau (évapo)transpirée (BALDOCCHI, 2003). Elle s'exprime en [$\text{g C kg}^{-1} \text{H}_2\text{O}$] et s'applique à l'échelle de l'écosystème.

Il convient de souligner qu'à l'échelle écosystémique, l'eWUE présente des limites méthodologiques (XUE et al., 2015; LAVERGNE et al., 2019). En effet, en fonction des caractéristiques pédo-climatiques (précipitations, températures, teneur en eau, ...), du couvert végétal, de la topographie ou de la durée de la période d'étude (quelques semaines à années), elle ne peut être comparée de manière pertinente entre deux écosystèmes.

Pour y remédier, de nouvelles expressions de la WUE à l'échelle écosystémique cherchant à minimiser l'influence des variables climatiques ont été mises au point (ces définitions et le raisonnement derrière leur développement sont détaillés dans la partie 2.2. *La WUE*) :

1. L'**intrinsic WUE** écosystémique (LLOYD et al., 2002) applique l'iWUE foliaire à l'écosystème en calculant la conductance stomatique via l'inversion de l'équation de Penman-Monteith (1965) (définition abrégée ici en iWUE_{eco});
2. L'**inherent WUE** (BEER et al., 2009) applique l'iWUE foliaire à l'écosystème en simplifiant la conductance stomatique par le rapport $\frac{ET}{VPD}$;
3. L'**underlying WUE** (ZHOU et al., 2014) pondère la VPD de l'*inherent WUE* en fonction de l'écosystème;
4. L'**intrinsic WUE** écosystémique (KNAUER et al., 2018) se base sur la théorie d'optimisation stomatique (définition abrégée ici en iWUE_{th}).

Par l'intégration de variables climatiques dans l'expression de l'eWUE ou par l'application de l'iWUE à l'écosystème, ces formulations cherchent à s'approcher de la physiologie réelle de la WUE. Elles permettent ainsi une meilleure compréhension des stratégies hydriques des plantes, et donc de la modélisation du couplage carbone-eau en fonction des conditions climatiques locales. De cette manière, des écosystèmes soumis à des saisons contrastées seraient mieux représentés, comme ceux des zones tropicales, encore peu étudiées dans ce contexte.

Cependant, l'eWUE est encore souvent utilisée dans la recherche, et peu d'études l'ont comparée aux métriques susmentionnées sur un même écosystème.

KANG et KANG, 2019, en se focalisant sur plusieurs estimations de WUE à partir de différents paramètres (ET, transpiration), ont mis en évidence différentes réponses des WUE à l'assèchement et l'humidification en fonction de l'aridité de l'écosystème.

LAVERGNE et al., 2019 a comparé l'iWUE_{eco}, une IWUE (qui intègre aussi la pression atmosphérique pour obtenir les mêmes unités que l'eWUE) et l'eWUE, à partir de mesures d'isotopes de carbone et de flux d'eddy covariance (voir partie 1.4. *La méthode d'eddy covariance*). Les auteurs recommandent entre autres de comparer différentes formules de la WUE pour mieux interpréter les tendances temporelles de cette métrique, tout en intégrant des données isotopiques aux sites d'eddy covariance pour approfondir les mécanismes physiologiques.

CHEN et al., 2023 ont comparé l'eWUE et l'IWUE à partir d'un modèle sol-plante-atmosphère appliqué à une savane boisée australienne : un couplage linéaire GPP-ET a été observé, et par conséquent une faible variation interannuelle des WUE, mais une saisonnalité claire entre les mois secs et les mois humides. Cette recherche souligne encore la complémentarité des formulations dans la modélisation des écosystèmes tempérés, et donc la nécessité de mobiliser plusieurs définitions de la WUE pour représenter au mieux les dynamiques saisonnières et annuelles d'un écosystème.

Outre ces expressions de la WUE, développer de nouvelles recherches sur des écosystèmes variés (tropicaux, par exemple), des échelles temporelles variables et diverses sources de données (mesures de flux, données satellites/drones) permettrait de mieux comprendre les dynamiques de cet indice et donc le couplage des cycles du carbone et de l'eau.

Bien que la WUE soit une métrique incontournable pour comprendre et modéliser les interactions carbone-eau, peu d'études l'ont mobilisée en milieu tropical, en particulier en Afrique de l'Ouest, à cause de la rareté des mesures des flux de vapeur d'eau et de CO₂ à ces latitudes (SCHIMEL et al., 2015).

Dans cette région, la première étude a été conduite par VERHOEF et al., 1996 sur une savane sahélienne. En analysant la relation entre l'eWUE et la VPD, les auteurs ont

montré que cet écosystème est plus efficace lorsque la VPD est faible et les stomates largement ouverts. L'eWUE diminue rapidement à cause de la fermeture progressive des stomates et de l'augmentation du VPD (stress d'eau selon BALDOCCHI et al., 1985).

Dans des cultures au nord-ouest du Bénin, AMOUZOU et al., 2019 ont modélisé les réponses de la WUE (rapport entre le rendement du grain et l'évapotranspiration) de cultures de maïs et de sorgho face à trois méthodes de fertilisation et face à des prévisions climatiques (2080-2099). Malgré des problèmes d'estimation de la transpiration dans le modèle utilisé, l'étude montre que la WUE aurait tendance à diminuer, ce qui pourrait aggraver l'insécurité alimentaire dans la région.

Toujours au Bénin, AGO et al., 2016 ont, en guise d'eWUE, décrit le rapport entre NEE (pour *net ecosystem exchange*, la somme de GPP et R_{eco} ; des explications supplémentaires sur ces notions sont disponibles dans le point 2.2. *La WUE*) et ET pour appuyer sa recherche sur la productivité des deux écosystèmes à la disponibilité en eau en conditions diurnes. Une réponse de la WUE à la VPD a été observée, avec une WUE élevée le matin (rayonnement et VPD faibles) qui diminue jusqu'en après-midi dû à l'augmentation de VPD jusqu'au milieu de la journée; ce constat souligne une influence de la VPD sur la WUE, notamment via une fermeture stomatique partielle.

Enfin, WIECKOWSKI et al., 2024 se sont appuyés sur des données de flux de vapeur d'eau et de CO_2 obtenues par eddy covariance pour entre autres évaluer l'eWUE et l'IWUE dans une savane sénégalaise, pendant la période 2010-2022. Les tendances observées de l'eWUE ont confirmé celles exposées par des recherches précédentes dans des climats similaires, à savoir une diminution de l'eWUE en période sèche.

1.4 La méthode d'eddy covariance

Étudier la WUE nécessite de connaître des variables représentant les échanges de carbone et d'eau. À l'échelle écosystémique, la mesure des échanges d'énergie et de gaz (e.g. CO_2 , vapeur d'eau) entre une surface et l'atmosphère est possible grâce à la méthode de covariance des tourbillons, plus communément appelée méthode d'*eddy covariance*. Il s'agit de la technique de micro-météorologie la plus directe pour l'estimation des échanges, devenue un standard employé dans des réseaux à travers le monde (e.g. ICOS, Ameriflux, CarboAfrica, WAF-Net, ... gérés par FLUXNET) (BALDOCCHI, 2003; FOKEN et al., 2012).

Les mesures sont effectuées dans la couche limite de surface, au-dessus de l'écosystème d'intérêt, dans laquelle le transport des quantités thermodynamiques à mesurer est dominé par les turbulences atmosphériques (FOKEN et al., 2012). La taille de la surface caractérisée (appelée zone empreinte, ou *footprint* en anglais) est de l'ordre de quelques hectares autour du point central de mesure, en fonction de la hauteur de mesure et des conditions atmosphériques. Une mesure de flux est obtenue par demi-heure et, comme la mesure est automatisée, elle peut s'effectuer en continu et ainsi s'étendre jusqu'à plusieurs

années (BALDOCCHI, 2003).

Si la technique permet d'effectuer des mesures sur de longues périodes et à une fréquence fine, des plages de données manquantes (*gaps*) restent inévitables, soit pour des raisons techniques (pannes, maintenance), soit pour des raisons méthodologiques. Par exemple, lors d'épisodes de faibles turbulences atmosphériques (e.g. nuits peu ventées) pendant lesquels d'autres modes de transport prennent de l'importance (advection), le flux turbulent ne représente plus l'échange de l'écosystème. Les données absentes ou supprimées peuvent alors être remplies (*gap filling*) via des modèles statistiques et empiriques (BALDOCCHI, 2003); en cas de périodes trop longues (au moins plusieurs jours), le *gap filling* ne peut pas s'appliquer.

Une fois les mesures obtenues, une étape nécessaire au calcul de la WUE est le *partitioning*, qui consiste à séparer un flux en d'autres qui le composent à partir de relations avec des variables abiotiques (température de l'air, rayonnement, ...). Typiquement, la NEE peut être *partitionnée* en GPP (qui intervient dans plusieurs expressions de la WUE) et R_{eco} en mobilisant les méthodes de REICHSTEIN et al., 2005 ou de LASSLOP et al., 2010. Plus de détails sur cette étape de traitement des données sont disponibles dans la partie 2.3. *Données de flux*, paragraphe 2.3.1. *Traitement des données*.

1.5 Objectifs du TFE

Ce travail de fin d'études s'intéresse au fonctionnement de deux écosystèmes tropicaux en Afrique de l'Ouest soumis à une alternance de saison sèche et saison des pluies, l'un étant une forêt claire et l'autre une savane en partie cultivée.

Il vise à approfondir les connaissances sur la régulation des échanges d'eau et de carbone face aux contraintes climatiques et environnementales de ces écosystèmes, en se basant sur huit années de mesures (2008-2016) de flux par eddy covariance. Pour modéliser ces dynamiques de carbone et d'eau, quatre expressions de l'efficacité d'utilisation de l'eau sont mobilisées : l'eWUE, l'uWUE, l'iWUE foliaire appliquée à l'écosystème ($iWUE_{eco}$) et l'iWUE basée sur une théorie d'optimisation stomatique ($iWUE_{th}$).

En d'autres termes, ce travail a pour ambition de répondre aux questions de recherche suivante :

1. *Comment les différentes expressions de la WUE révèlent-elles les **stratégies d'utilisation de l'eau** mises en place par ces deux écosystèmes tropicaux face aux contraintes saisonnières ?*
2. *Sont-elles **complémentaires** pour modéliser le couplage carbone-eau dans ces écosystèmes ?*

Pour y répondre, trois axes structurent le déroulement et la réflexion de cette recherche :

1. Analyser leur variabilité intra- et inter-annuelle, en lien avec les saisons ;
2. Comparer leurs valeurs et dynamiques dans les deux sites ;
3. Identifier l'influence de la teneur en eau des sols, qui n'est pas utilisée dans les expressions de WUE.

2 Matériel & méthodes

2.1 Localisation des sites

Les sites sont situés à Djougou, le chef-lieu du département de la Donga, au Nord-Ouest du pays (Figure 3). Ils sont intégrés dans le bassin versant (BV) de la Donga (586 km²), sous-bassin de l'Ouémé supérieur (14 300 km²), un fleuve prenant source au nord du pays avant de se jeter dans l'océan Atlantique au sud. Le BV est faiblement vallonné, avec des altitudes variant de 330 à 480 m.

Les deux sites (Nalohou et Bellefoungou), distants d'environ 15 km l'un de l'autre, font partie de l'observatoire AMMA-CATCH¹. Il a pour mission de surveiller à long terme les impacts des changements globaux en Afrique de l'Ouest, au niveau du cycle hydrologique, et plus largement le fonctionnement de l'interface surface-atmosphère.

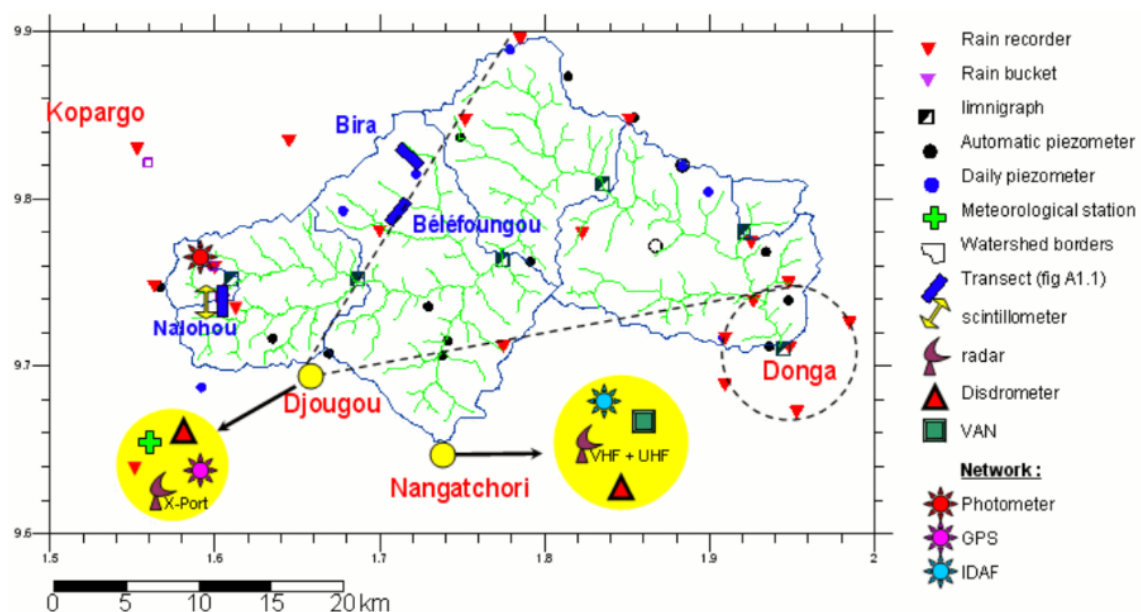


FIGURE 3 – Localisation des sites de Nalohou et de Bellefoungou (Béléfoungou)
(source : AMMA-CATCH)

Le climat de la région est de type soudanien, caractérisé par une saison sèche (de décembre à février) et une saison humide ou mousson (d'avril à novembre), séparées par deux périodes de transition, appelées respectivement "période d'humidification" (transition saison sèche – saison humide) et "période d'assèchement" de l'atmosphère (transition saison humide – saison sèche) (MAMADOU, 2014). Ce régime climatique est gouverné par le mouvement saisonnier de la Zone de Convergence Intertropicale (ZCIT) qui, lors de son arrivée sur le continent, apporte de l'humidité de l'océan Atlantique, marquant le début de la mousson ouest-africaine. Il engendre alors un fort contraste dans les variables climatiques, telles que le déficit de pression de vapeur saturante (VPD), les précipitations

1. Analyse Multidisciplinaire de la Mousson Africaine – Couplage de l'Atmosphère Tropicale et du Cycle Hydrologique

et le rayonnement solaire incident.

Les sols des deux sites ont des caractéristiques semblables, entrant dans la classification FAO de Luvisol, avec une texture de limon sableux ou sable limoneux (YOUSSEF et LAWANI, 2000) ; les taux d'argiles augmentent en profondeur à partir de 50 cm (BLANCHARD, 2010).

En saison des pluies, les nappes aquifères sont proches de la surface, à 2-3 m de profondeur, mais ne descendent pas sous les 6-10 m en saison sèche. Les pentes sont faibles : 3 % (direction Nord-Sud) à Nalohou et 2,5 % (direction Ouest-Est) à Bellefougou (SÉGUI et al., 2011).

2.1.1 Bellefougou

Le site de Bellefougou est une forêt claire au sud du village du même nom (9,79°N, 1,72°E, altitude 445 m) ; la station de mesure des flux est située au coeur de la forêt (Figure 4), à 10 km au nord de Djougou.



FIGURE 4 – Localisation de la tour à flux, du pluviomètre et des capteurs de teneur en eau du sol dans la forêt claire de Bellefougou

(Source de l'image : MAMADOU, 2014)

De par son statut protégé, les activités humaines y sont interdites, mais des parcelles agricoles (coton) sont visibles par image aérienne jusqu'à sa lisière et une route la longe sur son versant nord-ouest (Annexe A). À l'origine, lorsque le statut de protection a été attribué à la forêt en 1943, celle-ci s'étalait sur 1 300 ha ; en 2016, sa surface était estimée à 709 ha (AGO et al., 2016).

Une photographie de la tour à flux et d'une partie de la zone environnante est visible en Figure 5 :



FIGURE 5 – Photographie de la tour à flux dans la forêt claire de Bellefoungou en saison des pluies

(crédit photo : Jean-Martial COHARD)

En son sein, les arbres (*Isoberlinia doka* et *I. tomentosa*, famille des *Fabaceae*²) atteignent une quinzaine de mètres de hauteur et surplombent des herbacées (C4) pérennes. À la fin de la saison des pluies, les arbres perdent en partie leurs feuilles (elles sont renouvelées avant la mousson suivante) et les herbacées recouvrent le sol (SEGHERI et al., 2009). Les *Isoberlinia* peuvent se reproduire par drageonnage à partir de racines superficielles (cinquante premiers centimètres), mais le système racinaire peut s'enfoncer plus profondément pour atteindre les nappes en saison sèche.

2.1.2 Nalohou

Cette zone agricole est proche du village de Nalohou, à 7 km au nord-ouest du centre de Djougou, et sa tour à flux (Figure 6) est à environ 13-15 km à l'ouest de celle du site de Bellefoungou (9,74°N, 1,61°E, altitude 449 m).

2. Anciennement classés dans la famille des *Caesalpiniaceae*, qui a été abaissée au rang de sous-famille (sous-famille des *Caesalpinioideae*, famille des *Fabaceae*).

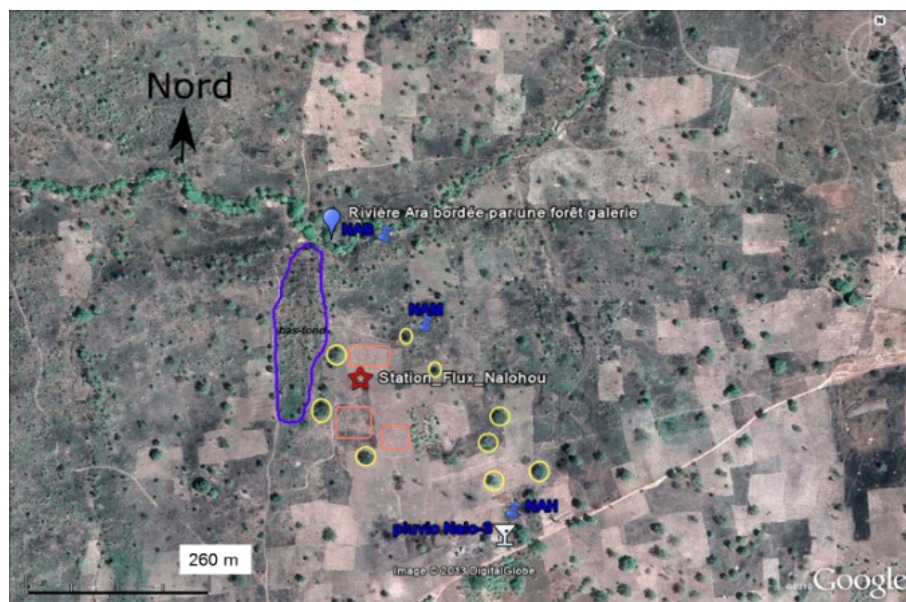


FIGURE 6 – Localisation de la tour à flux, du pluviomètre et des capteurs de teneur en eau du sol dans la zone cultivée de Nalohou

Légende : ronds = arbres, carrés = parcelles dans la zone de mesure, ligne bleue = "bas-fond"
(source de l'image : MAMADOU, 2014)

À l'inverse du site forestier, le couvert végétal dans le *footprint* varie beaucoup plus, spatialement et temporellement (Figure 6). En effet, la zone est soumise à des activités agricoles, dont des feux de brousse et des rotations de cultures (e.g. arachides, haricots, ignames, sorgho, maïs, manioc) sur de multiples petites surfaces appartenant à différents propriétaires (MAMADOU, 2014). Après chaque rotation, la surface cultivée est laissée en jachère, permettant aux herbacées de recouvrir le sol et d'atteindre jusqu'à 3 m de hauteur en fin de saison des pluies (SEGHERI et al., 2009); les agriculteurs les brûlent en début de saison sèche (MAMADOU, 2014). Cependant, le sol n'est pas entièrement nu pendant les mois secs : à l'est de la tour à flux, quelques essences fruitières locales (manguiers, anacardiés) entrent en feuillaison et floraison (SEGHERI et al., 2009). À 250 m au nord de la station de mesures s'écoule la rivière Ara, bordée par un couloir d'arbres, et, à 50 m à l'ouest, un "bas-fond" est également entouré d'arbres. Ainsi, ce *footprint* au couvert hétérogène pourrait voir ses mesures influencées par la présence de ces essences ligneuses, ce qui provoquerait des biais dans la modélisation des flux de cet écosystème (KLOSTERHALFEN et al., 2023).

La Figure 7 donne trois photographies représentant le site en saison sèche et saison des pluies :



FIGURE 7 – Photographies de la savane cultivée de Nalohou.
Plantation d’ignames en saison sèche (haut gauche), tour à flux en saison sèche (haut droite), tour à flux en saison des pluies (bas)
 (crédit photo : Jean-Martial COHARD)

2.2 La WUE

Dans cette partie, les définitions principales de la WUE, de la plus simple à appliquer avec des données d’eddy covariance (eWUE) à la plus complexe (iWUE_{th}), et les réflexions (mathématiques, physiques, physiologiques) derrière leur développement seront exposées. Les avantages et inconvénients de ces WUE seront listés en fin de partie pour choisir les WUE les plus pertinentes à analyser dans le cadre de ce travail. Au-delà des formulations mentionnées, d’autres expressions de la WUE n’ont pas été retenues, car celles-ci n’ont pas fait l’objet d’études approfondies et/ou ont été moins référencées dans des articles ultérieurs.

Comme expliqué dans la partie 1.3. *Introduction à la WUE*, deux définitions sont souvent retrouvées dans la littérature : l’iWUE (échelle foliaire) et l’eWUE (échelle écosystémique). Vu que ce travail porte sur deux écosystèmes, le développement des diverses WUE de la littérature s’appuiera tout d’abord sur l’eWUE.

La plupart des études s’appuient sur le rapport entre la GPP (pour *gross primary production*) et l’évapotranspiration réelle (ET_R) (e.g. TANG et al., 2014; XUE et al., 2015; LIU et al., 2020) pour calculer l’eWUE [g C kg⁻¹ H₂O] (1) :

$$eWUE = \frac{GPP}{ET_R} \quad (1)$$

La GPP est la quantité totale de composés carbonés produits par photosynthèse sur

une période donnée (e.g. XUE et al., 2015 ; KNAUER et al., 2018). Elle est égale à la différence entre la NEE (pour *net ecosystem exchange*) et la R_{eco} (respiration écosystémique, hétérotrophe et autotrophe). Avec la R_{eco} , elle permet d'interpréter les échanges de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère via ses relations avec des facteurs (a)biotiques. Elle n'est pas directement mesurable par eddy covariance, aussi des modèles existent afin de la déterminer à partir de la NEE et d'autres variables abiotiques (température de l'air, rayonnement, VPD, . . .), comme les méthodes de *NEE partitioning* de REICHSTEIN et al., 2005 ou de LASSLOP et al., 2010 ; dans le point 2.3. *Données de flux*, le paragraphe 2.3.1. *Traitement des données* reviendra sur ces méthodes.

L' ET_R est définie comme la quantité totale de flux de vapeur d'eau entre l'écosystème et l'atmosphère, reprenant la transpiration végétale, l'évaporation du sol et l'évaporation de la fraction interceptée (e.g. KUGLITSCH et al., 2008 ; BEJAGAM et al., 2023) et s'exprime en $[kg\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}]$. En eddy covariance, elle est calculable à partir du flux de chaleur latente (LE) (2) :

$$ET = \frac{LE}{\lambda_T} \quad (2)$$

où :

$$\lambda_T = 2,501 - 0,002361 \cdot T_{air}$$

Où LE s'exprime en $[W\ m^{-2}]$ et T_{air} en $[^{\circ}C]$.

Idéalement, pour plus de précision, l'eWUE devrait être calculée à partir du rapport entre la NPP (pour *net primary production*, définie comme le gain net de carbone par la végétation, c'est-à-dire la différence entre la GPP et la respiration autotrophe (CHAPIN et EVINER, 2014) et la transpiration végétale, car étudier la WUE revient à étudier les dynamiques carbone-eau de la partie photosynthétiquement active de l'écosystème. Le choix de la GPP est motivé par la nécessité de connaître des facteurs plus précis (DAN et al., 2007) ou de développer des modèles (TIAN et al., 2011) pour trouver la NPP. Concernant le dénominateur du ratio, plusieurs raisons vont pousser à s'appuyer sur l'évapotranspiration réelle de l'écosystème plutôt que sur la transpiration végétale (ZHOU et al., 2016) :

- La mesure directe de la transpiration est difficile ;
- Le *partitioning* de l'ET en ses différentes composantes (évaporation du sol, évaporation de la partie interceptée, transpiration) est complexe (BALDOCCHI, 2003) et ne peut s'appliquer en cas de faible évaporation des sols ;
- L'ET est dominée par la transpiration dans la plupart des écosystèmes, dans des gammes variées selon les biomes et la végétation, donc le *partitioning* de l'ET n'y est pas nécessaire (SULMAN et al., 2016).

Cependant, une méthode commune pour restreindre l'ET à la transpiration sans *partitioning* est l'exclusion des 24 ou 48 heures suivant un épisode pluvieux, afin de minimiser le plus possible la part d'évaporation du sol et de la fraction d'eau interceptée par la végétation (e.g. KUGLITSCH et al., 2008 ; KNAUER et al., 2018).

Par conséquent, le choix du rapport $\frac{GPP}{ET_R}$ est commun dans la littérature scientifique

basée sur des mesures de flux. Il permet de simplifier le traitement des données en amont en évitant d'accumuler des incertitudes dans les estimations et/ou de pouvoir exploiter le peu de mesures disponibles sur un site (notamment dans la comparaison de plusieurs sites qui n'ont pas les mêmes données disponibles). Des études se contentent même du rapport $\frac{NEE}{ET}$ (e.g. AGO et al., 2014; MONTALDO et OREN, 2016; TESTI et al., 2022).

Plusieurs études ont montré des observations contrastées de l'eWUE en réponse à des changements environnementaux. Si une tendance à l'augmentation de la WUE a parfois été rapportée à l'échelle foliaire, d'autres travaux montrent que cette réponse varie selon les échelles spatiales et les contextes climatiques (LAVERGNE et al., 2019; Q. ZHANG et al., 2019).

À l'échelle écosystémique, certaines régions enregistrent une baisse de la WUE (TANG et al., 2014), tandis que d'autres en calculent plutôt une hausse (XUE et al., 2015; LIU et al., 2020). Une explication à ces variations est que la hausse des concentrations de CO₂ n'est pas le seul facteur affectant la WUE, car l'assimilation de carbone et l'ET sont aussi soumises aux variations d'humidité dans le sol et l'atmosphère (Q. ZHANG et al., 2019.) Ainsi, l'influence de la VPD est de plus en plus étudiée car elle affecte la GPP et l'ET via la relation transpiration-photosynthèse représentée par la conductance stomatique (BEER et al., 2009; MEDLYN et al., 2011; KNAUER et al., 2018; Q. ZHANG et al., 2019).

Partant de ce constat, BEER et al., 2009 extrapolent la formule de l'iWUE foliaire ($\frac{A_n}{g_s}$) à la canopée en appliquant un proxy écosystémique (majoritairement à partir de données en milieux tempérés) qu'ils nomment **inherent WUE** (IWUE) (3) :

$$IWUE = \frac{GPP}{G_s} \quad (3)$$

La conductance de surface G_s [mol H₂O m⁻² s⁻¹] peut être obtenue via l'inversion de l'équation de Penman-Monteith (1965) en supposant que la transpiration domine l'ET, mais BEER et al., 2009 approximent³ le gradient de pression de vapeur ($e_i - e_a$) par la VPD [hPa] (4) :

$$E = \frac{1,6 \cdot G_s \cdot (e_i - e_a)}{p_a} \quad (4)$$

$$G_s = \frac{E \cdot p_a}{1,6 \cdot VPD}$$

Où E est la transpiration et p_a est la pression atmosphérique [hPa].

L'expression de G_s en (4) est introduite dans (3) pour obtenir une nouvelle expression d'IWUE (5-6), en remplaçant E par ET :

$$IWUE = \frac{GPP}{\frac{E \cdot p_a}{1,6 \cdot VPD}} = \frac{GPP \cdot 1,6 \cdot VPD}{E \cdot p_a} \quad (5)$$

3. Conditions : 1) $T_{air} = T_{feuilles}$ (pour approximer $e_i - e_a$ par VPD), 2) la résistance aérodynamique de la couche limite est négligée, 3) A_n et T sont approximées par GPP et ET.

$$IWUE = \frac{GPP \cdot VPD}{ET^{\frac{1,6}{p_a}}} \quad (6)$$

Le facteur $\frac{1,6}{p_a}$ varie peu dans le temps ; le considérer comme une constante permet donc de simplifier l'IWUE [g C hPa kg⁻¹ H₂O] (7) :

$$IWUE = \frac{GPP \cdot VPD}{ET} \quad (7)$$

Cette proposition de définition de WUE permet de mettre en évidence une relation entre les flux de carbone et d'eau via une simplification de la conductance surfacique G_s par le rapport $\frac{ET}{VPD}$ (BEER et al., 2009; Q. ZHANG et al., 2019; M. ZHANG et al., 2025). En effet, des études avaient remarqué une dépendance de la WUE à la VPD, aux échelles écosystémique et foliaire (HUANG et al., 2015); grâce à l'IWUE, BEER et al., 2009 soulignent une relation plus forte entre le produit $GPP \cdot VPD$ et ET qu'entre GPP seul et ET, car elle intègre (partiellement) les effets de la VPD sur la conductance. De plus, cette approche permet aussi de mieux repérer les réponses des écosystèmes aux changements environnementaux comme l'augmentation de la concentration de CO₂ (ZHOU et al., 2014; HUANG et al., 2015), puisque le ratio $\frac{ET}{VPD}$ est relié au gradient de CO₂.

Cependant, le papier de BEER et al., 2009 présente des limites : 1) les variations diurnes de GPP, d'ET et de VPD sont négligées et 2) le rapport $\frac{c_a}{c_i}$ est considéré constant, alors que ne pas prendre en compte ces facteurs peut mener à une non-linéarité entre $GPP \cdot VPD$ et ET (ZHOU et al., 2014).

ZHOU et al., 2014 définissent donc l'**underlying WUE** (uWUE)⁴ [g C $\sqrt{hPa}$ kg⁻¹ H₂O] en s'appuyant sur l'IWUE, mais en proposant une pondération écosystémique de VPD (8) :

$$uWUE = \frac{GPP \cdot VPD^k}{ET} \quad (8)$$

Où $k = 0,5$.

Grâce au facteur k , cette définition améliore la linéarité entre le produit $GPP \cdot VPD$ et l'ET, par rapport à l'IWUE de BEER et al., 2009, car l'hystérèse diurne est diminuée entre GPP et VPD et entre ET et VPD, ce qui permet de mieux interpréter les réactions d'un écosystème face à différents paramètres au cours de la journée mais aussi de comparer des écosystèmes.

Le facteur k a été fixé à 0,5 à partir des optima k^* donnant les coefficients de corrélation (R^2) maximaux entre le produit $GPP \cdot VPD^k$ et l'ET de sept types d'écosystèmes nord-américains. En effet, pour chaque site, un optimum du facteur k (nommé k^*) varie en fonction de l'écosystème observé ($k^* \in [0,403; 0,577]$), et est défini sur base du plus haut coefficient de corrélation atteint par type d'écosystème.

4. Conditions : 1) $T_{air} = T_{canopée}$ (pour approximer $e_i - e_a$ par VPD), 2) ET_{sol} faible, et $transpiration_{canopée} > ET_{sol}$, 3) le modèle de gaz idéal est approximativement satisfait et la pression de vapeur partielle est proportionnelle à la fraction molaire de gaz.

Pour mieux intégrer les variables influençant la conductance stomatique (VPD, résistance aérodynamique, concentration de CO₂ atmosphérique, ...), MEDLYN et al., 2011 se sont penchés sur deux théories d'estimation de la conductance stomatique g_s : l'une empirique (couramment utilisée dans les modèles de végétation), l'autre "optimale" (basée sur la théorie d'optimisation stomatique selon laquelle les stomates ajustent leur ouverture de manière à minimiser la perte d'eau tout en maximisant le gain de carbone). Pour reprendre les termes de l'article, l'objectif est de "réconcilier" ces deux approches d'estimation de g_s en développant l'***unified stomatal model*** (9) à partir de mesures foliaires (de 4 espèces tempérées, 1 méditerranéenne, et 3 australiennes) :

$$g_s = g_0 + 1,6 \left(1 + \frac{g_1}{\sqrt{D_s}} \frac{A_n}{C_s} \right) \quad (9)$$

Où g_1 est la sensibilité à l'ouverture stomatique, g_0 est la conductance stomatique minimale (ordonnée à l'origine de la relation), D_s est la VPD à la surface de la feuille [kPa] et C_s est la concentration en CO₂ à la surface de la feuille [ppm].

De cette manière, le paramètre g_1 , longtemps considéré comme une constante empirique, peut désormais être interprété biologiquement : MEDLYN et al., 2011 montrent qu'il 1) est inversement proportionnel à la WUE, représentée par le coût marginal hydrique du gain de carbone λ (rapport entre la transpiration et l'assimilation de carbone), et 2) varie en fonction de l'espèce, reflétant des stratégies hydriques spécifiques d'utilisation de l'eau.

La WUE classique (gain de carbone sur perte d'eau) est fortement influencée par les facteurs (a)biotiques, la rendant souvent difficilement comparable entre biomes. Mais, comme vu précédemment, de nouvelles définitions de la WUE écosystémique ont émergé pour y intégrer la VPD et ainsi améliorer la modélisation des interactions carbone-eau et la comparaison entre écosystèmes et saisons. Partant de ce constat et de l'*unified stomatal model* (avec g_0 fixé à 0), KNAUER et al., 2018 ont développé une définition théorique de l'iWUE écosystémique à partir de données d'eddy covariance pour mieux représenter et comparer la WUE entre écosystèmes. Pour ce faire, la conductance de surface G_s [mol H₂O m⁻² s⁻¹] a été estimée en inversant la formule de Penman-Monteith (10) :

$$G_s = \frac{LE \cdot G_a \cdot \gamma}{s \cdot (R_{net} - G - S) + \rho \cdot c_p \cdot G_a \cdot VPD - LE \cdot (s + \gamma)} \quad (10)$$

avec :

$$R_{net} = (S_{win} - S_{wout}) + (L_{win} - L_{wout})$$

$$s = \frac{e_{sat}(T_{can}) \cdot (17,27 \cdot 243,12)}{(T_{can} + 243,12)^2}$$

$$G_a = \left(\frac{u}{u_*^2} + 6,2 \cdot u_*^{2/3} \right)^{-1}$$

Où R_{net} est le rayonnement net [W m⁻²], s est la pente de la courbe de pression de

l'eau à saturation [kPa] et G_a est la conductance aérodynamique pour la vapeur d'eau [m s^{-1}].

À partir de G_s , G_1 a été calculée en inversant l'*unified stomatal model* (11) :

$$G_1 = \left(\frac{G_s}{1,6} \cdot \frac{C_a}{GPP} - 1 \right) \cdot \sqrt{VPD} \quad (11)$$

En réarrangeant l'*unified stomatal model* (8) pour y injecter l' $iWUE_{eco}$ ⁵ (basée sur la formule de l' $iWUE$ foliaire, reprenant GPP et G_s pour l'appliquer à l'écosystème) (12), l' $iWUE_{th}$ (basée sur la théorie d'optimisation stomatique, et donc sur l'*unified stomatal model*) peut alors se calculer (13) :

$$iWUE_{eco} = \frac{GPP}{G_s} \quad (12)$$

$$iWUE_{th} = \frac{C_a}{1 + \frac{G_1}{\sqrt{VPD}}} \quad (13)$$

Toutes deux sont exprimées en [$\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$].

Elles ont l'avantage d'inclure plusieurs variables abiotiques (VPD, température, vitesse du vent, rayonnement, ...) et permettent donc de comparer des écosystèmes soumis à des climats différents. Cependant, elles reposent sur des hypothèses qui peuvent présenter des risques d'incertitudes en cas de non-respect si :

— Le bilan énergétique n'est pas fermé⁶ (14) (Annexe B) ;

$$R_n - G - S \neq H + LE \quad (14)$$

- La résistance aérodynamique (de laquelle découle G_a) peut être mal estimée en fonction du modèle utilisé ;
- Le flux de chaleur du sol (G) est incertain ;
- Le stockage d'énergie (S) est fixé à 0.

Certaines définitions de la WUE mentionnées ci-dessus intègrent la VPD et d'autres variables météorologiques, mais pas la teneur en eau des sols (SWC, pour *soil water content* [$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$]). Pour explorer les impacts de cette variable, certains travaux ont développé des métriques inspirées de l'eWUE (HE et al., 2017), ont observé l'influence des sécheresses édaphiques sur la WUE (JI et al., 2021) ou ont mis en évidence des relations entre la WUE et la SWC (e.g. BEJAGAM et al., 2023 ; L. WANG et al., 2024). Cependant, l'utilisation seule de la SWC n'est pas pertinente, car elle ne prend pas en compte la texture des sols, qui influence pourtant la rétention et la disponibilité en eau pour les plantes. Pour y remédier, le potentiel hydrique apporte des informations sur la capacité d'absorp-

5. L' $iWUE_{eco}$ est, en réalité, la première IWUE de BEER et al., 2009 dans la formule (3)

6. Inverser Penman-Monteith pour trouver G_s suppose que le bilan est fermé, une non-fermeture implique donc des incertitudes dans G_s et *a fortiori* dans $iWUE_{eco}$ et $iWUE_{th}$.

tion par les plantes lorsqu'elles sont mises en parallèle avec la SWC (TOLK, 2003).

Une autre variable qui n'est pas prise en compte dans les définitions mentionnées est la dynamique de la végétation, pouvant être représentée à travers des indices foliaires ou les stades phénologiques (feuillaison, floraison, fructification) que les plantes traversent. Les indices foliaires donnent des informations sur l'état de la végétation en mesurant la densité de la végétation par pixel de résolution variable [m]. Les principaux sont :

- Le NDVI (*normalized difference vegetation index*), qui mesure la densité végétale verte (PANIGRAHI et al., 2021) ;
- L'EVI (*enhanced vegetation index*), qui l'affine en tenant compte de l'effet du sol et de la saturation en zones de forte densité végétale (PANIGRAHI et al., 2021) ;
- Le LAI (*leaf area index*) quantifie la surface foliaire par unité de surface au sol (FANG et al., 2019).

Tous s'expriment en [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$].

Des scientifiques ont trouvé des relations de l'eWUE avec le NDVI et le LAI (e.g. BEJAGAM et al., 2023 ; CUI et al., 2024), de même qu'avec les stades phénologiques (JIN et al., 2017 ; GUO et al., 2020 ; Y. ZHANG et al., 2022), qui sont souvent liées à une hausse de la GPP.

Pour résumer les métriques exposées, le Tableau 1 reprend les avantages et inconvénients de chaque définition de WUE appliquée à l'écosystème (eWUE, IWUE, uWUE, iWUE_{eco} et iWUE_{th}).

TABLE 1 – Avantages et inconvénients de chaque définition de WUE écosystémique

Indice	Avantages	Inconvénients
eWUE	- Simple à calculer, peu de données nécessaires - Large bibliographie dans divers écosystèmes	- Ne tient pas compte de variables abiotiques intervenant dans la physiologie végétale - Comparaison difficile entre écosystèmes
IWUE	- Simple à calculer, peu de données nécessaires - Intègre la VPD comme proxy de conductance	- Ne tient pas compte d'autres variables abiotiques - Comparaison difficile entre écosystèmes
uWUE	- Simple à calculer, peu de données nécessaires - Intègre la VPD et la pondère selon l'écosystème - Si $k \neq 0,5 \rightarrow$ comparaison moins difficile	- Ne tient pas compte d'autres variables abiotiques - Si $k = 0,5 \rightarrow$ comparaison difficile entre écosystèmes
iWUE_{eco}	- S'appuie sur plusieurs variables abiotiques - Intègre des processus via l'équation de Penman-Monteith - Comparaison possible entre écosystèmes	- Nécessite beaucoup de données de flux d'énergie - Incertitudes sur la fermeture énergétique - Approximation de la conductance $\rightarrow$ difficile à appliquer en couvert hétérogène
iWUE_{th}	- S'appuie sur plusieurs variables abiotiques - Basée sur la théorie d'optimisation stomatique - Comparaison possible entre écosystèmes	- Nécessite beaucoup de données de flux d'énergie - Incertitudes sur la fermeture énergétique - Approximation de la conductance $\rightarrow$ difficile à appliquer en couvert hétérogène

Au-delà des qualités et limites de chaque approche, plusieurs arguments justifient le choix d'observation de chaque définition dans le cadre de ce travail :

1. L'eWUE : des études ont déjà été menées dans des climats similaires à ceux des deux sites présentés (tropicaux secs) et cette définition reste encore souvent étudiée en raison de sa simplicité de calcul ;
2. L'uWUE : sa facilité de calcul et la pondération de la VPD en fonction de l'écosystème font de cette définition une approche accessible et pertinente ;
3. L'iWUE_{eco} : l'intégration de variables abiotiques pour estimer la conductance de surface permet une meilleure comparaison des écosystèmes ;

4. $L'iwUE_{th}$: l'intégration de la théorie d'optimisation stomatique permet de prédire les comportements des stomates face aux variables climatiques et de les comparer aux comportements réels mis en évidence par $L'iwUE_{eco}$.

L'iwUE de BEER et al., 2009 a été écartée car l'uWUE en est une version améliorée via le facteur de pondération k .

2.3 Les données de flux

Afin d'étudier la variabilité et les paramètres de la WUE sur les deux sites susmentionnés, des données ont été mesurées par eddy covariance via une tour à flux localisée sur chaque site. Les caractéristiques⁷ des instruments de mesures sont visibles dans les Tableaux 2 (Bellefoungou) et 3 (Nalohou) suivants.

Les données de NDVI et d'EVI (résolution spatiale : 250 m) ont été développées par Renaud KOUKOU. Elles proviennent de la base de données du capteur Terra-MODIS. Les indices ont été extraits du produit MOD13Q1 v6 sur une zone de 400 m de rayon autour des stations de Nalohou et Bellefoungou. Les pixels présentant des contaminations (nuages, ombres) ont été éliminés. Le traitement inclut une interpolation linéaire temporelle, avec une fenêtre de 240 jours, sur les images avant et après chaque date-cible, créant ainsi une série temporelle régulière de 7 jours sans lacunes. D'autre part, du lissage a été effectué via 1) un lissage par médiane mobile sur une fenêtre glissante de 32 jours qui combine les images voisines pour réduire le bruit temporel et 2) un lissage polynomial Savitzky-Golay d'ordre 3 qui ajuste des polynômes pour lisser les courbes.

Des données de LAI étendues de 2008 à 2014 ont été développées en combinant les produits-satellites de CYCLOPE, MODIS et SEVERI puis en les confirmant par des mesures *in situ* dérivées de photographies hémisphériques.

7. Plus de détails sur les caractéristiques des instruments sont disponibles dans la thèse de MAMADOU, 2014

TABLE 2 – Caractéristiques des capteurs utilisés pour les mesures atmosphériques, de flux et du sol à Bellefoungou

Variable	Modèle du capteur	Hauteur de mesure	Intervalle de stockage	Type d'intégration
Mesures atmosphériques				
Température de l'air [°C]	Vaisala WXT510, HMP45C	5,5 m ; 15 m ; 18 m	15 min	Moyenne
Pression atmosphérique [hPa]	Vaisala WXT510	5,5 m	15 min	Moyenne
Vitesse du vent [m s^{-1}]	Vaisala WXT510, Young 05103	5,5 m ; 15 m ; 18 m	15 min	Moyenne
Direction du vent [°]	Vaisala WXT510	5,5 m	15 min	Moyenne
Swin [W m^{-2}]	Skye SKS1110 ($0,305 < \lambda < 2,8 \mu\text{m}$)	5,5 m	15 min	Moyenne
Swout [W m^{-2}]	Kipp & Zonen CNR1 ($5 < \lambda < 50 \mu\text{m}$)	5,5 m	15 min	Moyenne
Lwin [W m^{-2}]				
Lwout [W m^{-2}]				
Pluie [mm]	Précis mécanique ABS3030	1 m	5 min	Total
Mesures de flux				
Vitesse du vent horizontale et latérale [m s^{-1}]	Campbell Sci. CSAT3	18 m	1/20 s	Échantillonnage
Vitesse du vent verticale [m s^{-1}]	Campbell Sci. CSAT3	18 m	1/20 s	Échantillonnage
Concentration en CO_2 atmosphérique [ppm]	Licor LI-7500	18 m	1/20 s	Échantillonnage
Mesures dans le sol				
Température du sol [°C]	Campbell Sci. 105T	−0,1 m ; −0,4 m	15 min	Moyenne
Humidité du sol [$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$]	Campbell Sci. CS616	−0,1 m à −0,3 m	30 min	Moyenne

TABLE 3 – Caractéristiques des capteurs utilisés pour les mesures atmosphériques, de flux et du sol à Nalohou

Variable	Capteur	Hauteur de mesure	Intervalle de stockage	Type d'intégration
Mesures atmosphériques				
Température de l'air [°C]	Vaisala WXT510	2 m	15 min	Moyenne
Pression atmosphérique [hPa]	Vaisala WXT510	2 m	15 min	Moyenne
Vitesse du vent [m s^{-1}]	Vaisala WXT510	2 m	15 min	Moyenne
Direction du vent [°]	Vaisala WXT510	2 m	15 min	Moyenne
Swin [W m^{-2}]	Kipp & Zonen CNR1 (0,305 < λ < 2,8 μm)	2 m	15 min	Moyenne
Swout [W m^{-2}]	Kipp & Zonen CNR1	2 m	15 min	Moyenne
Lwin [W m^{-2}]	Kipp & Zonen CNR1 (5 < λ < 50 μm)	2 m	15 min	Moyenne
Lwout [W m^{-2}]	Kipp & Zonen CNR1	2 m	15 min	Moyenne
Pluie [mm]	Précis mécanique ABS3030	1 m	5 min	Total
Mesures de flux				
Vitesse du vent horizontale et latérale [m s^{-1}]	Campbell Sci. CSAT3	4,5 m	1/20 s	Échantillonnage
Vitesse du vent dans la direction verticale [m s^{-1}]	Campbell Sci. CSAT3	4,5 m	1/20 s	Échantillonnage CO ₂ >
[ppm]	Licor LI-7500	4,5 m	1/20 s	Échantillonnage
Mesures dans le sol				
Température du sol [°C]	Campbell Sci. 105T	−0,1 m et −0,4 m	15 min	Moyenne
Humidité du sol [$\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$]	Campbell Sci. CS616	−0,1 m à −0,3 m	1h	Moyenne

2.3.1 Traitement des données de flux

— La GPP

Les données de flux ont été traitées par Dr. Ossénatou MAMADOU (Institut de Mathématiques et de Sciences Physiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin) et son collègue Renaud KOUKOU (Institut de Mathématiques et de Sciences Physiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin).

Afin d'obtenir la GPP à partir du *partitioning* de la NEE, le jeu de données a été introduit par Renaud KOUKOU dans l'application REddyProc (WUTZLER et al., 2018) pour effectuer le *post-processing* (filtrage u^* , *gap filling*, *partitioning*). La GPP peut être obtenue à partir de deux méthodes de *partitioning* : celle de REICHSTEIN et al., 2005 qui se base sur la température nocturne (*nighttime partitioning*), et celle de LASSLOP et al., 2010 qui s'appuie sur la température diurne et la PPFD (pour *photosynthetic photons flux density*) (*daytime partitioning*). Cette dernière méthode est privilégiée dans les écosystèmes tropicaux sujets à de faibles variations de températures (WUTZLER et al., 2018), et a donc été choisie pour ce travail.

Pour estimer la R_{eco} diurne, une fonction exponentielle est ajustée sur les données de NEE nocturne (15) :

$$R_{eco} = R_{ref} \cdot \exp\left(E_0 \cdot \frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_{air} - T_0}\right) \quad (15)$$

Où R_{ref} est la respiration à la température de référence T_{ref} [°C] (généralement égale à 15°C), E_0 est le paramètre d'activation (sensibilité thermique), T_0 [°C] est la température de base (généralement fixée à -46,02°C) et T_{air} est la température de l'air [°C].

Ensuite, un modèle de type lumière-réponse est ajusté sur les données diurnes (16) :

$$NEE = -\frac{\alpha \cdot A_{max} \cdot PPFD}{\alpha \cdot PPFD + A_{max}} + R_{eco} \quad (16)$$

Où PPFD est la densité de flux de photons photosynthétiquement actifs [ppm], α est l'efficacité quantique apparente, A_{max} est l'assimilation maximale de CO₂ à forte lumière.

— L'évapotranspiration

Pour prendre en compte la transpiration végétale au maximum (sans l'évaporation du sol) et éviter les valeurs d'ET nulles, les données nocturnes ont été filtrées, ne gardant que les données comprises entre 9h et 16h. Les 24 heures (48 demi-heures) suivant une pluie ont été filtrées pour favoriser les moments de transpiration végétale, écartant ainsi les moments de plus forte évaporation des sols pour se concentrer sur la transpiration et donc sur la physiologie seule des écosystèmes. Les données de flux de chaleur latente trop faibles ($LE < 50 \text{ W m}^{-2}$) ont été supprimées.

Suite à toutes ces étapes de filtrage, les données ont été moyennées par jour et par décade.

2.3.2 Données météorologiques

— Définition des saisons

Comme vu précédemment, les sites sont soumis à une alternance de saison des pluies et de saison sèche, entrecoupées par deux périodes de transition. Cette catégorisation des saisons a été fixée en combinant l'humidité absolue de l'air q_a à l'échelle journalière et la direction du vent (qui illustre les changements à plus grande échelle – variable synoptique). Ainsi, la saison sèche est obtenue dès que $q_a < 6 \text{ g m}^{-3}$ (correspondant aux directions du vent du Nord-Est) et la saison humide lorsque $q_a > 6 \text{ g m}^{-3}$ (correspondant aux vents du Sud-Ouest) (MAMADOU, 2014).

Le Tableau 4 liste leurs dates de début et de fin, leurs durées par année et leurs durées moyennes sur la période 2008-2016. La saison des pluies recouvre la majeure partie de l'année, avec une moyenne de 205 jours, et la saison sèche s'étale en moyenne sur un peu plus d'un mois. L'Annexe C présente l'évolution de la durée annuelle de chaque saison.

TABLE 4 – Dates de début et de fin des saisons des pluies et des saisons sèches avec leur durée associée.

Saison des pluies			Saison sèche		
Début	Fin	Durée [jours]	Début	Fin	Durée [jours]
21-04-2008	22-10-2008	184	20-12-2007	21-02-2008	63
06-04-2009	08-11-2009	216	27-12-2008	23-01-2009	27
11-04-2010	10-11-2010	213	27-12-2009	02-02-2010	37
21-04-2011	28-10-2011	190	29-12-2010	20-01-2011	22
07-04-2012	09-11-2012	216	24-12-2011	18-01-2012	25
13-03-2013	24-10-2013	225	22-12-2012	11-02-2013	51
10-04-2014	19-10-2014	192	05-12-2013	20-01-2014	46
30-04-2015	31-10-2015	184	19-12-2014	30-01-2015	42
11-03-2016	23-10-2016	226	09-12-2015	14-02-2016	67
—	—	—	20-12-2016	22-02-2017	64
	Moyenne	205		Moyenne	44

Les données n'étant disponibles qu'à partir du 26-06-2008, la saison des pluies 2008 est amputée d'un mois de données. De même, les mesures s'arrêtent au 31-12-2016, donc seuls 10 jours de la saison sèche 2016-2017 sont observables.

Il est également important de noter que des mesures n'ont pas été enregistrées pendant certaines périodes (comme expliqué dans la partie 1.4. *La méthode d'eddy covariance*).

Par conséquent, l'évolution des variables montrées dans la partie 3. *Résultats* est parfois entrecoupée de périodes sans information, pour des durées allant de quelques semaines à quelques mois.

— Direction des vents

Les saisons des pluies et les saisons sèches montrent des variations de VPD, température de l'air et rayonnement, mais les différences se voient aussi dans la direction de leurs vents (AGO et al., 2016). Comme présenté dans la Figure 8 ci-dessous, la saison des pluies montre des vents provenant du Sud-Ouest (entre 180 et 270°), issus de l'Océan Atlantique, alors que soufflent en saison sèche ceux venant de la direction Nord-Est (entre 0 et 90°, i.e. venant du Sahel). Ainsi, à chaque saison, les mesures d'eddy covariance s'appliquent sur différents *footprints*.

Pendant les périodes de transition, les deux régimes prépondérants de direction du vent s'observent, expliquant entre autres la forte instabilité des variables météorologiques observées (MAMADOU, 2014). On trouve des vents du NE dans la matinée et du SO dans la nuit, et vice-versa pendant les périodes d'humidification et d'assèchement de l'atmosphère.

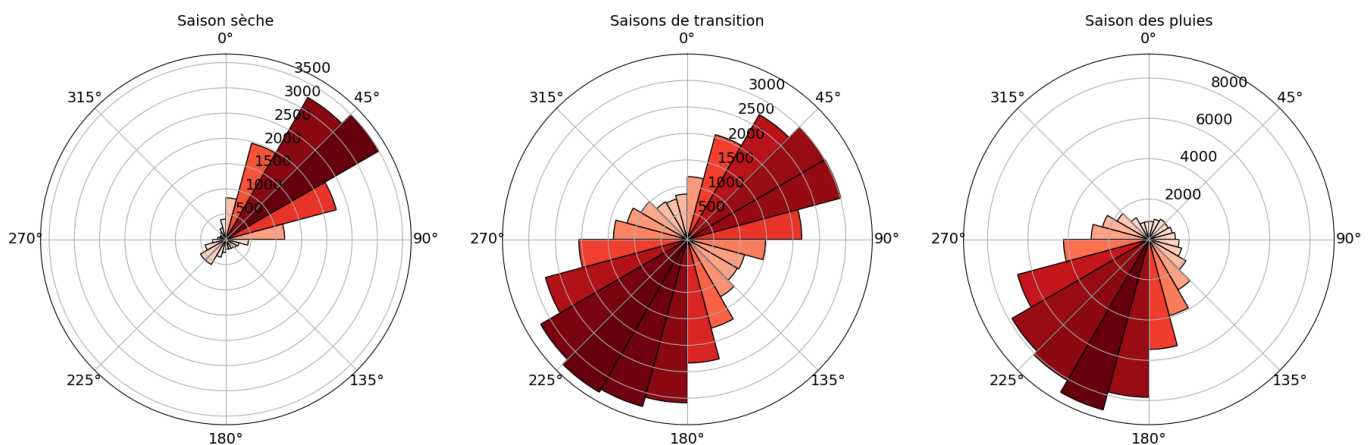


FIGURE 8 – **Direction des vents par saison à Nalohou**

Le Nord est fixé à 0°, le Sud à 180°

De 2008 à 2011, l'anémomètre de Bellefoungou était situé à 5 m de hauteur, alors que la canopée culmine à 15 m. Les données de vitesse du vent ont tout de même été utilisées pendant ces années.

2.3.3 Calcul de l'uWUE

Le facteur k dans la formulation de l'uWUE a été obtenu en suivant le procédé de ZHOU et al., 2014. Pour chaque site, à partir des données demi-horaires sans filtrage diurne et sans filtrage des 24 heures après précipitations, le coefficient de corrélation entre $GPP \cdot VPD^k$ et ET a été calculé pour chaque valeur de $k \in [0 ; 1]$ par pas de 0,001.

Le facteur pour lequel le coefficient est le plus élevé a été retenu pour calculer l'uWUE (Tableau 5).

TABLE 5 – Valeurs maximales de corrélation et facteurs k associés pour les deux sites.

Site	Coefficient de corrélation maximal	Facteur k correspondant
Bellefoungou	0,667	0,335
Nalohou	0,755	0,372

Les valeurs obtenues sont inférieures à celles de ZHOU et al., 2014, qui eux avaient calculé $k = 0,451$ pour des savanes boisées nord-américaines (corr. = 0,790). Dans ce travail, pour se rapprocher du facteur de l'article et d'autres études ayant fait appel à cette métrique, l'uWUE sera calculée à partir de $k = 0,5$.

2.3.4 Données lacunaires

Certaines mesures n'ont pas été enregistrées pendant certaines périodes, comme expliqué dans la partie 1.4. *La méthode d'eddy covariance*. Par conséquent, l'évolution des variables montrées dans la partie 3. *Résultats* est parfois entrecoupée de périodes sans information, pour des durées allant de quelques jours à quelques mois. Les Annexes D et E donnent le nombre de données demi-horaires par décade, par saison et par site de quelques variables.

Des lacunes sont surtout présentes au site de Bellefoungou. Pour y remédier, des données (Lwin et Lwout, peu variables inter-annuellement) de périodes moins lacunaires (2012-2016) de ce site ont été copiées-collées aux périodes pendant lesquelles aucun enregistrement de ces variables n'existe (2008-2011).

3 Résultats

3.1 Structure

Pour chaque site, avant de s'engager dans l'interprétation des résultats des WUE obtenus, la dynamique temporelle de quelques variables (température de l'air, déficit de pression de vapeur saturante (VPD), rayonnement incident de courte longueur d'onde (Swin), teneur en eau du sol (SWC) et précipitations) est illustrée en Figures 9 et 10. Les précipitations journalières sont ensuite cumulées (Figures 11 et 12) pour indiquer les hauteurs de pluie tombées chaque année sur chaque site, et ainsi déterminer quelles années peuvent être considérées comme humides ou sèches par rapport à la moyenne de 1190 mm an⁻¹ sur la période 1950-2002 (LE LAY et GALLE, 2005).

Sachant que la WUE représente les interactions entre les cycles du carbone et de l'eau (gain de carbone par perte d'eau), l'évolution de la *gross primary productivity* (GPP) (Figure 13) est d'abord illustrée pour indiquer les périodes de grande production végétale (GPP élevée), ce qui permettrait d'anticiper les dynamiques de l'eWUE et de l'uWUE, dont les expressions sont sensibles à la GPP. Cette analyse est mise en parallèle avec des indices végétaux, utilisés pour évaluer l'état et la dynamique de la végétation : le NDVI (*normalized difference vegetation index*) qui mesure la densité végétale verte, l'EVI (*enhanced vegetation index*) qui affine le NDVI (en tenant compte de l'effet du sol et de la saturation en zones de forte densité végétale), le LAI (*leaf area index*) qui quantifie la surface foliaire par unité de surface au sol. Les relations entre la GPP et ces indices sont visibles en Figures 14 et 15. Pour le cycle de l'eau des sites, les dynamiques de l'ET_R sont observées en Figure 16 en parallèle avec celles de la GPP.

L'évolution temporelle des WUE est ensuite étudiée, en commençant par l'eWUE et l'uWUE (Figures 17 et 18) car leurs expressions analytiques proches ne prennent en compte que deux (trois pour l'uWUE) facteurs de dynamiques de carbone (GPP) et d'eau (ET_R). Pour rappel, l'eWUE est le rapport en la GPP et l'ET_R, et l'uWUE est le produit de l'eWUE par $\sqrt{VPD}$. Pour approfondir le lien carbone-eau, une illustration de l'évolution de la conductance de surface G_s (Figure 19) rend compte des comportements stomatiques de chaque écosystème, car elle indique les mécanismes d'ouverture des stomates à l'échelle de la canopée. À partir de cette variable, vient la comparaison de l'iWUE_{eco}, qui est l'application de l'iWUE foliaire à l'écosystème via le rapport $\frac{GPP}{G_s}$, avec l'iWUE_{th}, basée sur les prévisions de la théorie d'optimisation stomatique, en Figure 20. La différence entre ces deux définitions est représentée en Figure 21.

Vu que la SWC n'est pas intégrée dans les expressions de WUE exposées ici, la relation entre elle et les WUE à deux profondeurs de sol s'observe en Figures 22 et 23, en mettant en évidence à quelles saisons appartiennent les points.

Finalement, des *boxplots* présentent l'évolution de toutes ces WUE (Figures 24 et 25) à travers les saisons (les mêmes citées dans le cas des relations WUE-SWC) et les années pour repérer d'éventuelles tendances temporelles sur la période 2008-2016.

3.2 Dynamiques temporelles des variables climatiques

La saisonnalité des conditions météorologiques est très marquée (Figures 9 et 10)⁸. Sur les deux écosystèmes, les dynamiques journalières de la température de l'air, de la VPD (sous-figures 2), du rayonnement incident de courte longueur d'onde (Swin) (sous-figures 1) et de la direction des vents (Annexe F) suivent une temporalité similaire : les maxima s'observent en début de saison des pluies, ou à peu près pendant la période de transition sec-humide, avant de décroître pour atteindre leurs valeurs minimales au cours de la saison des pluies.

La température de l'air à Bellefoungou peut atteindre jusqu'à 35°C au maximum, contre 31°C à Nalohou; les minima sont aussi différents, avec 22°C enregistrés sur la forêt claire, et 20°C sur la savane cultivée. Ces deux variables climatiques à Nalohou, en plus d'être plus faibles qu'à Bellefoungou, subissent aussi moins de variations inter-journalières.

Les saisons des pluies présentent, comme leur nom l'indique, de nombreux événements de précipitations (sous-figures 3), même si quelques jours de plus faibles pluies (inférieures à 10 mm)⁹ sont visibles en dehors des mois pluvieux, le plus souvent dans la saison de transition sec-humide. L'intensité des précipitations évolue à travers la saison : les plus intenses (supérieures à 50 mm) arrivent généralement en milieu/fin de saison, précédées et suivies par des pluies plus faibles. Cependant, les deux sites ne sont pas soumis aux mêmes régimes de pluie. Par exemple, en 2010, Nalohou a connu plusieurs événements pluvieux supérieurs à 60 mm, mais Bellefoungou n'a dépassé ce seuil qu'un jour sur toute la période mais, de manière générale, les précipitations à Nalohou sont moins fortes qu'à Bellefoungou. Ces différences de pluviométrie seront illustrées à travers les Figures 11 et 12.

Une réponse quasi immédiate (surtout pendant les périodes de transition) des écosystèmes face aux précipitations s'observe au niveau de la teneur en eau dans les sols (SWC), sur les sous-figures 4. On remarque que l'infiltration de l'eau est rapide, car elle arrive directement après une pluie, puis diminue rapidement lorsque celle-ci est terminée.

8. Toutes les Figures d'évolution temporelle des variables présentent des plages colorées indiquant les saisons des pluies (bleues), les saisons sèches (jaunes), les saisons intermédiaires (blanches) et l'intensité des précipitations journalières (rouges). Seules les données diurnes (9h-16h) sont retenues ; si toutes les données sont représentées, la légende de la Figure l'informerait.

9. Sauf en 2012 et 2015 à Bellefoungou, et en 2012 et 2009 à Nalohou, qui sont des années pendant lesquelles des jours de plus fortes précipitations ont été enregistrés.

Ces variations sont dues à l'évaporation de l'eau en surface (due aux températures du sol élevées, $26^{\circ}\text{C} < T_{\text{sol}} < 34^{\circ}\text{C}$ en moyenne journalière, voir Annexe G) et à l'absorption rapide par les racines. Pendant la période étudiée, on constate que la SWC à Nalohou est inférieure à celle de Bellefoungou, ce qui pourrait être lié à une distribution différente des événements pluvieux : les deux sites n'étant distants que d'environ 15 km, une différence d'environ 286 mm a tout de même été observée en 2012 dans les cumuls annuels de précipitations sur ces derniers (Figures 11 et 12).

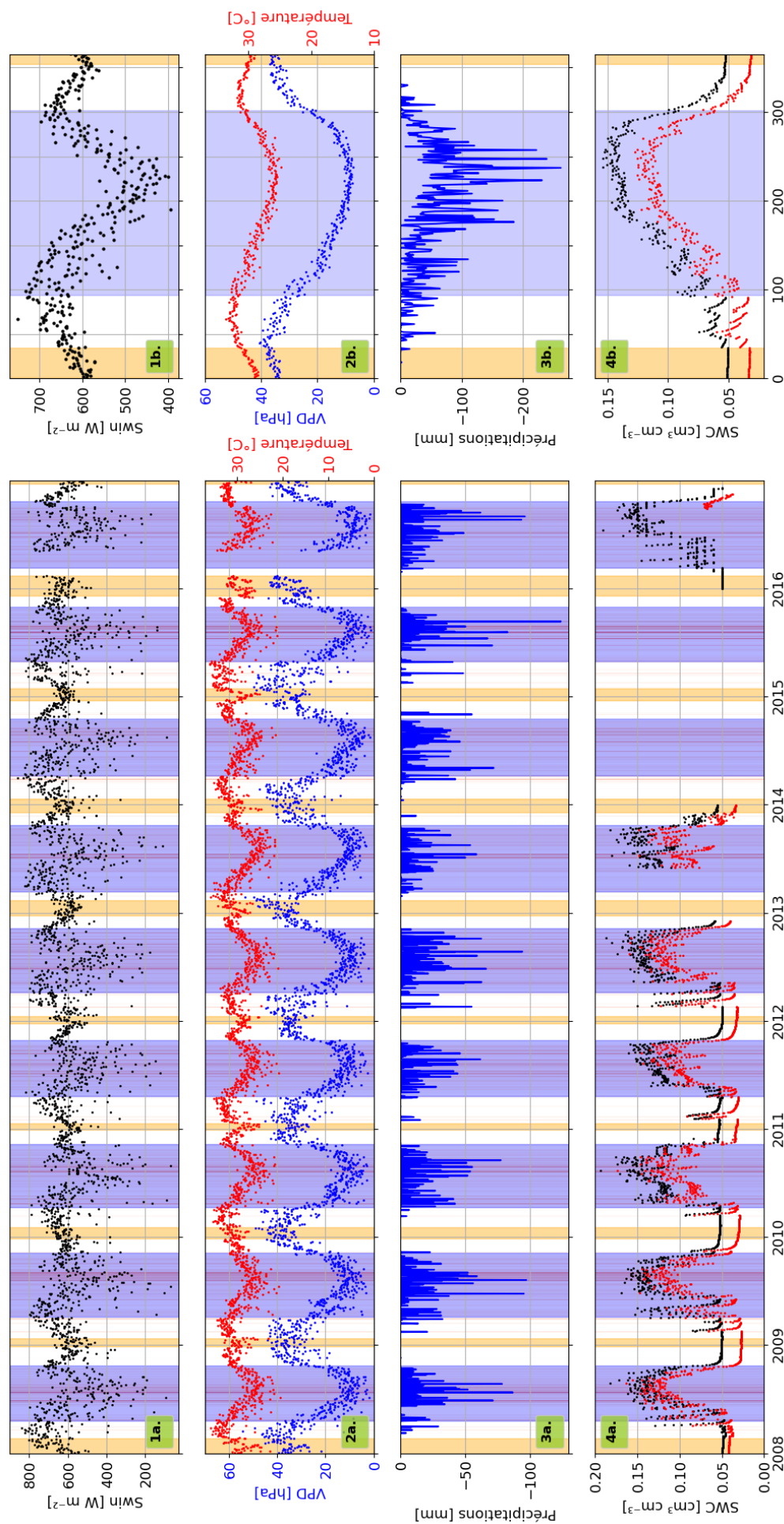


FIGURE 9 – Évolution journalière 1a. du rayonnement incident moyen de courte longueur d'onde (Swin), 2a. de la VPD (bleu) et de la température de l'air (rouge) moyennes, 3a. des précipitations cumulées et 4a. de la SWC moyenne (noir = 10 cm, rouge = 30 cm), avec leur moyenne journalière annuelle correspondante (1b. Swin, 2b. VPD et température, 3b. Précipitations, 4b. SWC) à Bellefoungou

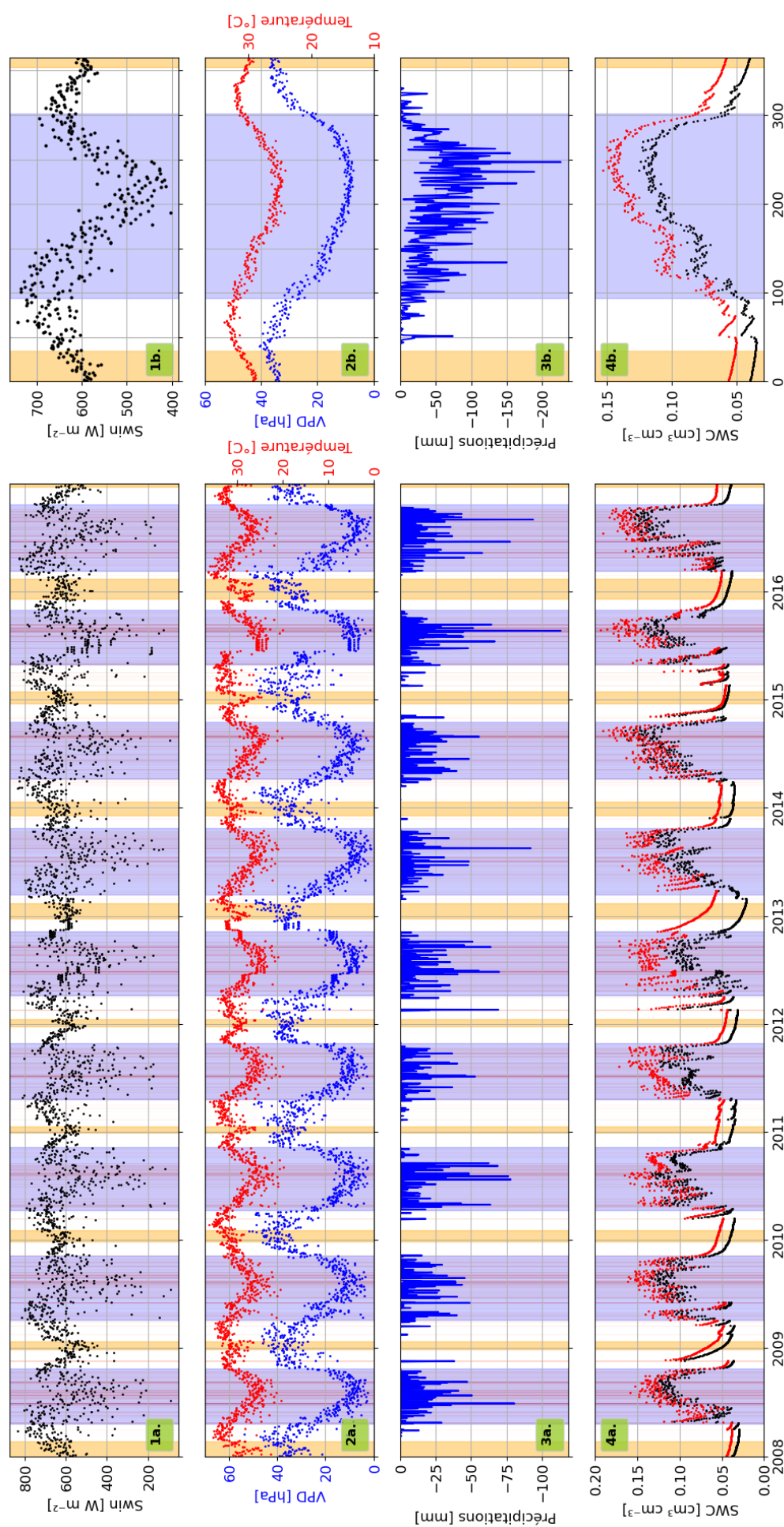


FIGURE 10 – Évolution journalière 1a. du rayonnement incident moyen de courte longueur d'onde (Swin), 2a. de la VPD (bleu) et de la température de l'air (rouge) moyennes, 3a. des précipitations cumulées et 4a. de la SWC moyenne (noir = 30 cm), avec leur moyenne journalière annuelle correspondante (1b. Swin, 2b. VPD et température, 3b. Précipitations, 4b. SWC) à Nalohou

Comme expliqué précédemment, les précipitations sont très variables d’une année à l’autre (certaines sont plus sèches/humides que d’autres). Ces différences inter-annuelles de précipitations se remarquent aisément via le cumul journalier annuel des pluies (Figures 11 et 12). En moyenne sur la période 2008-2016, les précipitations étaient de 1340 mm an⁻¹ à Bellefoungou et de 1226 mm an⁻¹ à Nalohou ; elles étaient de 1190 mm an⁻¹ pendant la période 1950-2010. Les variations inter-annuelles d’intensité de précipitations sont résumées dans le Tableau 6.

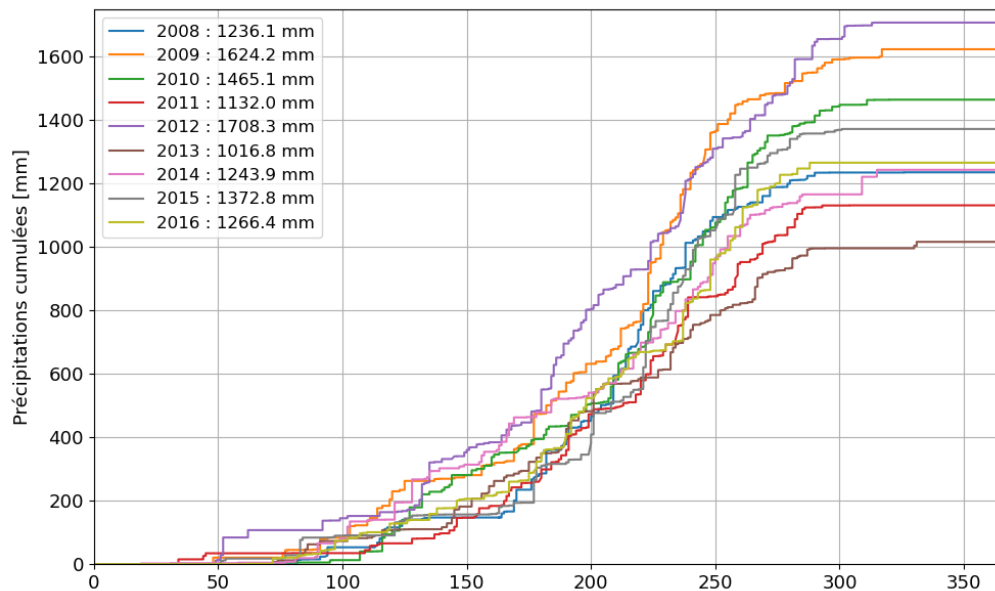


FIGURE 11 – Cumul des précipitations journalières par année à Bellefoungou

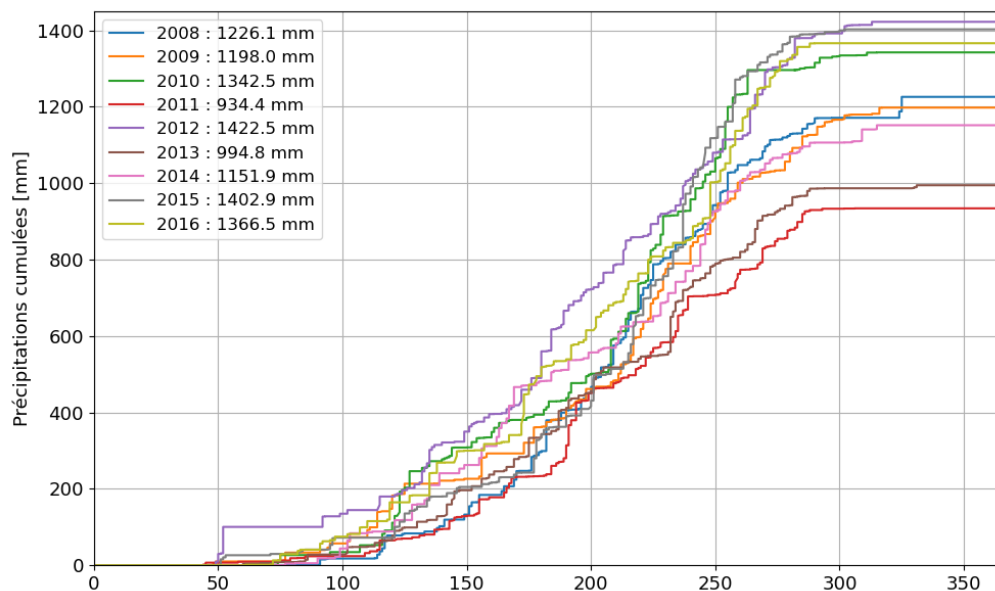


FIGURE 12 – Cumul des précipitations journalières par année à Nalohou

En moyenne, les premières pluies arrivent au 80^e jour de l’année (fin mars), mais leur intensité et leur continuité ne se confirment qu’au 125^e jour (fin avril). Dans les deux sites, les années humides (e.g. 2012, 2009 à Bellefoungou ; 2012, 2015 à Nalohou) voient leurs dernières précipitations terminer plus tard que les années sèches (e.g. 2011, 2013).

TABLE 6 – Années à pluviométrie sèche, humide et moyenne à Bellefoungou et Nalohou, comparées à la moyenne de 1190 mm an⁻¹

Pluviométrie	Bellefoungou	Nalohou
Sèche	2011 et 2013 (resp. 1132 et 1017 mm)	2013 et 2011 (resp. 995 mm et 934 mm)
Humide	2012 et 2009 (resp. 1708 et 1634 mm) 2010 et 2015 (resp. 1465 et 1373 mm)	2012 et 2015 (resp. 1423 et 1403 mm) 2016 et 2010 (resp. 1367 et 1343 mm)
Moyenne	2008, 2014 et 2016 (resp. 1236, 1244 et 1266 mm)	2014, 2008 et 2009 (resp. 1151, 1126 et 1198 mm)

3.3 Dynamiques temporelles de la productivité primaire brute

Ces pluviométries sont susceptibles d'impacter la production de biomasse des écosystèmes : une année à pluviométrie sèche pourrait voir sa GPP plus faible qu'une année plus humide, mais des conditions trop humides du sol affecteraient aussi la productivité des plantes.

La Figure 13¹⁰ montre que cette hypothèse ne se vérifie pas à Bellefoungou car ses valeurs de GPP maximales (saison des pluies) sont stables (environ 23-25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), peu importe l'intensité et le cumul annuel de la pluviométrie (pour les années avec des données disponibles). À Nalohou, les maxima dépassent 25 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mais n'ont pas de tendance à la stabilité comme à Bellefoungou : en 2012 et 2016 (années humides), les GPP maximales étaient les plus basses de toute la période (dépassant à peine 20-22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mais, en 2015 (autre année humide), le maximum était le plus élevé (presque 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Cette stabilité des maxima à Bellefoungou pourrait s'expliquer par une adaptation des essences aux régimes de pluies (et donc à des années excédentaires ou déficitaires en pluviométrie), comparé aux cultures de Nalohou qui seraient moins adaptées, provoquant cette instabilité des maxima.

Les maxima décennaires de GPP sont plus élevés à Nalohou, mais les minima (en saisons de transition humide-sec) sont les plus élevés à Bellefoungou. Ainsi, la productivité des cultures est supérieure à celle des essences forestières en saison des pluies, mais le sol laissé quasi à nu en saison sèche à Nalohou provoque une plus forte baisse de cette productivité (jusqu'à 2,5-3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que celle de Bellefoungou (jusqu'à 5-7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), qui compte sur des herbacées encore actives en cette saison pour maintenir une photosynthèse.

10. Les années sont colorées en fonction de leur pluviométrie, à partir des observations du Tableau 6 : année sèche (rouge), année humide (bleu), année moyenne (noir).

Il est aussi à noter que, pendant les mois secs, les minima ne sont pas stables et peuvent subir une augmentation jusqu'en milieu/fin de saison sèche avant de parfois chuter (en moins de 3 décades), puis de remonter de manière presque continue jusqu'aux maxima de saison des pluies.

Ce comportement s'observe surtout dans le site forestier (2011, 2014, 2015 ; resp. années à pluviométrie sèche, moyenne et humide), et dans une moindre mesure dans le site agricole (mêmes années et en 2008, année à pluviométrie moyenne). À Nalohou, ces chutes de GPP atteignent des valeurs similaires à avant l'augmentation ; à Bellefoungou, elles sont toujours plus élevées que les minima précédents.

En cette saison, les stades phénologiques (renouvellement foliaire, floraison) des principaux arbres de la canopée de Bellefoungou (*Isoberlinia doka* et *I. tomentosa*) contribuent à cette GPP plus élevée que le site agricole.

Des variations saisonnières inter-annuelles s'observent dans les deux écosystèmes. À Bellefoungou, si la GPP maximale décadaire est stable à travers les années, la minimale tend à augmenter en s'approchant des $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, surtout après 2012. Cette tendance des minima ne s'observe pas à Nalohou : la GPP est stabilisée autour des $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (sol presque à nu), mais cela indique aussi que le site subit de plus fortes variations inter-saisonnières de GPP, vu la forte croissance des cultures en saison des pluies (qui fait atteindre la GPP jusqu'à au moins $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

De toute évidence, les maxima de GPP décadaires sont temporellement décalés entre les deux sites : ils sont plutôt atteints dans le premier tiers de la saison des pluies à Bellefoungou et dans le dernier tiers à Nalohou. En d'autres termes, à Nalohou, la GPP chute plus vite après les épisodes les plus pluvieux (début du dernier tiers) qu'elle n'augmente en début de saison : 3 à 4 décades sont nécessaires à l'écosystème pour baisser sa GPP de moitié par rapport au maximum, contre une dizaine pour atteindre ce-dit maximum. Cependant, à Bellefoungou, les premières pluies provoquent une augmentation de la GPP plus rapide (3-6 décades) que la diminution après le maximum (une dizaine de décades), qui va par contre subir plus de variations intra-mousson.

Dans le même ordre d'idées, des variations inter-décadaires (positives et négatives) se manifestent à Bellefoungou en saison des pluies, même après que les maxima soient atteints. Une certaine stabilité de la GPP se dénote donc sur ce site, alors que la GPP de Nalohou chute de manière drastique après son maximum en fin de saison des pluies, ce qui pourrait être dû à la récolte des cultures (la végétation non touchée à Bellefoungou contribue à maintenir sa GPP pendant toute la saison, juste après les maxima associés à la feuillaison). Par contre, en 2012, année de pluviométrie record, à Nalohou, la GPP a baissé entre les deux périodes des plus fortes pluies.

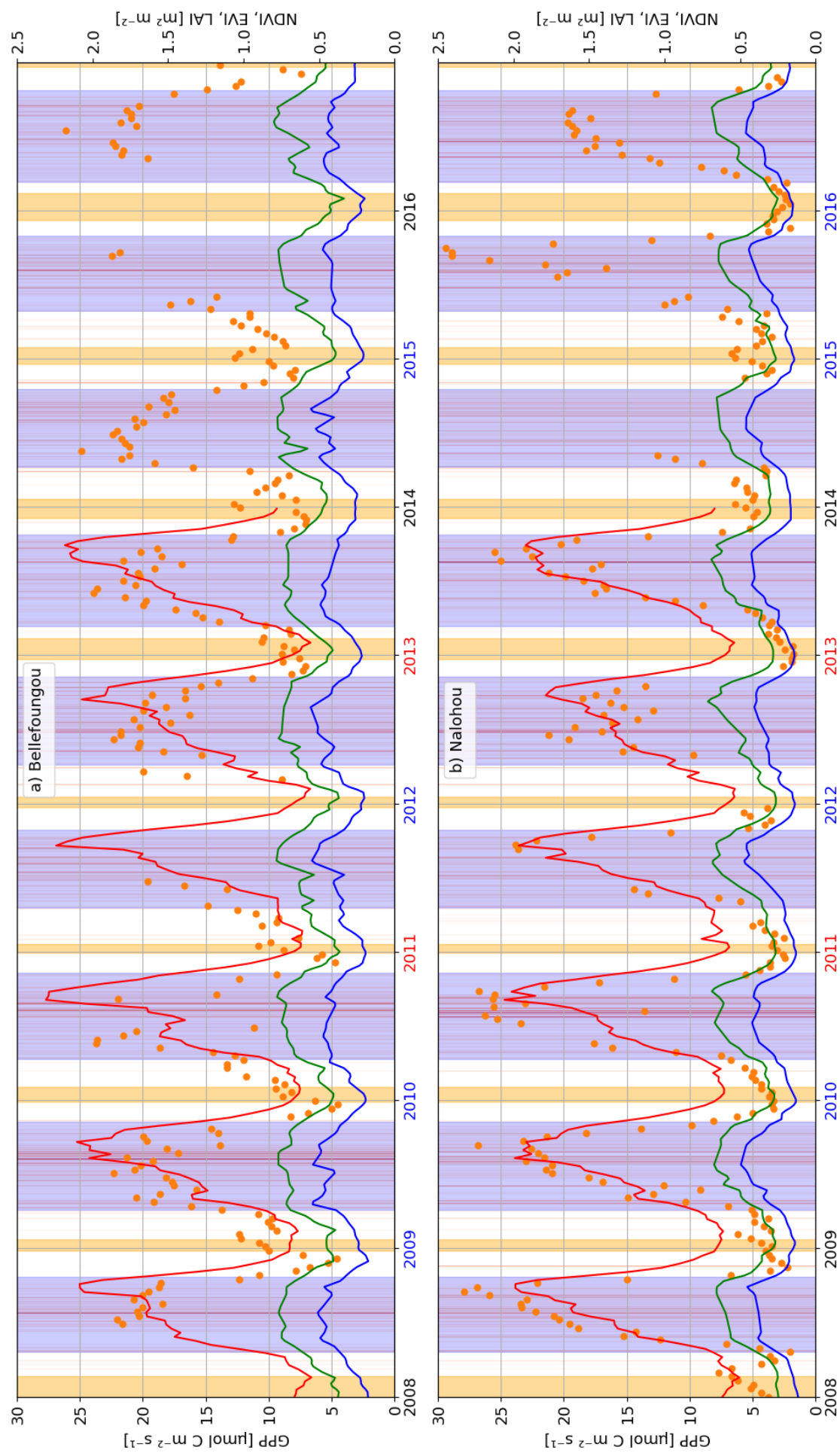


FIGURE 13 – Évolution moyenne de la GPP (décadaire), du NDVI, de l'EVI (hebdomadaire) et du LAI (décadaire) à Bellefoungou et Nalohou

Légende : GPP = orange, NDVI = orange, EVI = vert, LAI = rouge

Concernant les indices végétaux, à Nalohou, une synchronisation temporelle entre la GPP et les indices ressortent du graphe : les pics des variables s’observent quasi au même moment. Par contre, vu la relative stabilité des indices à Bellefoungou, cette dynamique presque simultanée se remarque moins, et il arrive que la GPP culmine avant les indices, dans le premier tiers ou à la moitié de la saison. Par ailleurs, ils sont aussi plus élevés qu’au site agricole, en toutes saisons.

Les essences forestières atteignent donc plus rapidement leur GPP maximale que leur surface foliaire, même si des variations de GPP dans la saison des pluies existent. Les Figures 14 et 15 montrent d’ailleurs que les indices de végétation sont moins couplés à la GPP à Bellefoungou qu’à Nalohou.

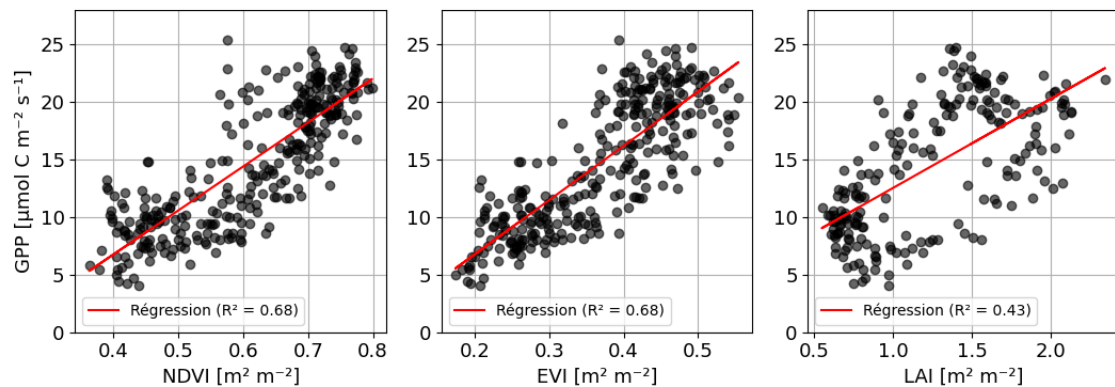


FIGURE 14 – Relation entre la GPP et les indices végétaux (NDVI, EVI, LAI) à Bellefoungou

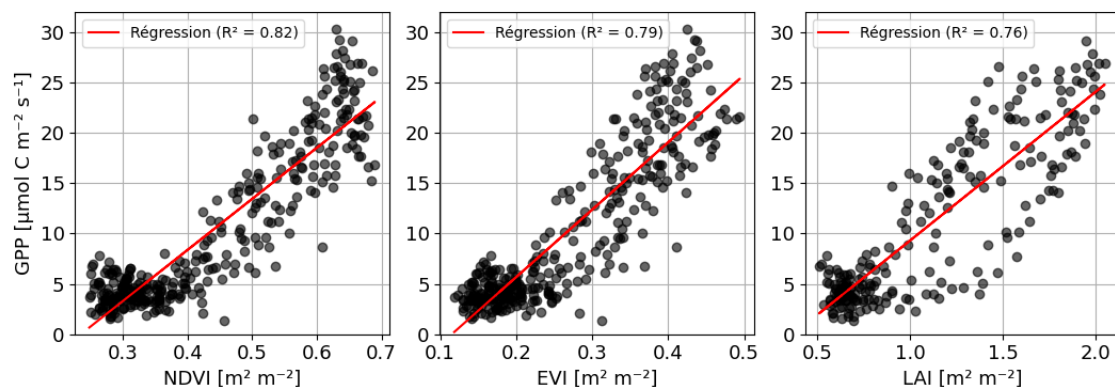


FIGURE 15 – Relation entre la GPP et les indices végétaux (NDVI, EVI, LAI) à Nalohou

De ces résultats pionniers dans la région soudanienne, plusieurs hypothèses sur les fonctionnements bien distincts de ces écosystèmes peuvent être formulées quant à ces dynamiques de GPP.

L’arrivée des premières pluies à Nalohou faciliterait la croissance rapide des herbacées (C4) et des cultures majoritairement pluviales exposées au rayonnement solaire. Quant à Bellefoungou, la diversité des espèces¹¹ et leur phénologie spécifique (l’augmentation

11. SEGHERI et al., 2009 : *Isobertinia doka* et *I. tomentosa* (famille des *Fabaceae*), *Uapaca togoensis* (famille des *Flacourtiaceae*), *Lannea acida* (famille des *Anacardiaceae*), *Pericopsis laxiflora*.

des précipitations n'est pas significativement liée à celle de la probabilité de feuillaison (SEGHERI et al., 2009), mais surtout le développement plus lent des herbacées situées sous la canopée (car ne recevant pas suffisamment de rayonnement solaire pour stimuler leur métabolisme) provoqueraient un décalage temporel de GPP entre les deux sites. Ajouté à cela, le temps d'infiltration des premières pluies pour atteindre les racines (MAMADOU, 2014 : profondeur racinaire des herbacées jusqu'à environ 1 m) pourrait ralentir le développement de ces espèces et induire encore le déphasage temporel observé.

3.4 L'eWUE et l'uWUE

3.4.1 Dynamiques temporelles de l'évapotranspiration réelle

Partant du constat de GPP élevée en saison des pluies et faible en saison sèche ou intermédiaire, pour calculer l'eWUE et l'uWUE, il convient d'observer l'évapotranspiration réelle (ET_R) des écosystèmes pour proposer des hypothèses de fonctionnement de ces derniers, en s'appuyant sur ces WUE. En théorie, si la GPP est plus élevée à Nalohou qu'à Bellefoungou, son ET_R l'est sûrement aussi (ouverture des stomates pour capter du CO_2 provoquant une transpiration), mais les observations décennales en Figure 16 infirment cette hypothèse.

En effet, en toutes saisons, l' ET_R du site de Nalohou est toujours, en moyenne, inférieure à celle de Bellefoungou, donc également en saison des pluies ($Bellefoungou = 25-27 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $Nalohou = 20-22 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), au moment où les GPP sont, à l'inverse, supérieures à celles du site forestier. Les minima (début de saison sèche, fin de période humide-sec) de Nalohou (en moyenne à $0,000025 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) subissent aussi moins de variations inter-décennales et inter-annuelles par rapport à la forêt claire, dont les valeurs augmentent dès la décennie suivant l' ET_R la plus faible (en moyenne à $0,00004 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Cela confirme encore que le sol de Nalohou est partiellement à nu pendant ces mois, ce qui n'est pas le cas à Bellefoungou (présence plus ou moins permanente d'herbacées).

En saisons de transition, l' ET_R augmente à chaque épisode pluvieux, avant de chuter juste après (e.g. 2008, 2012, 2015) ; ces comportements (en même saison) ne s'observent pas dans la GPP (Figure 13). Les mécanismes de captation de CO_2 et de transpiration, quoique se situant tous deux au niveau des stomates, sont moins couplés que prévu (surtout à Bellefoungou ; Annexes H et I), mais il est possible que l'évaporation du sol joue toujours un rôle non négligeable dans l' ET_R malgré le filtrage des 24 heures suivant une pluie. Il y a aussi moins de décalage temporel entre les ET_R des deux sites, contrairement à la GPP.

Toujours en période de transition sec-humide, l' ET_R de Bellefoungou augmente de

manière assez continue (en moyenne $+0,000025 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) dès son minimum atteint, car la baisse de VPD (Figure 9.2) provoque l'ouverture des stomates et donc la transpiration. Quant à celle de Nalohou, elle reste stable comme décrit plus tôt (malgré la diminution de VPD, Figure 10.2), mais augmente en à peine 3 décades à la fin de la saison sec-humide jusqu'à ses valeurs moyennes de saison des pluies ($0,00009\text{-}0,00010 \text{ kg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). L'Annexe J montre d'ailleurs que le couplage ET_R -VPD est différent entre les deux sites, avec un R^2 plus élevé à Nalohou qu'à Bellefoungou (p-valeurs $< 0,05$).

Concernant la dynamique inter-annuelle, à Bellefoungou, tout comme la GPP, l' ET_R minimale a tendance à augmenter à partir de 2012 : les herbacées et les arbres qui ont accès à l'eau en profondeur (SEGHERI et al., 2009) ouvriraient donc beaucoup plus leurs stomates en saison sèche, ce qui faciliterait un gain élevé de carbone mais mènerait aussi à une plus forte transpiration des arbres que les années précédentes. Le fait que 2011 était une année sèche, pourrait aussi contribuer à un état de stress hydrique plus remarquable au niveau de cet écosystème pendant l'année 2012 pour maintenir son métabolisme. À Nalohou, les tendances sont similaires entre GPP et ET_R : les minima sont stables à travers les années (même si la GPP varie plus pendant les mois secs que l' ET_R) et les maxima ont des comportements variés entre les années.

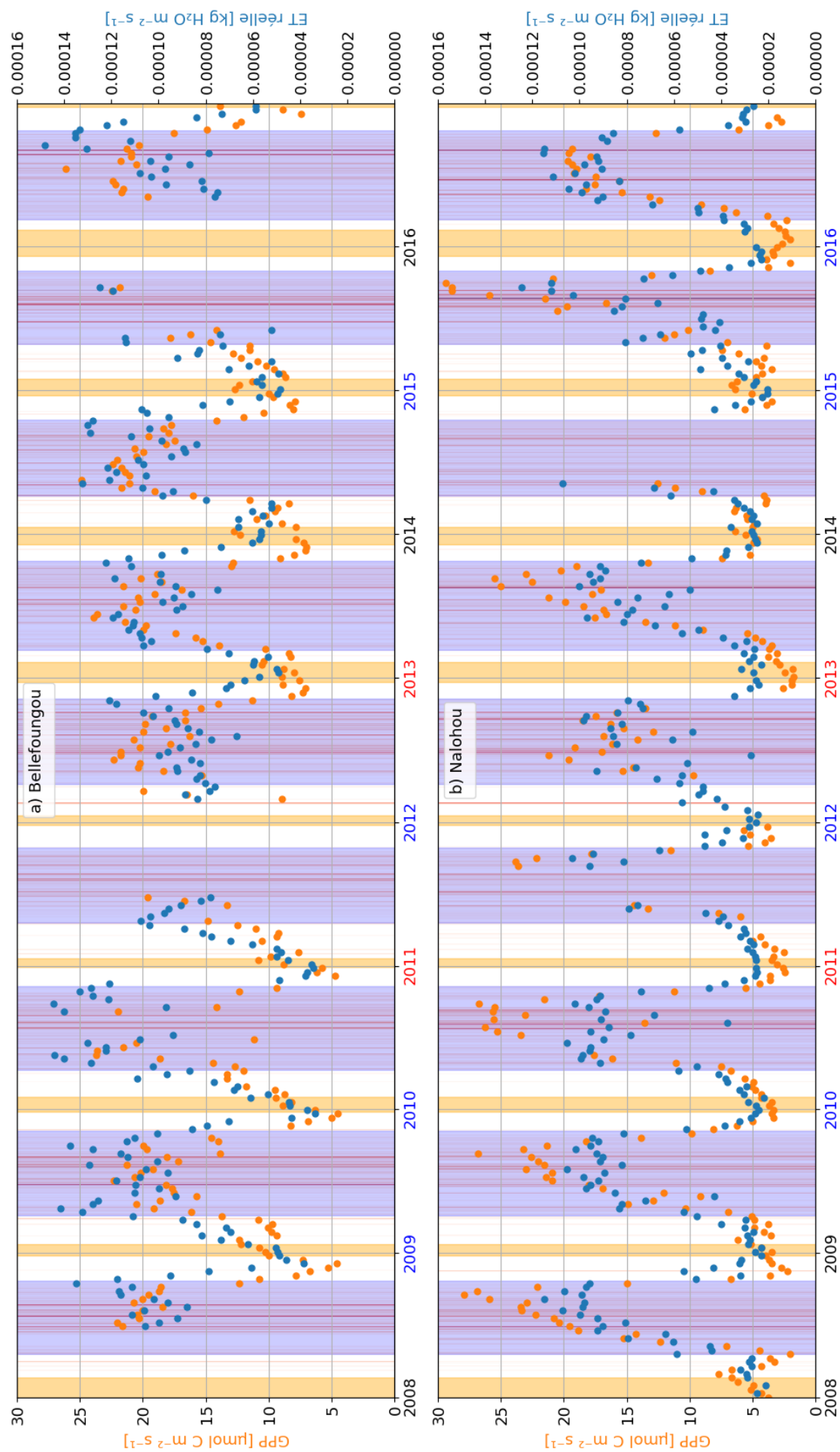


FIGURE 16 – Évolution décennale moyenne de l'évapotranspiration réelle ET_R et de la GPP à Bellefoungou et Nalohou

3.4.2 L'eWUE

Vu les observations de GPP et d' ET_R , il est possible que l'eWUE de Nalohou soit supérieure à celle de Bellefoungou toute l'année, car il y existe moins de différences d'intensité entre ces deux facteurs. Cela indiquerait donc une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau des cultures par rapport aux essences forestières, ce qui s'observe partiellement en Figure 17.

En saison des pluies, les maxima d'eWUE à Nalohou sont supérieurs (environ $3,9 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) à ceux de Bellefoungou (environ $2,6\text{-}2,9 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, mais au-delà de $3 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ après 2012) et arrivent au même moment que les GPP maximales de chaque site (décalage temporel inter-site toujours visible). Ainsi, pendant cette saison, malgré une ET_R plus faible à Nalohou, la GPP y augmente plus fortement que l'évapotranspiration, menant donc à une WUE plus grande que celle de Bellefoungou.

D'autres valeurs élevées d'eWUE sont visibles en saison sèche, qui peuvent même être supérieures à celles des moussons de la même année sur le site de Bellefoungou (2009, 2010, 2011) : les plantes sont donc capables de maintenir leurs fonctions physiologiques tout en conservant leur eau (ET_R très faible par rapport à la GPP).

Ces maxima arrivant aux deux saisons sur le site forestier montrent que l'eWUE peut représenter deux stratégies d'utilisation de l'eau : conservation en saison sèche, consommation en période de mousson.

Cependant, à Nalohou, les eWUE des mois secs sont beaucoup plus variables dans leur temporalité (2013 en saison sèche ; 2008, 2010, 2014, 2015 et 2016 en saison d'humidification) et leur intensité ($< 1 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ en 2008, 2009, 2013 et 2016 ; $> 1 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ les autres années) et ne sont donc jamais équivalentes à celles des saisons des pluies. À l'inverse, les minima de Bellefoungou sont stables : autour d' $1 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ en période d'humidification (donc $\frac{GPP}{ET} = 1$), et d' $1,7 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ en période d'assèchement.

Ces différences saisonnières plus variables donnent à Nalohou des *patterns* annuels moyens (sous-figure 17.2b) décadairement plus variés qu'à Bellefoungou (sous-figure 17.2a).

Concernant l'évolution annuelle de l'eWUE, Bellefoungou se porte sur une légère tendance à l'augmentation de ses maxima ($\leq 3 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ de 2008 à 2011, puis $> 3 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ à partir de 2012), pendant que ses minima restent autour d' $1 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$; les mêmes conclusions de tendances se tiraient avec la GPP et l' ET_R dans les Figures précédentes. Par contre, le couvert hétérogène du *footprint* de Nalohou ne permet pas de conclure à une tendance nette de l'eWUE : les maxima des saisons des pluies sont moins semblables entre années (légèrement inférieurs à $4 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, mais aux environs de $3 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ aux années humides 2012 et 2016), et les valeurs des saisons sèches varient fortement d'année en année.

Au-delà de représenter les deux stratégies de consommation de l'eau, l'eWUE peut aussi mettre en évidence les saisons intermédiaires à travers les deux minima (ce schéma saisonnier surtout à Bellefoungou grâce au couvert plus homogène), c'est-à-dire pendant lesquelles la GPP et l' ET_R sont toutes deux faibles, comme en atteste la Figure 16.

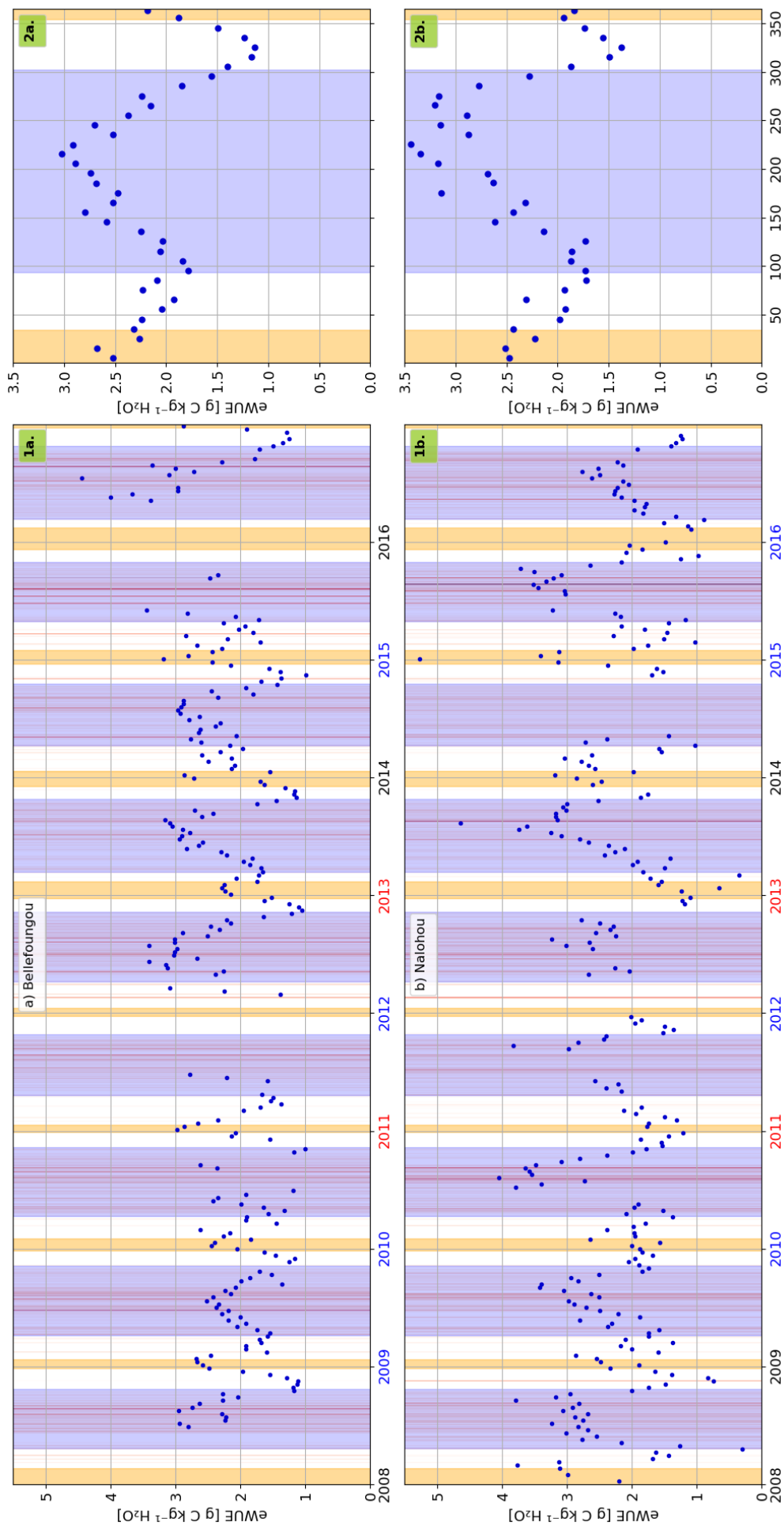


FIGURE 17 – Évolution décadaire moyenne de l'eWUE sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou

3.4.3 L'uWUE

Comparées aux variations inter-saisonnières de la GPP, celles de l'eWUE suivent les mêmes tendances pour les deux sites, mais avec de plus fortes différences entre les saisons à Nalohou (en moyenne d'1 à 4 g C kg⁻¹ H₂O) qu'à Bellefoungou (en moyenne d'1 à 3 g C kg⁻¹ H₂O). Sur le site forestier, il arrive aussi que des valeurs d'eWUE en saison sèche soient égales à des valeurs en saison des pluies, alors même que chacune a des conditions hydriques (atmosphériques et édaphiques) propres et que les stratégies d'utilisation de l'eau devraient donc être mises en évidence différemment par la WUE. Dans l'optique de prendre en compte les variables hydriques climatiques, l'uWUE (Figure 18) a l'objectif de corriger l'eWUE via l'apport de $\sqrt{VPD}$ dans son expression, afin d'approcher la conductance de surface (G_s)¹² des écosystèmes.

À Bellefoungou, l'uWUE minimale (fin de saison des pluies, début de saison de transition humide-sec) se situe à environ 5 g C $\sqrt{hPa}$ kg⁻¹ H₂O (stable à travers les années) et atteint son maximum (en moyenne à 16 g C $\sqrt{hPa}$ kg⁻¹ H₂O) quelque 4-5 décades plus tard en saison sèche (saison de transition sec-humide en 2012, mais pas de données disponibles en saison sèche cette année-ci). L'uWUE diminue ensuite jusqu'en début de saison des pluies, se stabilise légèrement avant de descendre vers les minima à la fin des mois pluvieux (sous-figure 18.1b); une meilleure différenciation inter-saisonnière s'y note qu'avec l'eWUE.

À Nalohou, les uWUE sont plus semblables entre les saisons (moins bonne différenciation inter-saisonnière qu'à Bellefoungou), mais ont des comportements parfois différents entre saisons sèches/intermédiaires : de 2011 à 2013 et en 2016, l'uWUE ne dépasse pas les 13 g C $\sqrt{hPa}$ kg⁻¹ H₂O, il arrive même que les minima soient inférieurs à ceux des saison des pluies (2009, 2011, 2013, 2015). Ainsi, malgré l'ET_R montrant de fortes variations inter-saisonnières, la GPP plus instable au sein d'une saison et l'introduction de la VPD intègrent des biais menant à des valeurs d'uWUE très variables, ce qui se reflète dans le *pattern* annuel moyen (sous-figure 18.2b).

Tout comme l'eWUE, les minima d'uWUE à Bellefoungou sont constants à travers les années et apparaissent en saison d'humidification, mais les maxima varient (augmentation jusqu'en 2011, puis diminution et ré-augmentation de 2013 à 2015). Au site agricole, l'uWUE tend à diminuer mais les valeurs sont fort semblables entre saisons, ce qui ne permet pas d'arrêter une tendance nette.

De la même manière que l'eWUE, le *pattern* annuel moyen (sous-figures 18.2) de l'uWUE est plus stable à Bellefoungou qu'à Nalohou. Si la première formulation de la

12. Via le rapport $\frac{ET}{\sqrt{VPD}}$, visible en Annexe K (en parallèle avec le rapport $\frac{ET}{VPD}$ et la conductance de surface G_s).

WUE tenait compte des deux types de stratégies de consommation de l'eau avec des maxima arrivant aux deux saisons principales, cette expression-ci tempère les maxima de la saison des pluies, en les abaissant à des valeurs intermédiaires, et léguant les maxima aux saisons sèches.

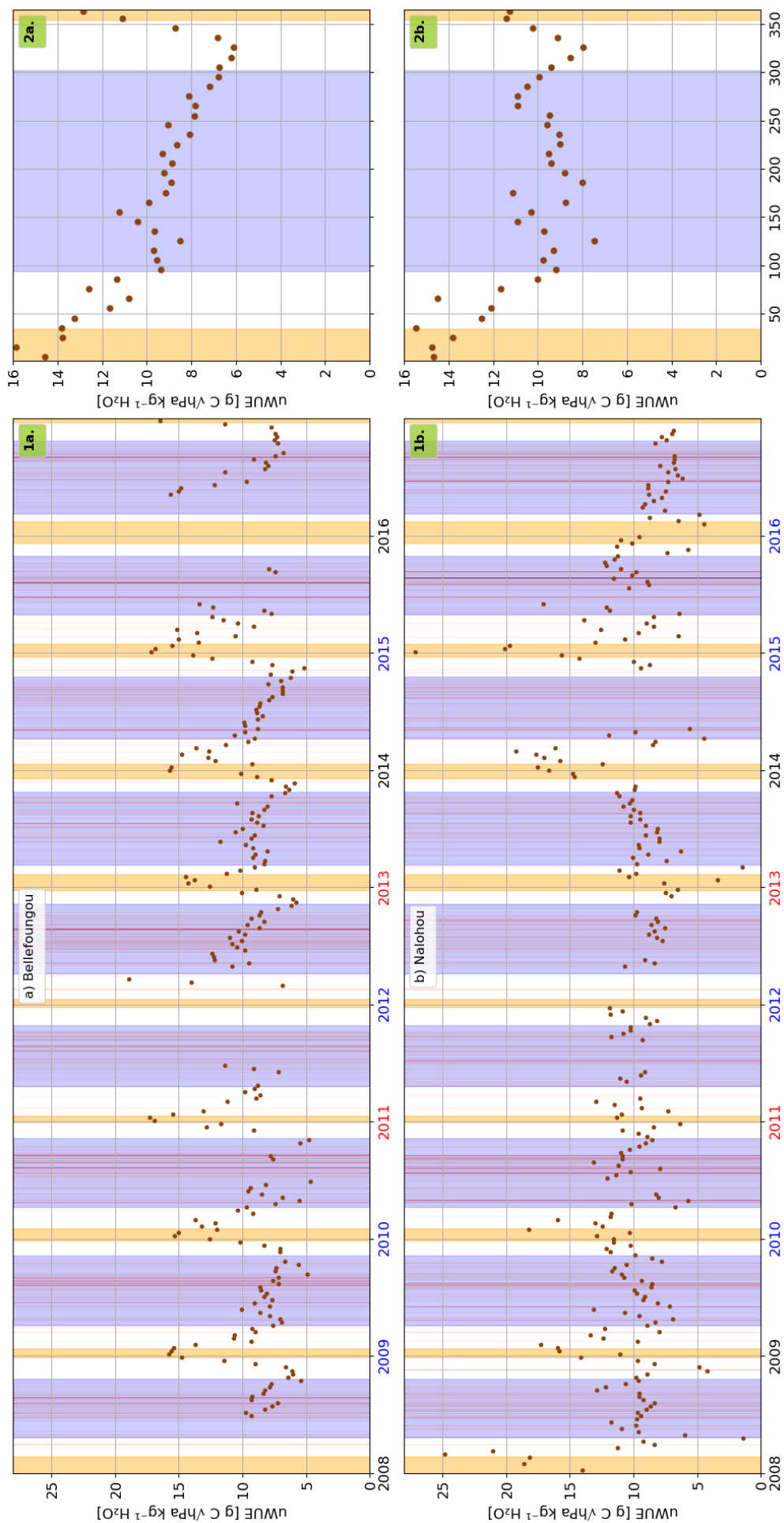


FIGURE 18 – Évolution décadaire moyenne de l'uWUE sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou

3.5 L'iWUE_{eco} et l'iWUE_{th}

3.5.1 Dynamiques temporelles de la conductance de surface

En saison sèche, les écosystèmes font face à des conditions climatiques difficiles (sécheresses de l'air et édaphique, températures élevées). Ces stress mènent les espèces végétales à adapter leur fonctionnement physiologique via la fermeture partielle des stomates, ce qui limite les pertes d'eau par transpiration mais maintient une photosynthèse pour conserver l'état sain de la plante (défenses immunitaires, développement racinaire, protection contre les ravageurs ou les conditions météorologiques, ...). Si l'uWUE permet d'approcher le comportement des stomates de l'écosystème via l'introduction de la VPD dans l'expression de l'eWUE, les observations de l'uWUE montrent que l'estimation de la conductance de surface (Figure 19) par l'inversion de l'équation de Penman-Monteith (1965) pourrait être un meilleur indice à intégrer dans une WUE plus représentative des stratégies des écosystèmes.

Sans surprise, une saisonnalité très marquée de cette variable est remarquable pour les deux sites. En saison sèche, la G_s de Bellefoungou est plus élevée (environ $0,05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) qu'à Nalohou (environ $0,025 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). De plus, comparée à l' ET_R , la conductance est plus stable sur le site forestier (dans les années disponibles). En saisons des pluies, les valeurs sont, en moyenne, équivalentes entre les deux sites ($0,5 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), même si quelques maxima de la savane cultivée sont supérieurs à ceux de la forêt (sauf en 2010 et 2013). Cette dynamique saisonnière implique que, en temps de non-limitation des ressources en eau, la conductance de surface traduit une ouverture des stomates semblable entre les écosystèmes, malgré la différence spécifique et d'hétérogénéité du couvert.

Concernant l'impact des régimes de pluie, l'année 2012 (année de record de pluviométrie) a donné des G_s décadaires faibles par rapport à des années sèches, comme 2011 et 2013. Cette observation ne se remarque pourtant pas en 2015 (autre année à fortes précipitations).

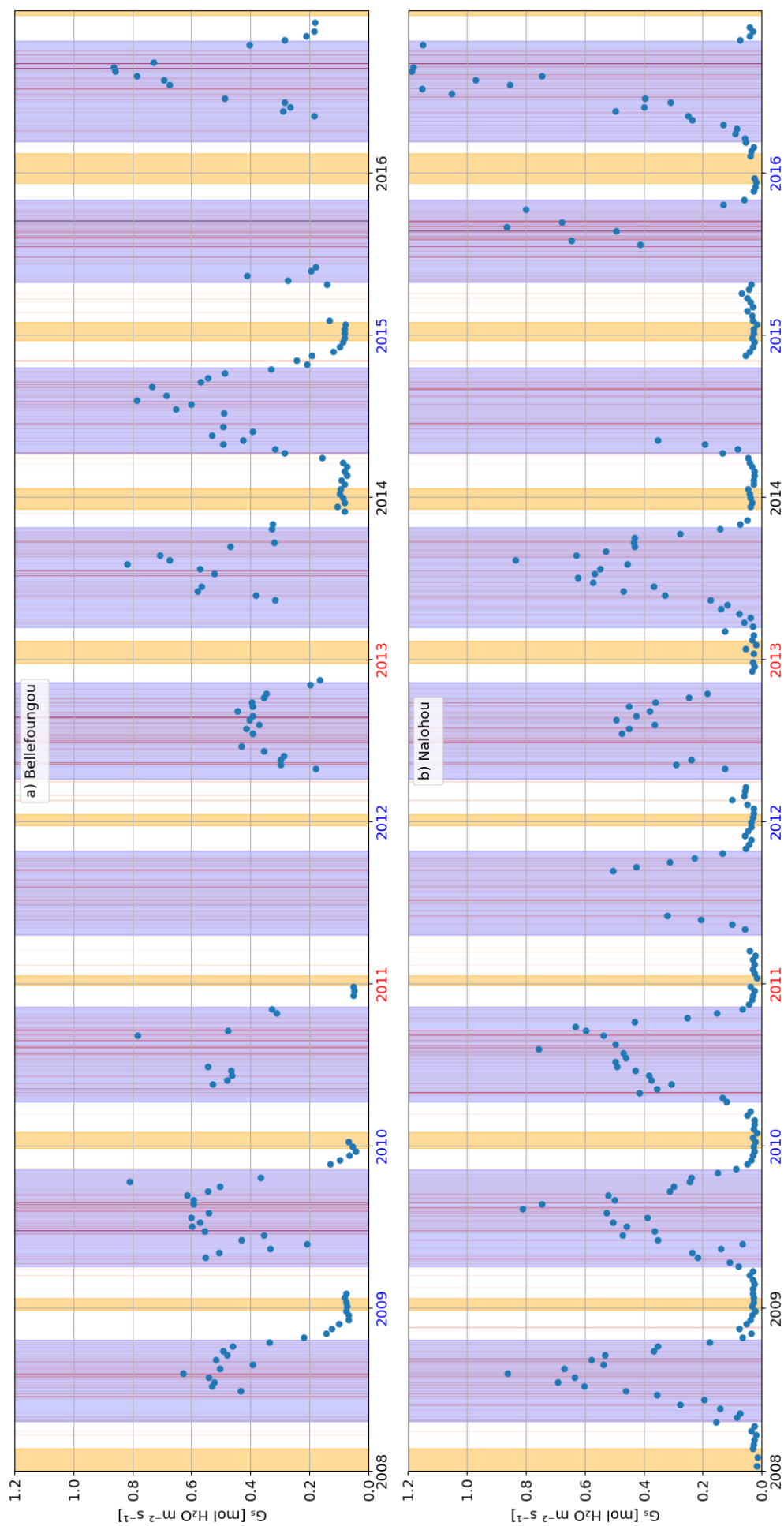


FIGURE 19 – Évolution décadaire moyenne de la conductance de surface (G_s) sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou

3.5.2 L'iWUE_{eco} et l'iWUE_{th}

La saisonnalité marquée de la G_S devrait se voir à travers l'observation de l'iWUE_{eco} et l'iWUE_{th}, permettant de mieux différencier les stratégies d'utilisation de l'eau entre les saisons que l'uWUE¹³ et l'eWUE. Effectivement, la Figure 20 montre une forte différenciation des valeurs d'iWUE entre saisons des pluies et saisons sèches pour les deux sites que les deux WUE précédentes.

En l'occurrence, la saisonnalité des iWUE est distinctive sur les deux sites mais est plus marquée sur le site forestier que sur le site agricole. En effet, à Bellefoungou, les iWUE sont plus stables à travers les mois pluvieux (resp. 30 et 50 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ pour l'iWUE_{eco} et l'iWUE_{th} au cœur de la saison) qu'à Nalohou. Ce dernier présente des valeurs d'iWUE_{eco} similaires à celles de Bellefoungou en saison des pluies (40-50 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) mais avec plus de variations inter-décadaires qui ne se repèrent pas dans l'analyse de la G_S (Figure 19). Une nouvelle fois, les variations de GPP (Figure 13) dues à l'hétérogénéité du couvert végétal à Nalohou pourraient en être la cause.

Suite aux minima de cette saison, un décalage temporel de l'augmentation des iWUE se manifeste entre les deux sites : celle de Bellefoungou commence à partir de la moitié du dernier tiers de la saison des pluies, mais celle de Nalohou arrive dès la moitié de la saison, c'est-à-dire aux mêmes moments que le déphasage des GPP (Figure 13).

Concernant son évolution à travers les années, les tendances inter-annuelles des iWUE sont moins marquantes que celles de l'eWUE et de l'uWUE, voire absentes. Les maxima de l'iWUE_{th} de Bellefoungou sont plutôt stables, mais ceux de Nalohou baissent ; ceux de l'iWUE_{eco} de la forêt claire sont difficiles à observer par manque de données, mais ceux de Nalohou semblent diminuer (sauf en 2014 et 2015, dont les maxima dépassent les 300 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, alors que les autres années diminuent jusqu'à plonger sous les 200 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ après 2012). Ainsi, en ne se basant que sur les observations de Nalohou, les deux types d'iWUE écosystémiques donnent la même tendance à la baisse.

Contrairement à l'eWUE et l'uWUE, les iWUE mettent beaucoup moins en évidence les stratégies d'utilisation de l'eau en saisons intermédiaires, pendant lesquelles la GPP et l'ET_R sont toutes deux basses, mais vont plutôt s'appliquer à différencier les périodes de quasi-fermeture stomatique (saison sèche) des périodes de plus grande ouverture (saison des pluies). Cette binarité des iWUE traduit donc plutôt les comportements physiologiques (stomatiques) des écosystèmes, plutôt que l'impact de la saisonnalité sur la productivité de l'écosystème (comme c'était le cas pour l'eWUE et l'uWUE).

13. Qui approchait la G_S par le rapport $\frac{ET}{\sqrt{VPD}}$.

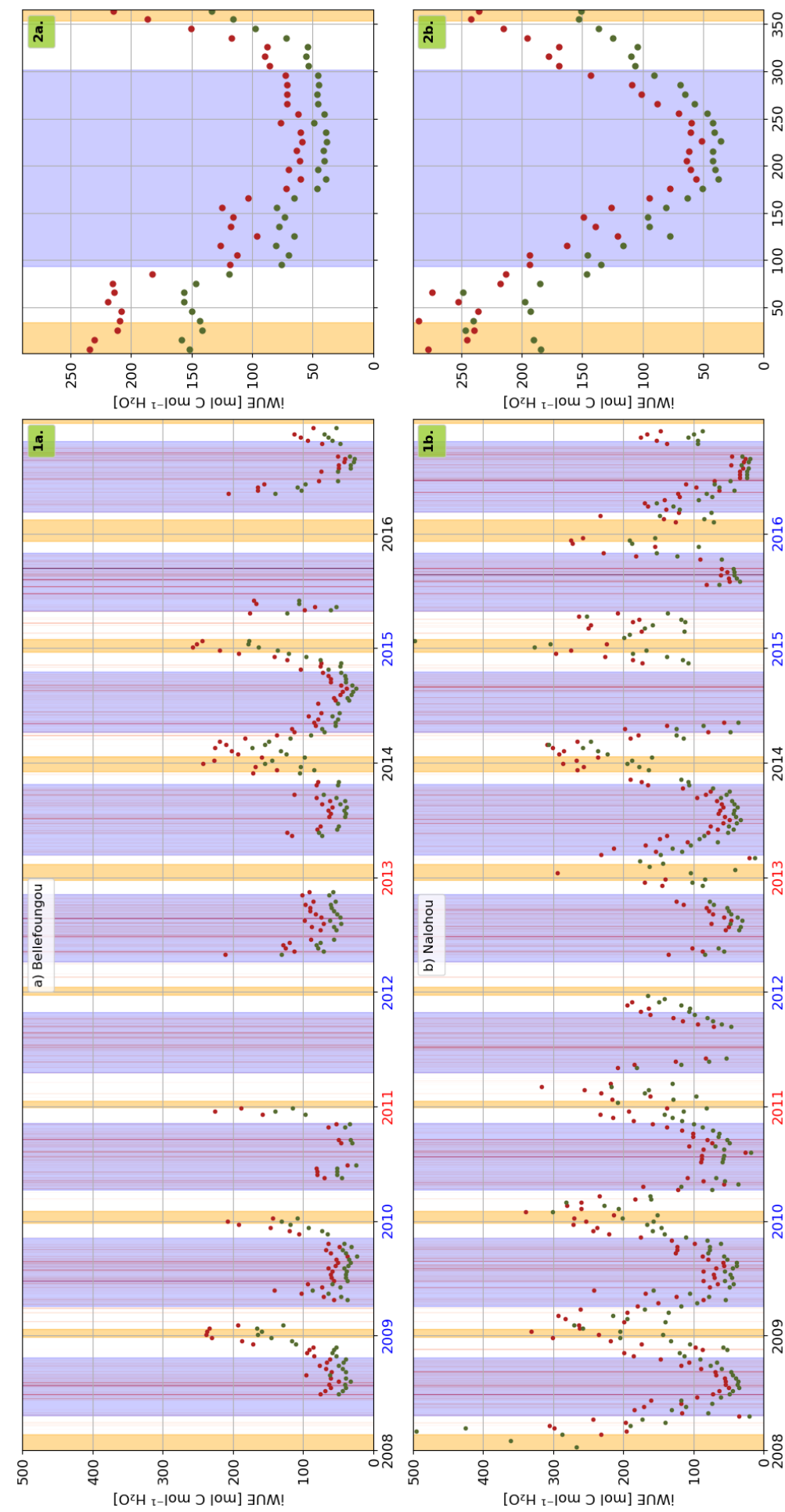


FIGURE 20 – Évolution décadaire moyenne de l'iWUE_{th} et de l'iWUE_{eco} sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et à Nalohou
Légende : iWUE_{th} = rouge, iWUE_{th} = vert

De plus, vu que l' $iWUE_{th}$ s'approche d'un comportement optimal de l'écosystème (qui ne prend donc pas en compte les contraintes locales et ponctuelles), elle devrait être supérieure à l' $iWUE_{eco}$ tout en montrant plus de variations inter-saisonnières, ce qui se voit déjà dans la Figure 20, mais la Figure 21 suivante le souligne via la différence entre les $iWUE$ ($\Delta iWUE = iWUE_{th} - iWUE_{eco}$) : l' $iWUE_{th}$ est bel et bien toujours supérieure à l' $iWUE_{eco}$ (sauf quelques points en mois secs à Nalohou). Elles sont les plus proches l'une de l'autre au cœur de la saison des pluies pour les deux sites, même si cette observation est moins remarquable dans la forêt.

À Bellefoungou, l' $iWUE_{eco}$ ne dépasse pas les $190 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ en saison sèche, alors que l' $iWUE_{th}$ atteint $250 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ (entre 60 et $80 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ de différence). Quant à Nalohou, les valeurs intra-saisonnières sont proches entre les $iWUE$ en milieu de saison des pluies (en moyenne entre 20 et $30 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) mais sont plus variables et s'écartent plus fortement à l'approche des saisons sèches et intermédiaires ¹⁴ (en moyenne entre 20 et $30 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) qu'à Bellefoungou.

En cas de précipitations hors mousson et en ne se basant que sur l'observation de $\Delta iWUE$ à Nalohou (due aux lacunes dans les données à Bellefoungou), la $\Delta iWUE$ diminue presque chaque fois de $10\text{-}20 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ entre décades, avant de remonter au point suivant. Cela pourrait être dû à l'humidification du sol, menant l'écosystème à passer d'une stratégie de conservation hydrique à une stratégie de consommation grâce à l'absorption plus facile d'eau du sol.

14. Pour une meilleure visibilité, l'Annexe L zoome sur les graphes de la Figure 21 à une échelle d' $iWUE$ entre 20 et $100 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$.

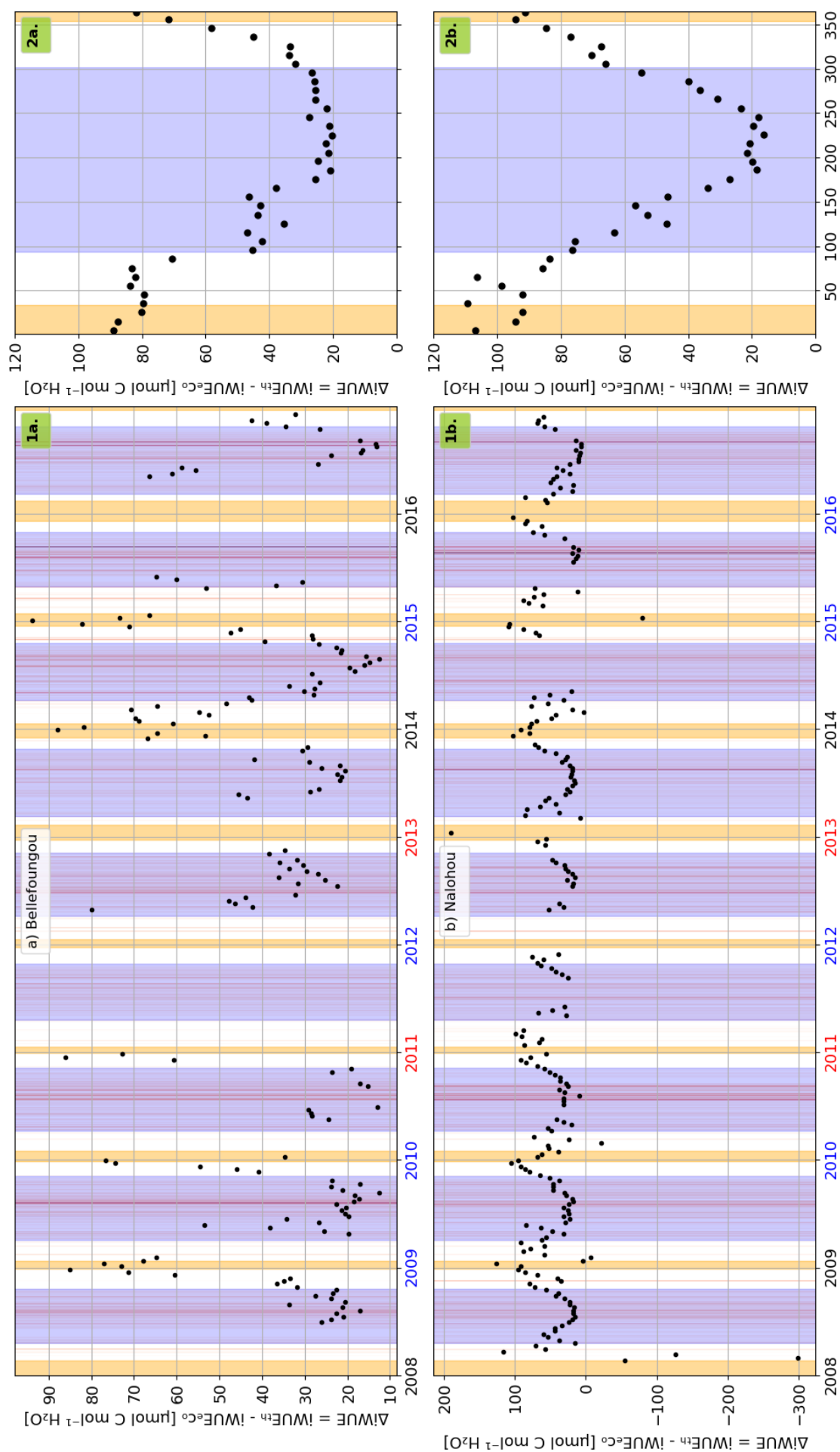


FIGURE 21 – Évolution décadaire moyenne de la différence entre les deux WUE ($\Delta WUE = iWUE_{th} - iWUE_{co}$) sur toute la période et en une année moyenne à Bellefoungou et Nalohou

3.6 Relations entre WUE et SWC

La teneur en eau dans les sols (SWC) est un facteur important¹⁵ à prendre en compte dans l'évaluation de l'interaction des cycles du carbone et de l'eau, car elle informe sur l'état des quantités d'eau potentiellement disponibles pour les plantes, et donc leur adaptation à la consommation de cette eau pour maintenir leur physiologie. En incluant la SWC¹⁶ dans la comparaison des WUE des deux sites, il serait possible d'expliquer les différences entre eWUE & uWUE et entre iWUE_{eco} & iWUE_{th}. Les Figures 22 (Bellefoungou) et 23¹⁷ (Nalohou) relient chaque WUE présentée ci-dessus à sa teneur en eau dans le sol correspondante¹⁸.

À Bellefoungou, l'iWUE_{eco} (sous-figures 22.3 et 22.7) et l'iWUE_{th} (sous-figures 22.4 et 22.8) ont un contraste saisonnier, avec des gammes de WUE plus larges/étroites en faible/haute SWC (resp. de 50 à 200 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ et de 75 à 275 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), et des valeurs en moyenne plus hautes/faibles en faible/haute SWC (resp. 125 et 40 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, et 175 et 60 $\mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$). Cependant, l'iWUE_{eco} varie moins que l'iWUE_{th} au sein des saisons (et donc des gammes de SWC), ce qui se remarquait déjà dans les Figures 20 et 21 : il est donc possible que l'iWUE_{th}, bien que reposant sur la théorie d'optimisation stomatique ne représente pas assez bien l'écosystème dû à la non-prise en compte de la SWC (et donc des contraintes hydriques locales) dans son expression.

Quant à l'eWUE (sous-figures 22.1 et 22.5) et l'uWUE (sous-figures 22.2 et 22.6), les WUE peuvent être plus élevées en haute SWC (saison des pluies) que les iWUE, voire équivalentes à celles en SWC faible (saison sèche) pour l'eWUE. Cela confirme que l'eWUE définit deux manières de l'écosystème d'utiliser l'eau dans chaque gamme de SWC : un comportement conservateur en sécheresse édaphique, mais plus consommateur en cas d'abondance de la ressource. En comparaison, l'uWUE se comporte plus modérément en saison des pluies.

15. Comme expliqué dans le point 2.4. La WUE, la SWC seule n'est pas un indicateur suffisant de l'état hydrique d'un sol car il ne permet pas de déterminer l'eau réellement disponible à la plante et la capacité de cette dernière de prélever cette eau.

16. Rappel – Figures 9 et 10 : en saisons sèches et intermédiaires, la SWC ne dépasse presque jamais les $0,1 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$.

17. Les *outliers* d'iWUE_{eco} supérieurs à $500 \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ont été filtrés pour que l'iWUE_{eco} s'aligne mieux avec l'iWUE_{th}.

18. Les Annexes M et N reprennent l'évolution des WUE par classe de SWC.

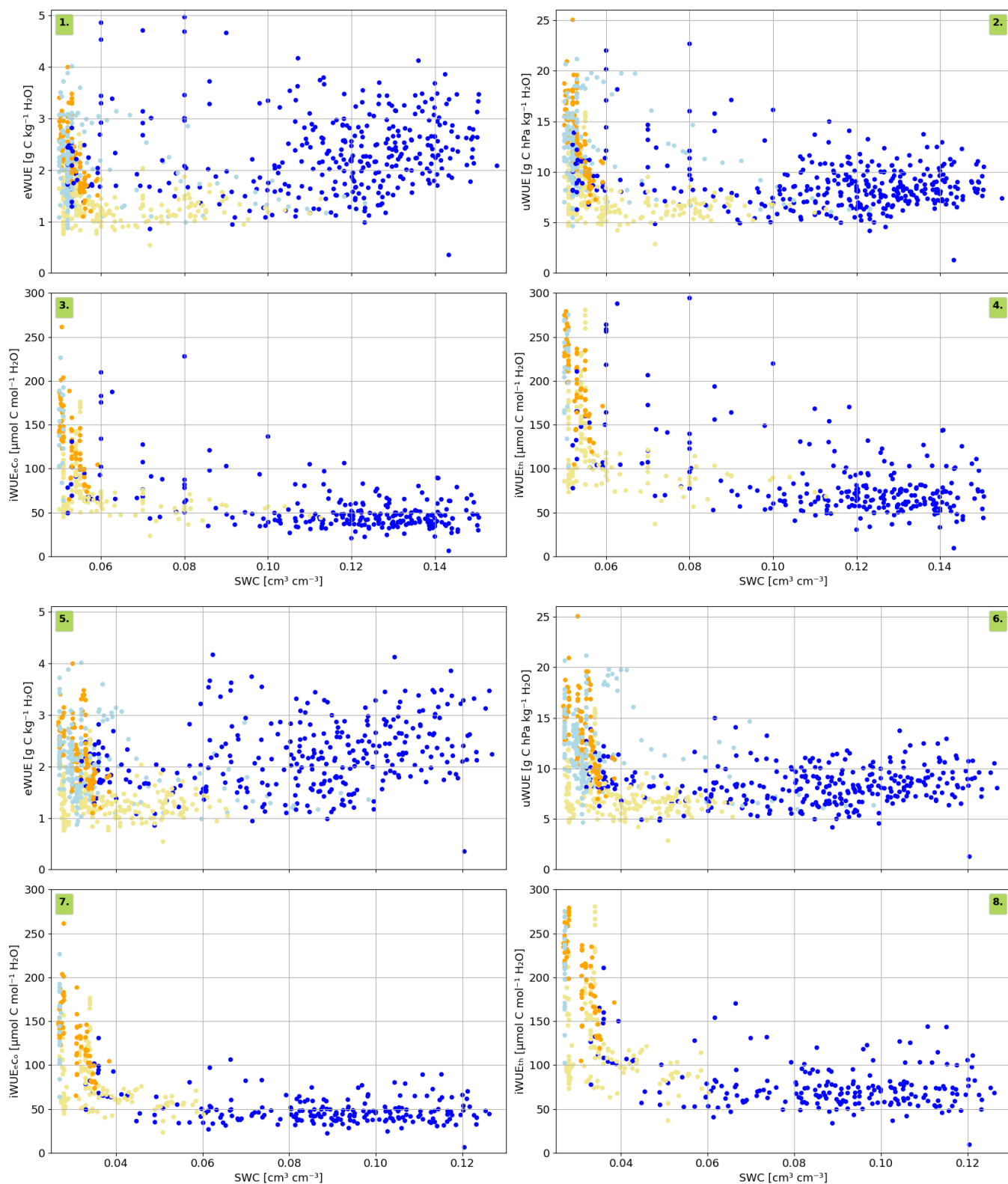


FIGURE 22 – Relations journalières entre la SWC et les WUE (1. eWUE, 2. uWUE, 3. iWUE_{eco} et 4. iWUE_{th}) par saison à Bellefoungou

Profondeur = 10 cm : sous-figures 1-4

Profondeur = 30 cm : sous-figures 5-8

À Nalohou, vu que plus de données sont disponibles pendant la période, les tendances repérées à Bellefoungou se confirment : les iWUE (sous-figures 23.3+7 et 23.4+8) sont

fortement liées à la teneur en eau dans les sols, avec une nette diminution de leurs valeurs lorsque le sol s'humidifie. L'uWUE (sous-figures 23.2 et 23.6) reste globalement stable à travers le gradient d'humidité en saison des pluies, alors que l'eWUE (sous-figures 23.1 et 23.5) a tendance à augmenter.

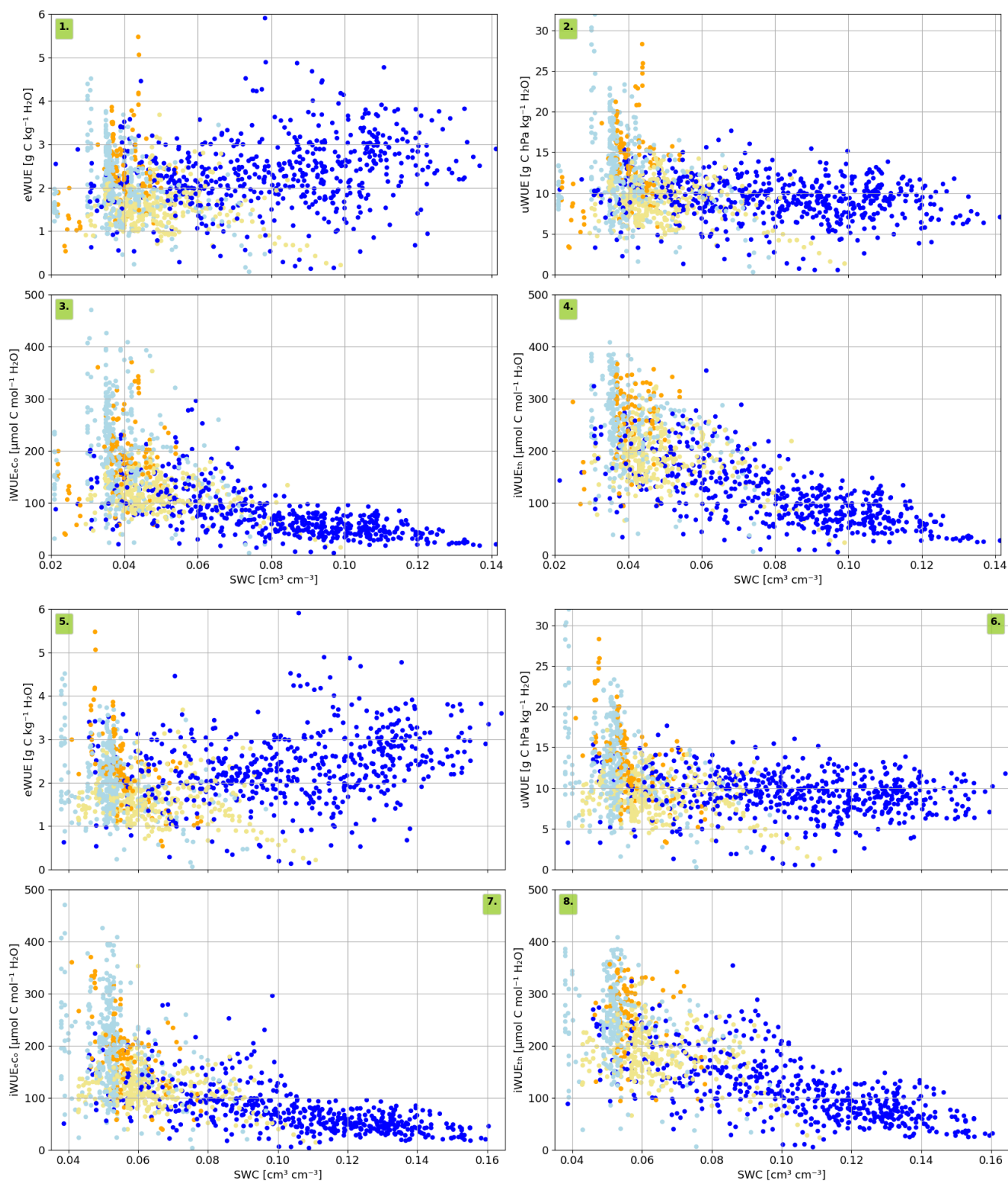


FIGURE 23 – Relations journalières entre la SWC et les WUE (1. eWUE, 2. uWUE, 3. iWUE_{eco} et 4. iWUE_{th}) par saison à Nalohou

Profondeur = 10 cm : sous-figures 1-4

Profondeur = 30 cm : sous-figures 5-8

3.7 Variabilités inter-annuelles

Un intérêt de l'étude de la WUE est d'observer et de prédire la résilience des écosystèmes face aux changements climatiques et donc aux changements dans les cycles du carbone et de l'eau. Chaque expression de la WUE présentée ci-dessus est susceptible d'évoluer différemment : avec l'augmentation de la GPP (et de l' ET_R à Bellefoungou, qui est stable à Nalohou), l'eWUE et l'uWUE suivraient aussi cette tendance (car peu de variations de VPD à travers les années pour l'uWUE). Quant aux iWUE, poser une hypothèse n'est pas aussi simple, vu toutes les variables intégrées dans les expressions.

À Bellefoungou (Figure 24), l'eWUE (sous-figure 24.1) médiane en saison des pluies était de $2,75 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ en 2016, contre $2,25 \text{ g C kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ en 2008. Son pattern inter-saisonnier moyen se repère, mais bien moins que celui de l'uWUE (sous-figure 24.2) ; sa médiane de mousson n'a elle pas eu tendance à augmenter (aux alentours de $8 \text{ g C } \sqrt{hPa} \text{ kg}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) mais les boxplots montrent plus de variations que pour l'eWUE, alors que ses médianes saisonnières sont plus semblables entre années, comme en 2009-2010 et 2013-2014, ce qui ne s'identifiait pas pour l'eWUE.

Concernant les iWUE (sous-figures 24.3 et 24.4), les médianes des saisons des pluies sont très stables dans le temps, mais les données lacunaires (provoquant de fortes variations intra- et inter-saisonnières) empêchent de s'arrêter sur une conclusion précise de l'évolution de ces métriques.

En résumé, l'eWUE et l'uWUE traduisent une relative stabilité temporelle avec une variabilité inter-saisonnière marquée, mais les iWUE sont plus difficiles à interpréter.

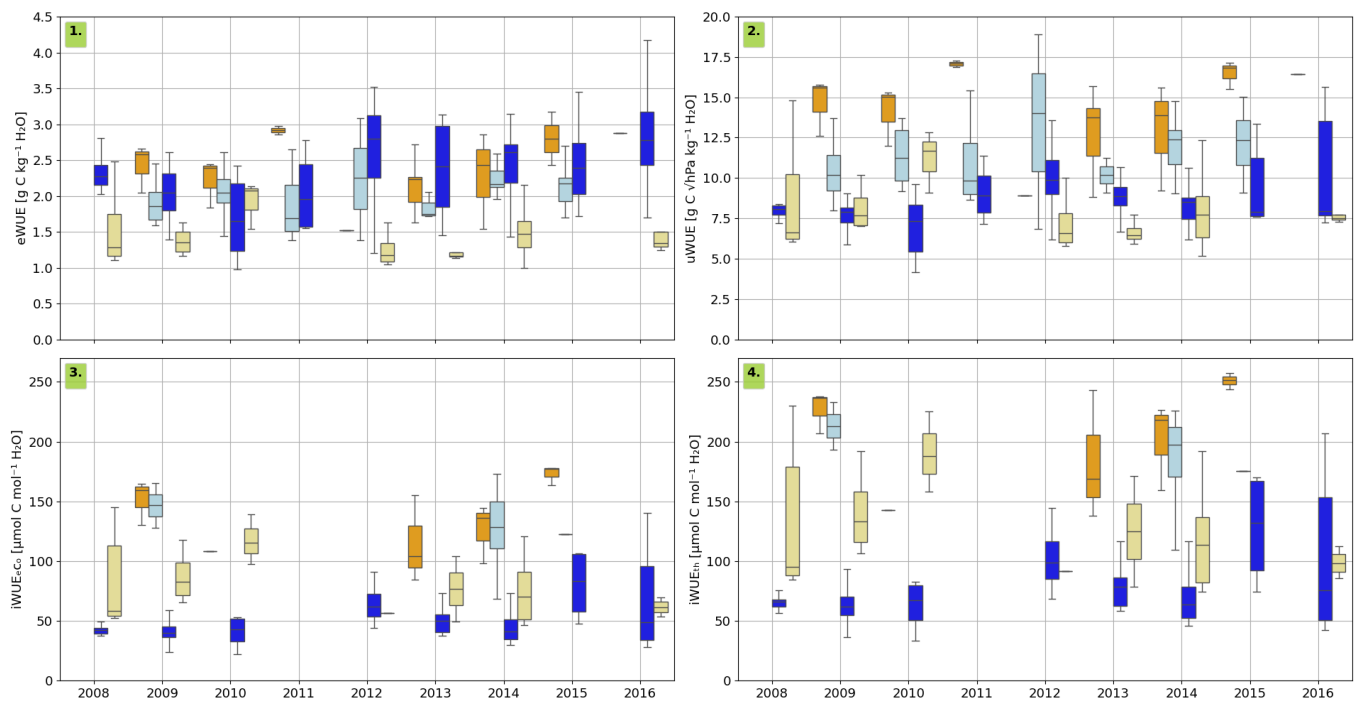


FIGURE 24 – **Boxplots journaliers saisonniers par année de 1. l'eWUE, 2. l'uWUE, 3. l'iWUE_{eco} et 4. l'iWUE_{th} (Bellefoungou)**

Bleu = saison des pluies, bleu clair = saison de transition sec-humide,
orange = saison sèche, jaune = saison de transition humide-sec

À Nalohou (Figure 25), beaucoup plus de variabilités au sein des boxplots se remarquent, comme il était observé dans les Figures précédentes. Les dynamiques intra-annuelles d'eWUE et d'uWUE se voient moins, et elles expriment parfois des comportements différents (2009, 2010 et 2014) de ceux de Bellefoungou, de même que les valeurs inter-saisonnières. Ces schémas annuels sont un peu plus stabilisés chez les iWUE, surtout dans le cas de l'iWUE_{eco}.

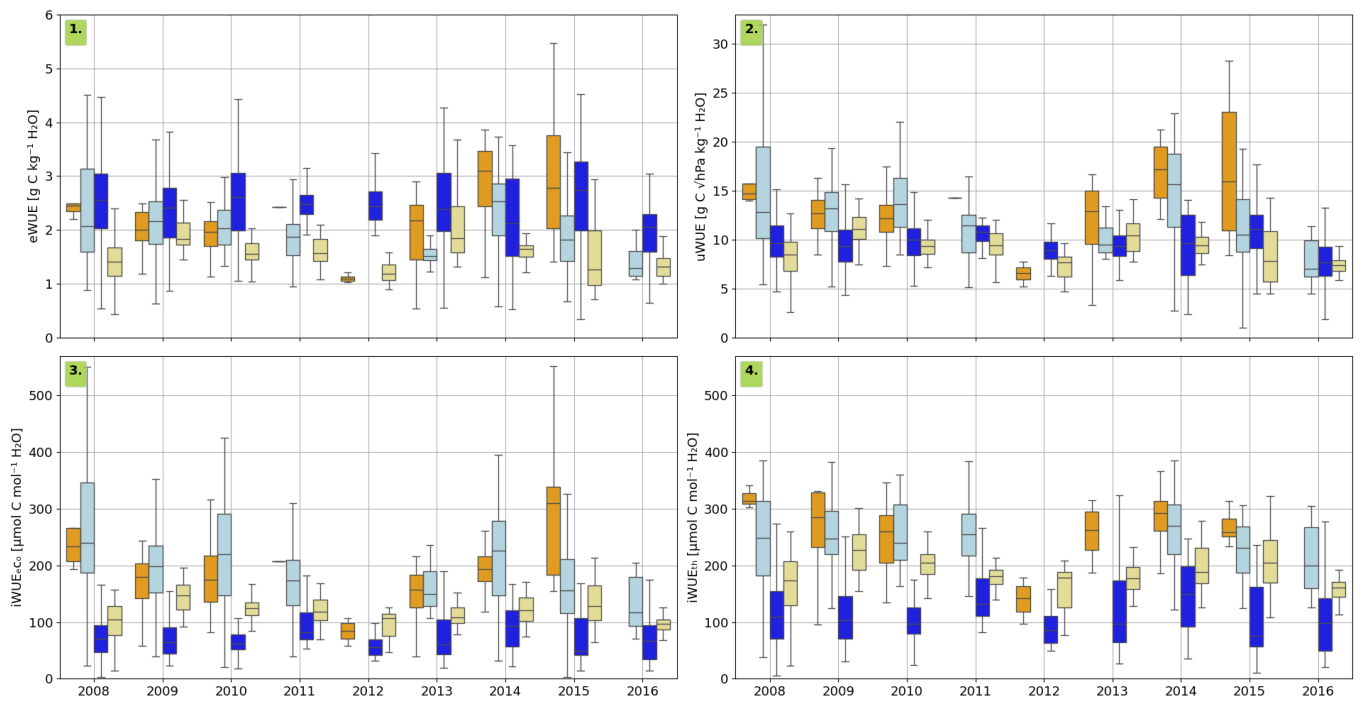


FIGURE 25 – *Boxplots* journaliers saisonniers par année de 1. l'eWUE, 2. l'uWUE, 3. l'iWUE_{eco} et 4. l'iWUE_{th} (Nalohou)

Bleu = saison des pluies, bleu clair = saison de transition sec-humide,
orange = saison sèche, jaune = saison de transition humide-sec

4 Discussion

Cette étude éclaire les dynamiques des cycles du carbone et de l'eau de deux écosystèmes au Bénin. En comparant quatre formulations de la WUE, elle met en évidence des saisonnalités marquées, mais aussi des divergences inter-sites liées à l'hétérogénéité du couvert et à l'occupation du sol. Ces résultats mettent en évidence que la compréhension du couplage carbone-eau en milieu tropical nécessite une analyse intégrant plusieurs indicateurs (WUE et autres variables) et qui soit spécifique à chaque site : elle ne peut donc pas se réduire au simple choix d'une seule métrique explicative des échanges.

4.1 Variabilités intra- et inter-annuelles

Les résultats avancent que toutes les WUE présentent une forte variabilité saisonnière, mais chacune la traduit de façon différente. L'eWUE (Figure 17) et l'uWUE (Figure 18) exposent une saisonnalité prononcée : elles mettent en évidence les périodes de transition entre moussons et saisons sèches, mais leurs *patterns* ne se répètent pas exactement d'une année à l'autre, surtout à Nalohou qui voit les comportements de ces deux WUE être fortement différents interannuellement. À l'inverse, les iWUE (Figure 20) ne montrent pas de rupture aussi marquée entre chaque saison, mais leurs comportements se rencontrent presque à l'identique année après année et, en ce sens, révèlent plutôt une stratégie physiologique : une augmentation progressive de l'efficacité physiologique d'utilisation de l'eau, des minima de mousson vers les maxima de saison sèche, en parallèle avec l'augmentation des températures et de la VPD (Figures 9 et 10).

Ces premières observations mènent à penser que les WUE doivent être envisagées comme des métriques complémentaires, plutôt que comme des métriques "concurrentes" : si l'eWUE est parfois moins considérée de par sa simplicité par rapport aux iWUE, elle est pourtant capable de souligner les périodes transitoires entre les principales saisons. D'autres auteurs ont déjà conclu à considérer la modélisation d'écosystèmes par la WUE comme un "puzzle" de plusieurs métriques (KANG et KANG, 2019; LAVERGNE et al., 2019; CHEN et al., 2023), chacune contribuant à converger vers une image plus "complète" de l'écosystème.

4.2 Comparaison inter-sites

Cette possibilité de représenter les dynamiques carbone-eau à l'échelle écosystémique se heurte cependant à la structure même d'un écosystème qui ne peut pas être finement modélisé par les WUE ; la comparaison des deux sites étudiés illustre bien cette difficulté. Alors que Bellefoungou, plus homogène et forestier, présente une saisonnalité plutôt régulière de ses WUE, Nalohou se caractérise par une variabilité inter-annuelle beaucoup plus forte, liée à son statut de zone cultivée et à son couvert végétal en mosaïque.

Ces résultats ont été observés par d'autres auteurs (e.g. KLOSTERHALFEN et al., 2023) selon lesquels les activités anthropiques et la différence de végétalisation au sein d'un *footprint* peuvent être à l'origine d'une instabilité inter-décadaire et interannuelle des échanges carbone-eau modélisés, par rapport à des écosystèmes à la végétation plus homogènes. Ils permettent aussi d'exposer la difficulté de transposer les résultats et conclusions d'un site à d'autres écosystèmes du même type : chaque site conserve en effet une spécificité propre (topographie, végétalisation, climat) qui doit être considérée pour interpréter les flux et donc les WUE.

Une solution à cette difficulté de modélisation d'écosystèmes hétérogènes serait de s'intéresser à la contribution de chaque espèce à la WUE via des mesures foliaires, ce qui a déjà été mis en avant par KUTSCH et al., 2008 à partir d'une savane sud-africaine.

4.3 Relations avec la WUE

Les savanes sont soumises à une limitation d'eau une grande partie de l'année, et les premières pluies de la mousson provoquent une réaction rapide de ces écosystèmes : augmentation de la productivité, épaississement du couvert végétal, ... mais ces biomes sont aussi adaptés aux sécheresses, comme l'attestent des feuilles persistantes d'*Isobertia*, ou des herbacées toujours photosynthétiquement actives. L'effet sur la WUE n'est pourtant pas linéaire, car l'influence de la SWC sur l'ET et la G_s (traduisant la transpiration végétale) est moins directe : ces dernières dépendent aussi de la phénologie de l'espèce, mais aussi du climat.

En s'intéressant au lien entre les WUE et la SWC à deux profondeurs, les résultats ont montré que cette relation variait en fonction de la saison. Les saisons sèches et intermédiaires voient une diminution presque instantanée de la WUE lorsque la SWC augmente. Quant à la saison des pluies, caractérisée entre autres par une faible VPD, elle est témoin de plus larges gammes de SWC, depuis de très basses jusqu'à de très hautes teneurs en eau, mais ses WUE restent stables (et faibles, sauf pour l'eWUE) tout le long de ce profil hydrique.

Une nouvelle fois, les deux écosystèmes étudiés ici se différencient : à Bellefoungou, le couvert végétal (et donc le système racinaire capable de capter l'eau en profondeur) presque omniprésent pendant l'année permet aux plantes de maintenir des WUE élevées même pendant les jours les plus secs, ce qui avait été observé dans un écosystème similaire (KUTSCH et al., 2008 ; SUN et al., 2024). À l'inverse, le sol quasi nu de Nalohou pendant les mois secs diminue cette efficacité en dessous d'un certain seuil de SWC. Ces observations informent sur la morphologie et la phénologie des végétaux de ce site : même sans précision méthodologique sur leur profondeur racinaire ou leurs mécanismes de captage d'eau, joindre la WUE à la SWC offre des informations sur la manière dont les espèces de l'écosystème se maintiennent en cas de stress hydrique (absorption d'eau en profondeur par les arbres qui permet le renouvellement foliaire en saison sèche) ou se

re-développent après une adaptation à un stress hydrique aussi long.

D'autres études ont montré le rôle majeur de la SWC sur la WUE (KUTSCH et al., 2008 ; HE et al., 2017 ; BEJAGAM et al., 2023) mais aussi sa complexité d'interprétation : sans information sur la texture du sol ou sur la profondeur racinaire des essences, cette variable ne peut expliquer précisément à elle seule les variations de WUE. Ainsi, connaître la morphologie racinaire, la phénologie, la texture du sol ou le potentiel hydrique d'un profil pourrait permettre d'extrapoler les observations d'un écosystème à un autre semblable, de même qu'intégrer une ou plusieurs de ces variables dans le calcul de la WUE d'écosystèmes soumis à de fortes saisonnalités contribuerait à de meilleures modélisations des dynamiques des interactions carbone-eau (KUTSCH et al., 2008).

Au-delà de simples observations des relations WUE-SWC, s'intéresser aux dynamiques carbone-eau face aux contraintes hydriques posées à un écosystème nécessite d'investiguer l'évolution de sa résilience en regard du changement climatique et donc du changement des caractéristiques climatiques auxquelles il sera exposé. Dans cette optique, JI et al., 2021 s'étaient intéressés à un potentiel décalage temporel des sécheresses édaphiques sur l'eWUE. Les auteurs avaient remarqué que les impacts sur l'eWUE des stress hydriques en Afrique de l'Ouest n'étaient pas décalés par rapport à la métrique, c'est-à-dire que les écosystèmes de cette région ne subissent pas les sécheresses sur le long terme. De la même manière, M. ZHANG et al., 2025 ont observé que leur résistance aux sécheresses édaphiques rapides se renforçait ces vingt dernières années. Vu l'évolution des conditions climatiques exposées à ces milieux (SYLLA et al., 2016), il est certain qu'intégrer des données édaphiques aux observations de la WUE permettra de mieux comprendre à quels défis ces écosystèmes et les espèces (végétales et animales) qui en dépendent feront face. De même, le site de Nalohou étant en partie occupé par des parcelles agricoles, prédire les dynamiques hydriques de la WUE contribuera à une meilleure adaptation de l'agriculture à ces challenges climatiques actuels et futurs.

4.4 Causes des variabilités

Les constats de ces articles et de ce travail reflètent les différences fondamentales de structure entre les deux écosystèmes, pourtant proches d'une quinzaine de kilomètres seulement, permettant d'interpréter les résultats et donc de comparer les WUE.

Tout d'abord, l'**hétérogénéité du couvert végétal** (herbacées, surfaces cultivées, surfaces arborées) et de la temporalité de la phénologie des espèces à l'intérieur du *footprint* de Nalohou empêchent d'évaluer de manière pertinente les WUE à cette échelle. Cette composition végétale hétérogène provoque des réponses temporellement variables des plantes face aux conditions climatiques, dues aux stades de croissance/développement (feuillaison, floraison, fructification) décalés entre les espèces mais aussi à leurs différentes stratégies de résistance ou d'adaptation aux contraintes climatiques. Dans un pareil

cas, calculer l'**iWUE foliaire** de quelques individus d'une même espèce compléterait les observations des WUE écosystémiques mobilisées. À l'inverse, le couvert plus homogène de Bellefoungou permet une meilleure interprétation des métriques, car la physiologie végétale spécifique y est plus généralisable sur l'ensemble du *footprint* qu'à Nalohou.

En plus de la composition végétale plus homogène que celle de l'autre site, la forêt claire ne subit, en principe, aucune **activité humaine**, laissant le temps et l'espace aux plantes pérennes de développer leur réseau racinaire pour atteindre les nappes en période de stress hydrique. Quant au site de Nalohou, les pratiques agricoles appliquées une partie de l'année et le sol quasi à nu à d'autres moments ne permettent pas à l'écosystème d'être en équilibre avec son environnement, menant par exemple à des amplitudes annuelles d'iWUE très différentes entre années.

4.5 Limites de l'étude

Les causes de la variabilité inter-site citées dans les paragraphes précédent montrent que ces résultats **ne peuvent être généralisés à d'autres écosystèmes semblables**. En effet, un seul site par type d'écosystème est étudié dans cette recherche, or les savanes représentent jusqu'à 60 % du continent africain ; augmenter le nombre de tours à flux et/ou développer d'autres méthodes de mesures sur ces écosystèmes contribuerait à étoffer les connaissances sur ces biomes et prévoir leurs adaptations et évolutions face aux extrêmes climatiques. De plus, le **footprint de Nalohou** pouvant inclure des surfaces non cultivées trouble la robustesse des analyses (couvert intra- et inter-annuel variable) de cet écosystème. Dans le même ordre d'idées, les **données lacunaires** (notamment à Bellefoungou) limitent aussi l'analyse des résultats de ce site, mais aussi leur comparaison avec ceux de Nalohou, ce qui est surtout visible pour les iWUE mais aussi pour suivre l'évolution inter-annuelle des métriques. Ces observations confirment une nouvelle fois la nécessité de développer des structures robustes et des recherches dans ces milieux.

Au niveau de la méthodologie, si l'eWUE et l'uWUE ont fait leurs preuves dans la littérature scientifique, **les iWUE ont été moins étudiées**, en particulier dans les savanes. De ce fait, les résultats obtenus dans ce travail pour ces expressions ne peuvent être comparés à ceux de précédents articles dans des écosystèmes similaires.

Une autre métrique qui a été estimée à partir de modèles et qui est nécessaire dans la formulation des WUE est la GPP, ici développée à partir de la **méthode de partitioning de la NEE de Lasslop (2010)**. Celle-ci est préférée à celle de Reichstein (2005) dans les écosystèmes en climats tropicaux qui ne sont pas soumis à de fortes variations de températures, mais elles ont toutes deux été développées à partir d'une majorité de sites en climats tempérés. Or, les végétations des climats tropicaux et tempérés, au-delà des variations de températures, ne sont pas soumises aux mêmes contraintes climatiques (durée et type de saisons, précipitations) ou édaphiques (type de sols, humidité, texture).

5 Conclusion

L'objectif de ce travail était de comparer la modélisation des cycles du carbone et de l'eau de deux écosystèmes au Bénin (une forêt claire à Bellefoungou ; une savane cultivée à Nalohou), à partir de quatre expressions de la WUE ($eWUE$, $uWUE$, $iWUE_{eco}$ et $iWUE_{th}$), calculées via des mesures de flux de carbone et de vapeur d'eau prises par eddy covariance, de 2008 à 2016.

Bien que l' $iWUE_{eco}$ et l' $iWUE_{th}$ peuvent être considérées comme les formulations les plus proches de la physiologie réelle des écosystèmes, l' $eWUE$ et l' $uWUE$ sont capables de mettre en évidence les variabilités inter-saisonnières et inter-annuelles des stratégies d'utilisation de l'eau. De plus, leur facilité de calcul est pratique dans des contextes où les données nécessaires aux $iWUE$ sont indisponibles. Les quatre formulations doivent donc être envisagées comme complémentaires, chacune offrant un angle d'analyse différent sur le couplage carbone-eau d'un écosystème. Ainsi, ce travail souligne l'intérêt d'élargir la définition de la WUE pour mieux prendre en compte les conditions environnementales de divers milieux.

Ces observations se retrouvent naturellement dans les relations WUE-SWC, et les interactions entre ces deux variables apportent aussi des conclusions sur la morphologie et la phénologie des espèces végétales d'un site.

Des conclusions de cette analyse comparative de la WUE, ce travail contribue à une meilleure compréhension du couplage carbone-eau dans les écosystèmes tropicaux, mais plus de contributions méthodologiques peuvent être proposées pour approfondir les connaissances et les applications de la WUE à d'autres environnements. Parmi elles, l'intégration de données édaphiques, le suivi des pratiques agricoles locales, l'étude de la phénologie et de la morphologie des essences tropicales, ou encore le développement d'outils de modélisation spécifiques à ces régions (GPP, NPP) préciseraient les comportements observés. L'extension du réseau de tours à flux en milieu tropical est également pertinent pour affiner la représentation des processus dans ces régions, aujourd'hui sous-représentées dans les bases de données climatiques mondiales.

Références

- AGO, E. E., AGBOSSOU, E. K., GALLE, S., COHARD, J.-M., HEINESCH, B., & AUBINET, M. (2014). Long term observations of carbon dioxide exchange over cultivated savanna under a Sudanian climate in Benin (West Africa). *Agricultural and Forest Meteorology*, 197, 13-25. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.06.005>
- AGO, E. E., AGBOSSOU, E. K., OZER, P., & AUBINET, M. (2016). Mesure des flux de CO₂ et séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres ouest-africains (Synthèse Bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 20(1). <https://orbi.uliege.be/handle/2268/189429>
- AMOUZOU, K. A., LAMERS, J. P. A., NAAB, J. B., BORGEMEISTER, C., VLEK, P. L. G., & BECKER, M. (2019). Climate change impact on water- and nitrogen-use efficiencies and yields of maize and sorghum in the northern Benin dry savanna, West Africa. *Field Crops Research*, 235, 104-117. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.02.021>
- ANDERSON, C. H., & READ, D. W. L. (1966). WATER-USE EFFICIENCY OF SOME VARIETIES OF WHEAT, OATS, BARLEY, AND FLAX GROWN IN THE GREENHOUSE. *Canadian journal of plant science*, 46(4), 375-378. <https://doi.org/10.4141/cjps66-063>
- BALDOCCHI, D. D. (2003). Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems : past, present and future. *Global Change Biology*, 9(4), 479-492. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00629.x>
- BALDOCCHI, D. D., VERMA, S. B., & ROSENBERG, N. J. (1985). Water use efficiency in a soybean field : influence of plant water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 34(1), 53-65. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(85\)90054-1](https://doi.org/10.1016/0168-1923(85)90054-1)
- BEER, C., CIAIS, P., REICHSTEIN, M., BALDOCCHI, D., LAW, B. E., PAPALE, D., SOUSANA, J.-F., AMMANN, C., BUCHMANN, N., FRANK, D., GIANELLE, D., JANSSENS, I. A., KNOHL, A., KO STNER, B., MOORS, E., ROUPSARD, O., VERBEECK, H., VESALA, T., WILLIAMS, C. A., & G., W. (2009). *Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level*. <https://doi.org/10.1029/2008GB003233>
- BEJAGAM, V., SINGH, A., & SHARMA, A. (2023). Spatiotemporal variability and controlling factors of ecosystem water use efficiency in india. *Theoretical and Applied Climatology*, 152(1), 813-827. <https://doi.org/10.1007/s00704-023-04418-z>
- BLANCHARD, M. (2010). GESTION DE LA FERTILITE DES SOLS ET ROLE DU TROUPEAU DANS LES SYSTEMES COTON-CEREALES-ELEVAGE AU MALI- SUD.
- BRIGGS, L. J., & SHANTZ, H. L. (1911). The wilting coefficient for different plants and its indirect determination. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 1(8), 228-232. <https://www.jstor.org/stable/24520619>

- CALVIN, K., DASGUPTA, D., KRINNER, G., MUKHERJI, A., THORNE, P. W., TRISOS, C., ROMERO, J., ALDUNCE, P., BARRETT, K., BLANCO, G., CHEUNG, W. W., CONNORS, S., DENTON, F., DIONGUE-NIANG, A., DODMAN, D., GARSCHAGEN, M., GEDEN, O., HAYWARD, B., JONES, C., ... PÉAN, C. (2023, juillet). *IPCC, 2023 : climate change 2023 : synthesis report. contribution of working groups I, II and III to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [core writing team, h. lee and j. romero (eds.)]. IPCC, geneva, switzerland*. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- CHAPIN, F. S., & EVINER, V. T. (2014). 10.6 - Biogeochemical Interactions Governing Terrestrial Net Primary Production. In H. D. HOLLAND & K. K. TUREKIAN (Éd.), *Treatise on Geochemistry (Second Edition)* (p. 189-216). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-095975-7.00806-8>
- CHEN, W., LIU, S., ZHAO, S., ZHU, Y., FENG, S., WANG, Z., WU, Y., XIAO, J., YUAN, W., YAN, W., JU, H., & WANG, Q. (2023). Temporal dynamics of ecosystem, inherent, and underlying water use efficiencies of forests, grasslands, and croplands and their responses to climate change. *Carbon Balance and Management*, 18(1), 1-14. <https://doi.org/10.1186/s13021-023-00232-2>
- CUI, S., XIAO, Y., YANG, Y., HU, Z., & ZHENG, G. (2024). Spatial variations in water use efficiency across global terrestrial ecosystems. *CATENA*, 235, 107670. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107670>
- DAN, L., JI, J., & HE, Y. (2007). Use of ISLSCP II data to intercompare and validate the terrestrial net primary production in a land surface model coupled to a general circulation model. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 112. <https://doi.org/10.1029/2006JD007721>
- DOBSON, A., HOPCRAFT, G., MDUMA, S., OGUTU, J. O., FRYXELL, J., ANDERSON, T. M., ARCHIBALD, S., LEHMANN, C., POOLE, J., CARO, T., MULDER, M. B., HOLT, R. D., BERGER, J., RUBENSTEIN, D. I., KAHUMBU, P., CHIDUMAYO, E. N., MILNER-GULLAND, E. J., SCHLUTER, D., OTTO, S., ... SINCLAIR, A. R. E. (2022). Savannas are vital but overlooked carbon sinks. *Science (New York, N.Y.)*, 375(6579), 392. <https://doi.org/10.1126/science.abn4482>
- FAN, Z., NEFF, J. C., & HANAN, N. P. (2015). Modeling pulsed soil respiration in an African savanna ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 200, 282-292. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.10.009>
- FANG, H., BARET, F., PLUMMER, S., & SCHAEPMAN-STRUB, G. (2019). An overview of global leaf area index (LAI) : methods, products, validation, and applications. *Reviews of Geophysics*, 57(3), 739-799. <https://doi.org/10.1029/2018RG000608>
- FARQUHAR, G. D., & SHARKEY, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 33, 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>

- FOKEN, T., AUBINET, M., & LEUNING, R. (2012). The eddy covariance method. In M. AUBINET, T. VESALA & D. PAPALE (Éd.), *Eddy covariance : a practical guide to measurement and data analysis* (p. 1-19). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-2351-1_1
- FRIEDLINGSTEIN, P., O’SULLIVAN, M., JONES, M. W., ANDREW, R. M., HAUCK, J., LANDSCHÜTZER, P., LE QUÉRÉ, C., LI, H., LUIJKX, I. T., OLSEN, A., PETERS, G. P., PETERS, W., PONGRATZ, J., SCHWINGSHACKL, C., SITCH, S., CANADELL, J. G., CIAIS, P., JACKSON, R. B., ALIN, S. R., . . . ZENG, J. (2025). Global Carbon Budget 2024. *Earth System Science Data*, 17(3), 965-1039. <https://doi.org/10.5194/essd-17-965-2025>
- FU, C., & XU, M. (2023). Achieving carbon neutrality through ecological carbon sinks : A systems perspective. *Green Carbon*, 1(1), 43-46. <https://doi.org/10.1016/j.greenca.2023.08.005>
- GENTINE, P., GREEN, J. K., GUÉRIN, M., HUMPHREY, V., SENEVIRATNE, S. I., ZHANG, Y., & ZHOU, S. (2019). Coupling between the terrestrial carbon and water cycles - a review. *Environmental Research Letters*, 14(8), 083003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab22d6>
- GRACE, J., JOSÉ, J. S., MEIR, P., MIRANDA, H. S., & MONTES, R. A. (2006). Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*, 33(3), 387-400. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01448.x>
- GUO, F., JIN, J., YONG, B., WANG, Y., & JIANG, H. (2020). Responses of water use efficiency to phenology in typical subtropical forest ecosystems—a case study in zhejiang province. *Science China Earth Sciences*, 63(1), 145-156. <https://doi.org/10.1007/s11430-018-9360-0>
- HANSEN, J., SATO, M., GLASCOE, J., & RUEDY, R. (1998). A common-sense climate index : is climate changing noticeably ? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(8), 4113-4120. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.8.4113>
- HE, B., WANG, H., HUANG, L., LIU, J., & CHEN, Z. (2017). A new indicator of ecosystem water use efficiency based on surface soil moisture retrieved from remote sensing. *Ecological Indicators*, 75, 10-16. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.017>
- HERRMANN, S. M., BRANDT, M., RASMUSSEN, K., & FENSHOLT, R. (2020). Accelerating land cover change in west africa over four decades as population pressure increased. *Communications Earth & Environment*, 1(1), 53. <https://doi.org/10.1038/s43247-020-00053-y>
- HOLDO. (2009). *A Disease-Mediated Trophic Cascade in the Serengeti and its Implications for Ecosystem C* - ULiège Library. Récupérée août 12, 2025, à partir de <https://explore.lib.uliege.be>
- HUANG, M., PIAO, S., SUN, Y., CIAIS, P., CHENG, L., MAO, J., POULTER, B., SHI, X., ZENG, Z., & WANG, Y. (2015). Change in terrestrial ecosystem water-use

- efficiency over the last three decades. *Global Change Biology*, 21(6), 2366-2378. <https://doi.org/10.1111/gcb.12873>
- ITO, A., & INATOMI, M. (2012). Water-Use Efficiency of the Terrestrial Biosphere : A Model Analysis Focusing on Interactions between the Global Carbon and Water Cycles. *Journal of Hydrometeorology*, 13(2), 681-694. <https://doi.org/10.1175/JHM-D-10-05034.1>
- JI, Y., LI, Y., YAO, N., BISWAS, A., ZOU, Y., MENG, Q., & LIU, F. (2021). The lagged effect and impact of soil moisture drought on terrestrial ecosystem water use efficiency. *Ecological Indicators*, 133, 108349. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108349>
- JIN, J., WANG, Y., ZHANG, Z., MAGLIULO, V., JIANG, H., & CHENG, M. (2017). Phenology plays an important role in the regulation of terrestrial ecosystem water-use efficiency in the northern hemisphere. *Remote Sensing*, 9(7), 664. <https://doi.org/10.3390/rs9070664>
- KANG, W., & KANG, S. (2019). On the use of alternative water use efficiency parameters in dryland ecosystems : a review. *Journal of Ecology and Environment*, 43(1), 24. <https://doi.org/10.1186/s41610-019-0122-7>
- KLOSTERHALFEN, A., CHI, J., KLJUN, N., LINDROTH, A., LAUDON, H., NILSSON, M. B., & PEICHL, M. (2023). Two-level eddy covariance measurements reduce bias in land-atmosphere exchange estimates over a heterogeneous boreal forest landscape. *Agricultural and Forest Meteorology*, 339, 109523. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109523>
- KNAUER, J., ZAEHLE, S., MEDLYN, B. E., REICHSTEIN, M., WILLIAMS, C. A., MIGLIAVACCA, M., DE KAUWE, M. G., WERNER, C., KEITEL, C., KOLARI, P., LIMOUSIN, J.-M., & LINDERSON, M.-L. (2018). Towards physiologically meaningful water-use efficiency estimates from eddy covariance data. *Global Change Biology*, 24(2), 694-710. <https://doi.org/10.1111/gcb.13893>
- KUGLITSCH, F. G., REICHSTEIN, M., BEER, C., CARRARA, A., CEULEMANS, R., GRANIER, A., JANSSENS, I. A., KOESTNER, B., LINDROTH, A., LOUSTAU, D., MATTEUCCI, G., MONTAGNANI, L., MOORS, E. J., PAPALE, D., PILEGAARD, K., RAMBAL, S., REBMANN, C., SCHULZE, E. D., SEUFERT, G., ... VALENTINI, R. (2008, novembre). Characterisation of ecosystem water-use efficiency of european forests from eddy covariance measurements. <https://doi.org/10.5194/bg-5-4481-2008>
- KUTSCH, W. L., HANAN, N., SCHOLES, B., MCHUGH, I., KUBHEKA, W., ECKHARDT, H., & WILLIAMS, C. (2008). Response of carbon fluxes to water relations in a savanna ecosystem in South Africa. *Biogeosciences*, 5(6), 1797-1808. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1797-2008>
- LASSLOP, G., REICHSTEIN, M., PAPALE, D., RICHARDSON, A. D., ARNETH, A., BARR, A., STOY, P., & WOHLFAHRT, G. (2010). Separation of net ecosystem exchange

- into assimilation and respiration using a light response curve approach : critical issues and global evaluation. *Global Change Biology*, 16(1), 187-208. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02041.x>
- LATHUILLIÈRE, M. J., JOHNSON, M. S., & DONNER, S. D. (2012). Water use by terrestrial ecosystems : temporal variability in rainforest and agricultural contributions to evapotranspiration in mato grosso, brazil. *Environmental Research Letters*, 7(2), 024024. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/2/024024>
- LAVERGNE, A., GRAVEN, H., DE KAUWE, M. G., KEENAN, T. F., MEDLYN, B. E., & PRENTICE, I. C. (2019). Observed and modelled historical trends in the water-use efficiency of plants and ecosystems. *Global Change Biology*, 25(7), 2242-2257. <https://doi.org/10.1111/gcb.14634>
- LE LAY, M., & GALLE, S. (2005). Seasonal cycle and interannual variability of rainfall at hydrological scales. The West African monsoon in a Sudanese climate. *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques*, 50, 524. <https://doi.org/10.1623/hysj.50.3.509.65029>
- LIU, X., FENG, X., & FU, B. (2020). Changes in global terrestrial ecosystem water use efficiency are closely related to soil moisture. *Science of The Total Environment*, 698, 134165. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134165>
- LLOYD, J., SHIBISTOVA, O., ZOLOTOUKHINE, D., KOLLE, O., ARNETH, A., WIRTH, C., STYLES, J. M., TCHEBAKOVA, N. M., & SCHULZE, E.-D. (2002). Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central siberian pine forest. *Tellus B*, 54(5), 590-610. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0889.2002.01487.x>
- MAMADOU, O. (2014). ETUDE DES FLUX D'EVAPOTRANSPIRATION EN CLIMAT SOUDANIEN : COMPORTEMENT COMPARE DE DEUX COUVERTS VEGETAUX AU BENIN.
- MEDLYN, B. E., DUURSMA, R. A., EAMUS, D., ELLSWORTH, D. S., BARTON, C. V., CROUS, K. Y., DE ANGELIS, P., FREEMAN, M., & WINGATE, L. (2011). *Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance* [ResearchGate]. https://www.researchgate.net/publication/223639074_Reconciling_the_optimal_and_empirical_approaches_to_modelling_stomatal_conductance
- MENSAH, S., NOULÈKOUN, F., & AGO, E. E. (2020). Aboveground tree carbon stocks in West African semi-arid ecosystems : Dominance patterns, size class allocation and structural drivers. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01331. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01331>
- MONTALDO, N., & OREN, R. (2016). The way the wind blows matters to ecosystem water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology*, 217, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.11.002>

- PANIGRAHI, S., VERMA, K., & TRIPATHI, P. (2021, janvier). 12 - Review of MODIS EVI and NDVI data for data mining applications. In T. T. THWEL & G. R. SINHA (Éd.), *Data Deduplication Approaches* (p. 231-253). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823395-5.00018-5>
- POHANKOVÁ, E., HLAVINKA, P., ORSÁG, M., TAKAC, J., KERSEBAUM, K., GOBIN, A., & TRNKA, M. (2018). Estimating the water use efficiency of spring barley using crop models. *The Journal of Agricultural Science*, 156, 1-17. <https://doi.org/10.1017/S0021859618000060>
- RAHIMI, J., AGO, E. E., AYANTUNDE, A., BERGER, S., BOGAERT, J., BUTTERBACH-BAHL, K., CAPPELAERE, B., COHARD, J.-M., DEMARTY, J., DIOUF, A. A., FALK, U., HAAS, E., HIERNAUX, P., KRAUS, D., ROUPSARD, O., SCHEER, C., SRIVASTAVA, A. K., TAGESSON, T., & GROTE, R. (2021). Modeling gas exchange and biomass production in West African Sahelian and Sudanian ecological zones. *Geoscientific Model Development*, 14(6), 3789-3812. <https://doi.org/10.5194/gmd-14-3789-2021>
- REICHSTEIN, M., FALGE, E., BALDOCCHI, D., PAPALE, D., AUBINET, M., BERBIGIER, P., BERNHOFER, C., BUCHMANN, N., GILMANOV, T., GRANIER, A., GRÜNWARD, T., HAVRÁNKOVÁ, K., ILVESNIEMI, H., JANOUS, D., KNOHL, A., LAURILA, T., LOHILA, A., LOUSTAU, D., MATTEUCCI, G., ... VALENTINI, R. (2005). On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration : review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 11(9), 1424-1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001002.x>
- SCHIMEL, D., PAVLICK, R., FISHER, J. B., ASNER, G. P., SAATCHI, S., TOWNSEND, P., MILLER, C., FRANKENBERG, C., HIBBARD, K., & COX, P. (2015). Observing terrestrial ecosystems and the carbon cycle from space. *Global Change Biology*, 21(5), 1762-1776. <https://doi.org/10.1111/gcb.12822>
- SCHMITZ, O. J., RAYMOND, P. A., ESTES, J. A., KURZ, W. A., HOLTGRIEVE, G. W., RITCHIE, M. E., SCHINDLER, D. E., SPIVAK, A. C., WILSON, R. W., BRADFORD, M. A., CHRISTENSEN, V., DEEGAN, L., SMETACEK, V., VANNI, M. J., & WILMERS, C. C. (2014). Animating the carbon cycle. *Ecosystems*, 17(2), 344-359. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9715-7>
- SEGHIERI, J., VESCOVO, A., PADEL, K., SOUBIE, R., ARJOUNIN, M., BOULAIN, N., de ROSNAY, P., GALLE, S., GOSSET, M., MOUCTAR, A. H., PEUGEOT, C., & TIMOUK, F. (2009). Relationships between climate, soil moisture and phenology of the woody cover in two sites located along the West African latitudinal gradient. *Journal of Hydrology*, 375(1), 78-89. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.01.023>
- SÉGUI, L., KAMAGATÉ, B., FAVREAU, G., DESCLOITRES, M., SEIDEL, J.-L., GALLE, S., PEUGEOT, C., GOSSET, M., LE BARBÉ, L., MALINUR, F., VAN EXTER, S., ARJOUNIN, M., BOUBKRAOUI, S., & WUBDA, M. (2011). Origins of streamflow

- in a crystalline basement catchment in a sub-humid Sudanian zone : The Donga basin (Benin, West Africa) : Inter-annual variability of water budget. *Journal of Hydrology*, 402(1), 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.01.054>
- SLATYER, R., & BIERHUIZEN, J. (1964). The influence of several transpiration suppressants on transpiration, photosynthesis, and water-use efficiency of cotton leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, 17(1), 131. <https://doi.org/10.1071/BI9640131>
- STROOSNIJDER, L., MOORE, D., ALHARBI, A., ARGAMAN, E., BIAZIN, B., & van den ELSEN, E. (2012). Improving water use efficiency in drylands. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4(5), 497-506. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.08.011>
- SULMAN, B. N., ROMAN, D. T., YI, K., WANG, L., PHILLIPS, R. P., & NOVICK, K. A. (2016). High atmospheric demand for water can limit forest carbon uptake and transpiration as severely as dry soil. *Geophysical Research Letters*, 43(18), 9686-9695. <https://doi.org/10.1002/2016GL069416>
- SUN, L., SUN, R., CHEN, L., SUN, T., YANG, W., XIN, H., & ZENG, Q. (2024). Larger water use efficiency associated with greater dependence on deep water sources in hot-dry valleys with reservoirs. *Journal of Hydrology*, 630, 130756. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2024.130756>
- SYLLA, M. B., NIKIEMA, P. M., GIBBA, P., KEBE, I., & KLUTSE, N. A. B. (2016). Climate change over west africa : recent trends and future projections. In J. A. YARO & J. HESSELBERG (Éd.), *Adaptation to climate change and variability in rural west africa* (p. 25-40). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31499-0_3
- TANG, X., LI, H., DESAI, A. R., NAGY, Z., LUO, J., KOLB, T. E., OLIOSO, A., XU, X., YAO, L., KUTSCH, W., PILEGAARD, K., KÖSTNER, B., & AMMANN, C. (2014). How is water-use efficiency of terrestrial ecosystems distributed and changing on earth ? *Scientific Reports*, 4(1), 7483. <https://doi.org/10.1038/srep07483>
- TESTI, L., ORGAZ, F., LÓPEZ-BERNAL, Á., & VILLALOBOS, F. (2022). Pre- and post-harvest evapotranspiration, carbon exchange and water use efficiency of a mature peach orchard in semi-arid climate. *Irrigation Science*, 40. <https://doi.org/10.1007/s00271-022-00797-9>
- TIAN, H., LU, C., CHEN, G., XU, X., LIU, M., REN, W., TAO, B., SUN, G., PAN, S., & LIU, J. (2011). Climate and land use controls over terrestrial water use efficiency in monsoon asia. *Ecohydrology*, 4(2), 322-340. <https://doi.org/10.1002/eco.216>
- TOLK, J. (2003). Plant Available Soil Water.
- VERHOEF, A., ALLEN, S. J., DE BRUIN, H. A. R., JACOBS, C. M. J., & HEUSINKVELD, B. G. (1996). Fluxes of carbon dioxide and water vapour from a Sahelian savanna. *Agricultural and Forest Meteorology*, 80(2), 231-248. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(95\)02294-5](https://doi.org/10.1016/0168-1923(95)02294-5)

- WANG, L., LI, Y., ZHANG, X., CHEN, K., & SIDDIQUE, K. H. M. (2024). Soil water content and vapor pressure deficit affect ecosystem water use efficiency through different pathways. *Journal of Hydrology*, 640, 131732. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2024.131732>
- WANG, T., TANG, X., ZHENG, C., GU, Q., WEI, J., & MA, M. (2018). Differences in ecosystem water-use efficiency among the typical croplands. *Agricultural Water Management*, 209, 142-150. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.07.030>
- WANG, Y., ZHOU, L., PING, X., JIA, Q., & LI, R. (2018). Ten-year variability and environmental controls of ecosystem water use efficiency in a rainfed maize cropland in northeast china. *Field Crops Research*, 226, 48-55. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.07.006>
- WIECKOWSKI, A., VESTIN, P., ARDÖ, J., ROUPSARD, O., NDIAYE, O., DIATTA, O., BA, S., AGBOHESSOU, Y., FENSHOLT, R., VERBRUGGEN, W., GEBREMEDHN, H. H., & TAGESSON, T. (2024). Eddy covariance measurements reveal a decreased carbon sequestration strength 2010–2022 in an african semiarid savanna. *Global Change Biology*, 30(9), e17509. <https://doi.org/10.1111/gcb.17509>
- WUTZLER, T., LUCAS-MOFFAT, A., MIGLIAVACCA, M., KNAUER, J., SICKEL, K., ŠIGUT, L., MENZER, O., & REICHSTEIN, M. (2018). Basic and extensible post-processing of eddy covariance flux data with REddyProc. *Biogeosciences*, 15(16), 5015-5030. <https://doi.org/10.5194/bg-15-5015-2018>
- XUE, B.-L., GUO, Q., OTTO, A., XIAO, J., TAO, S., & LI, L. (2015). Global patterns, trends, and drivers of water use efficiency from 2000 to 2013. *Ecosphere*, 6(10), 1-18. <https://doi.org/10.1890/ES14-00416.1>
- YOUSSEUF, I., & LAWANI, M. (2000). Les sols béninois : classification dans la Base de référence mondiale. *Rapport de la Quatorzième réunion du Sous-Comité ouest et centre africain de corrélation des sols*, 29-50.
- ZHANG, M., YUAN, X., ZENG, Z., PAN, M., WU, P., XIAO, J., & KEENAN, T. F. (2025). A pronounced decline in northern vegetation resistance to flash droughts from 2001 to 2022. *Nature Communications*, 16(1), 2984. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-58253-z>
- ZHANG, Q., FICKLIN, D. L., MANZONI, S., WANG, L., WAY, D., PHILLIPS, R. P., & NOVICK, K. A. (2019). Response of ecosystem intrinsic water use efficiency and gross primary productivity to rising vapor pressure deficit. *Environmental Research Letters*, 14(7), 074023. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab2603>
- ZHANG, Y., ZHANG, J., XIA, J., GUO, Y., & FU, Y. H. (2022). Effects of Vegetation Phenology on Ecosystem Water Use Efficiency in a Semiarid Region of Northern China. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.945582>
- ZHOU, S., YU, B., HUANG, Y., & WANG, G. (2014). The effect of vapor pressure deficit on water use efficiency at the subdaily time scale. *Geophysical Research Letters*, 41(14), 5005-5013. <https://doi.org/10.1002/2014GL060741>

ZHOU, S., YU, B., ZHANG, Y., HUANG, Y., & WANG, G. (2016). Partitioning evapotranspiration based on the concept of underlying water use efficiency. *Water Resources Research*, 52(2), 1160-1175. <https://doi.org/10.1002/2015WR017766>

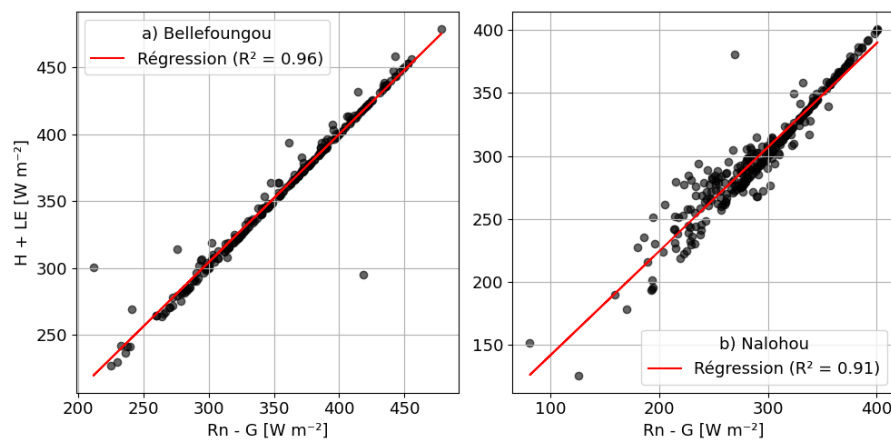
Appendices

A Image satellite de la forêt claire de Bellefoungou

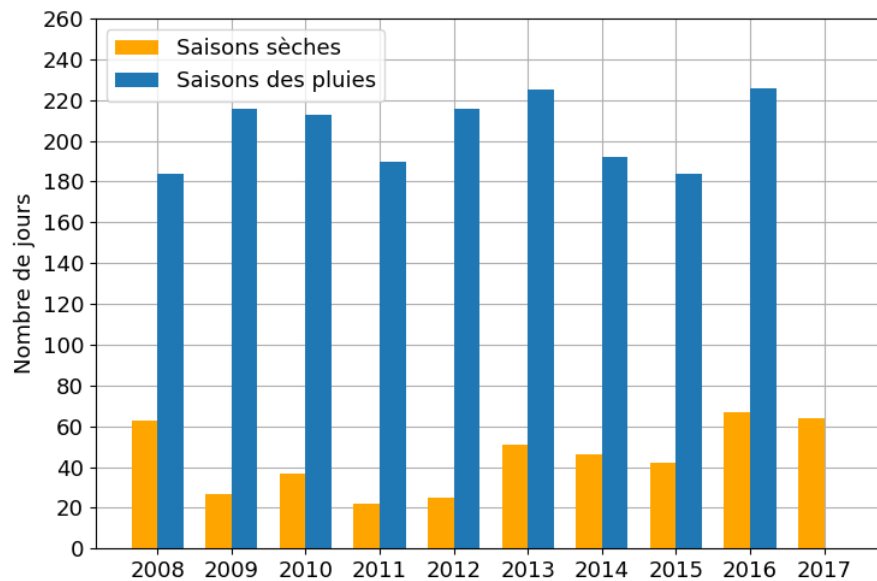
Image Google Earth du 10-12-2013. Le Nord est en haut.



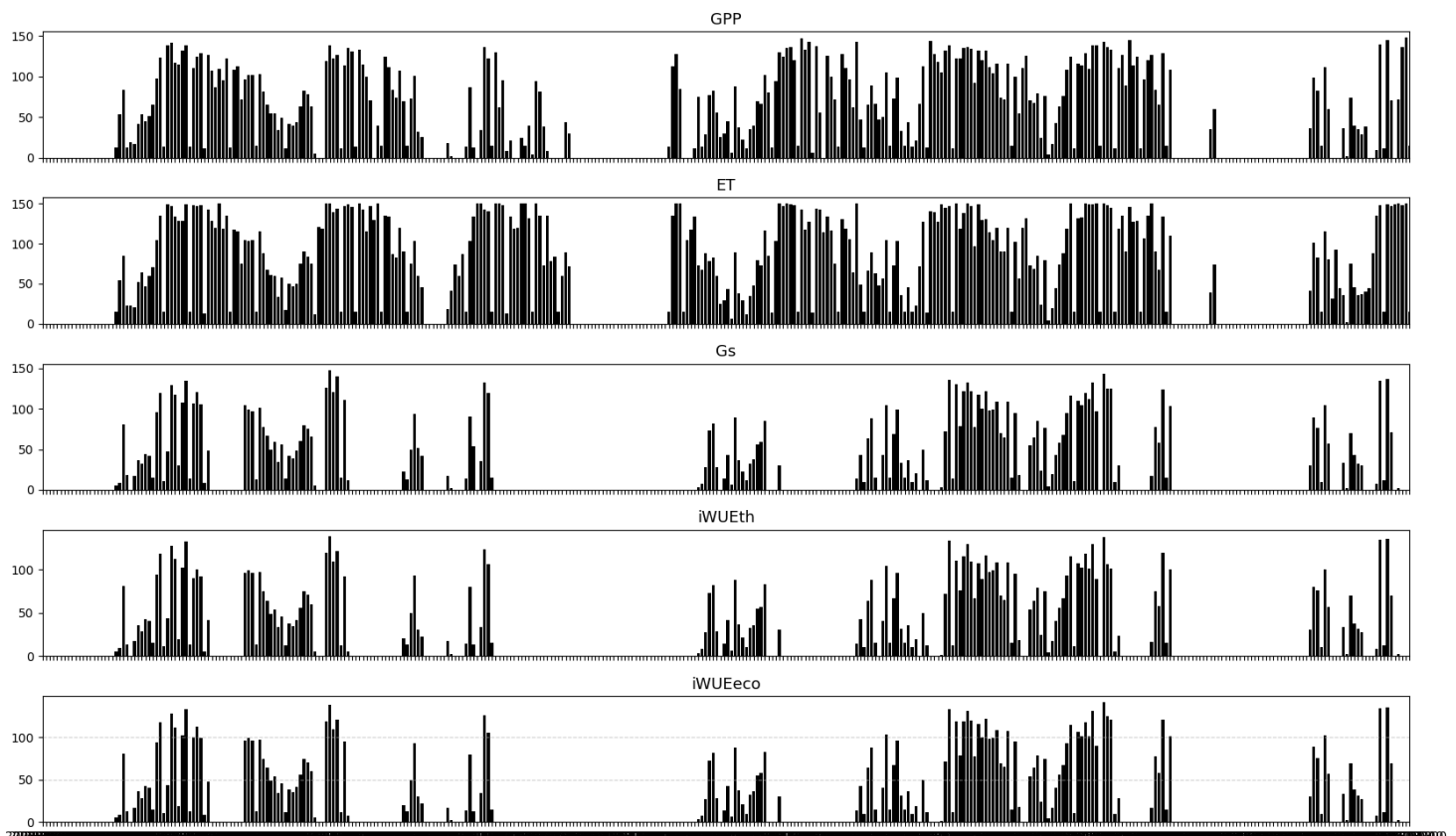
B Régression du bilan énergétique à Bellefoungou et Nalohou



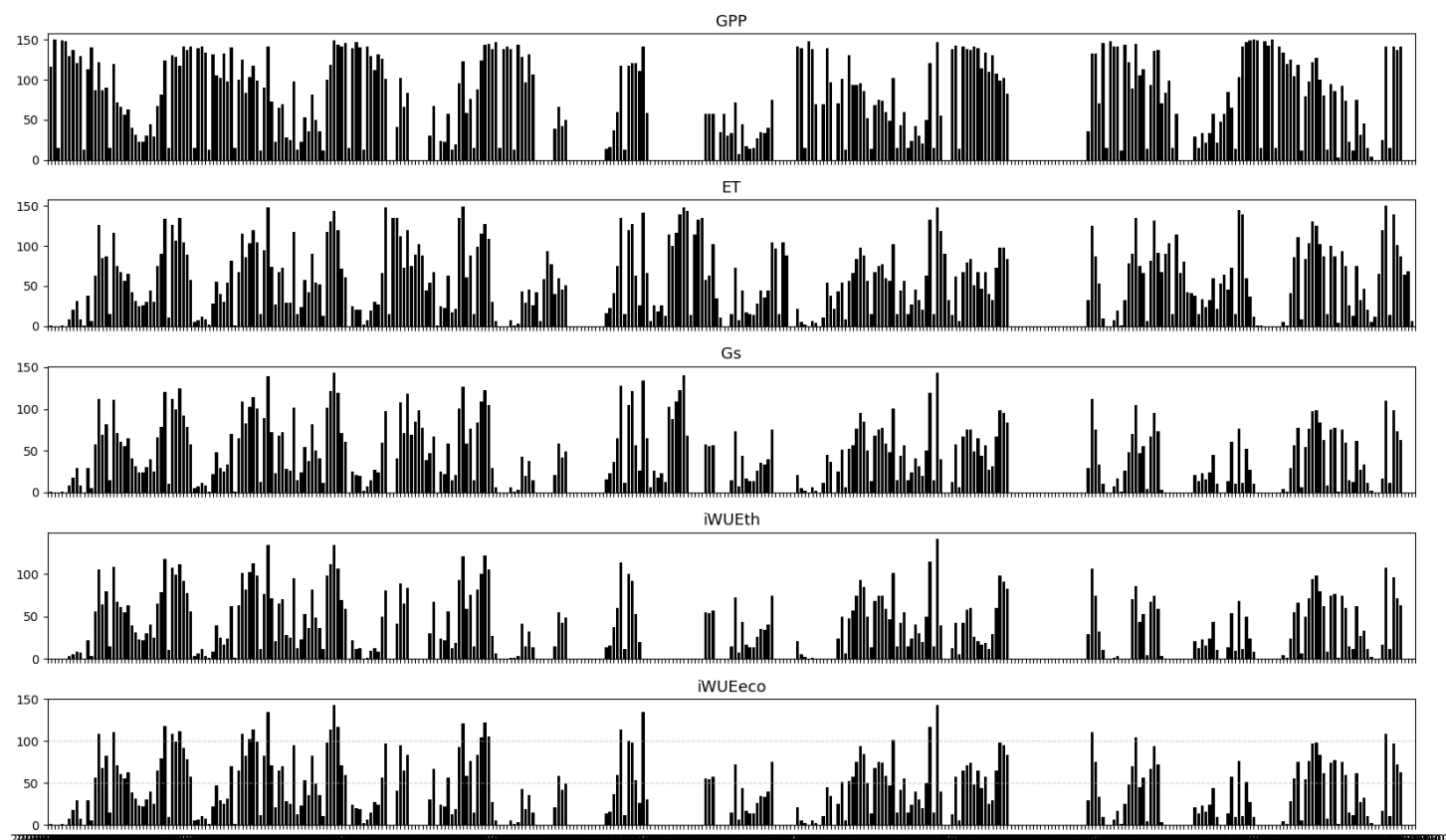
C Durée des saisons sèches et des saisons des pluies par année



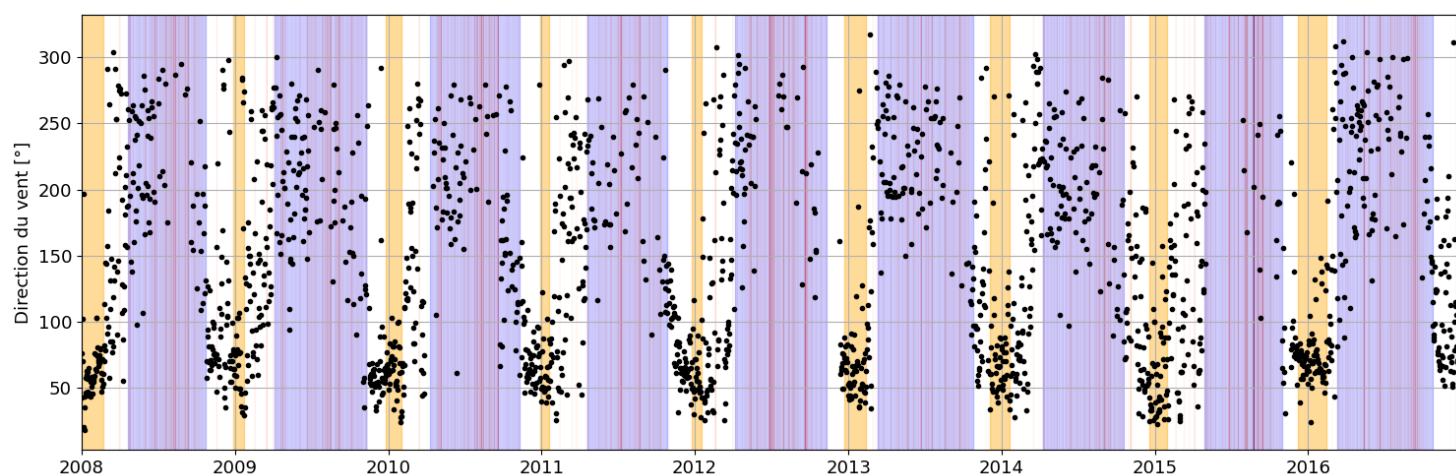
D Nombre de données demi-horaires de GPP, d'ET, de G_s , d'iWUE_{th} et d'iWUE_{eco} par décade à Bellefoungou



E Nombre de données demi-horaires de GPP, d'ET, de G_s , d'iWUE_{th} et d'iWUE_{eco} par décade à Nalohou

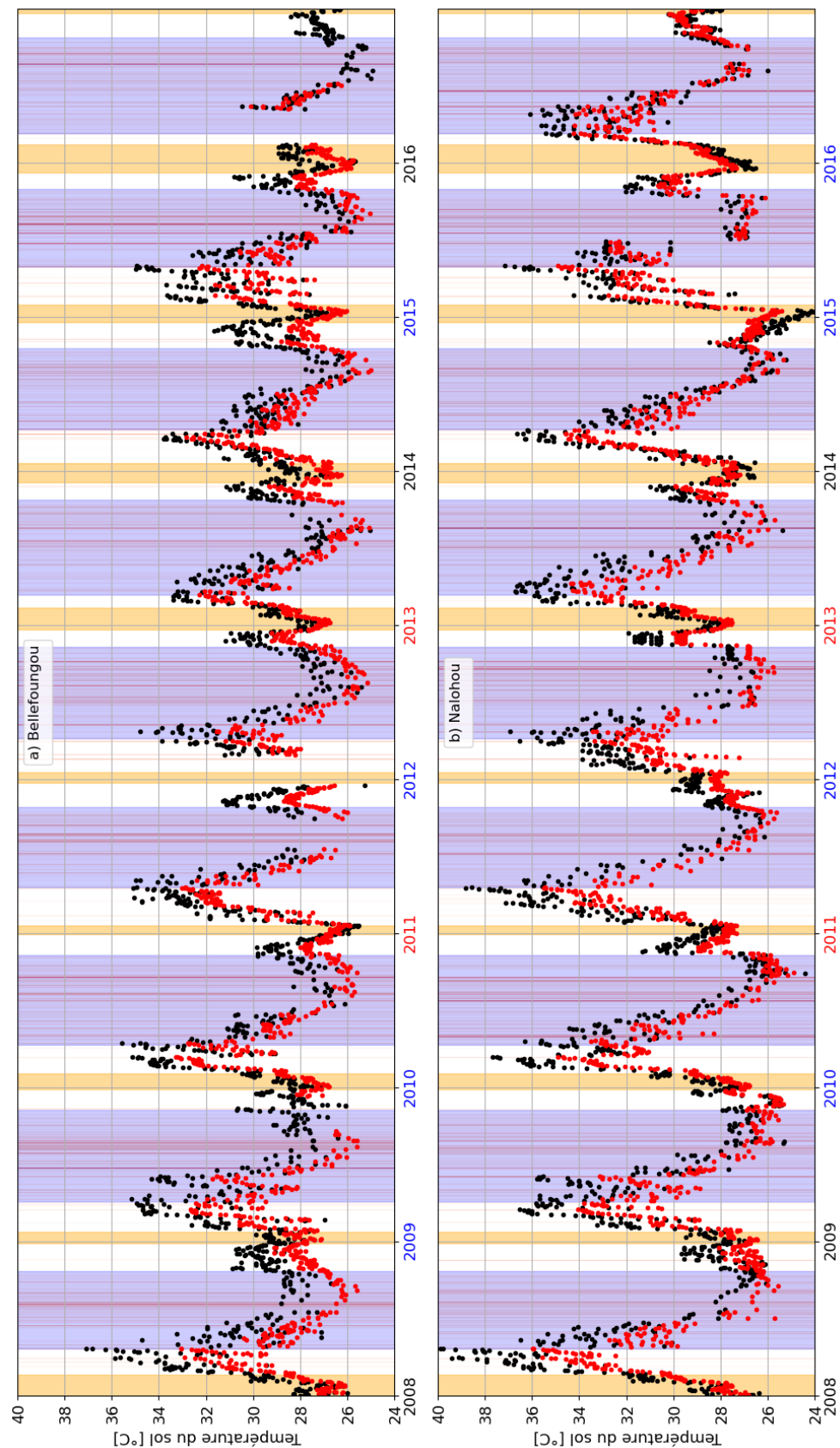


F Évolution journalière moyenne de la direction des vents à Nalohou

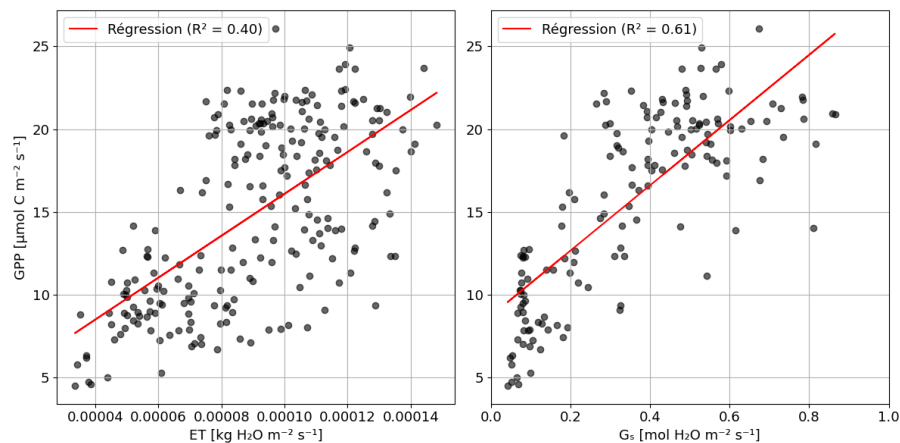


G Évolution journalière moyenne de la température du sol à Bellefoungou et Nalohou

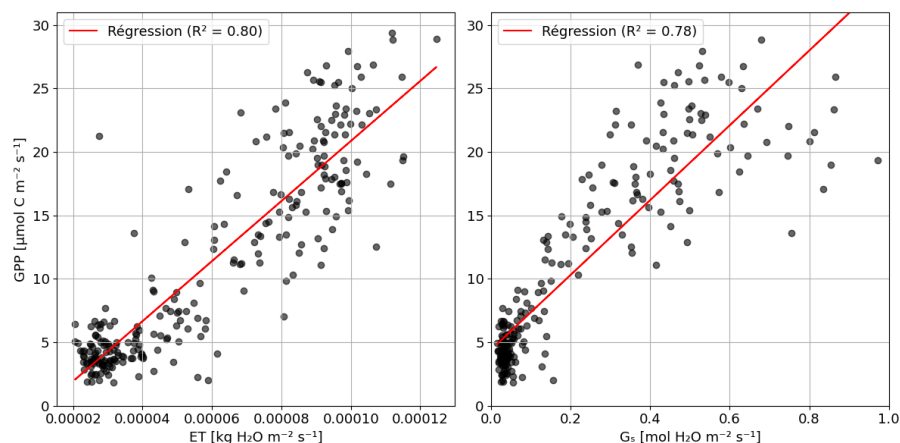
Légende : noir = 10 cm, rouge = 30 cm



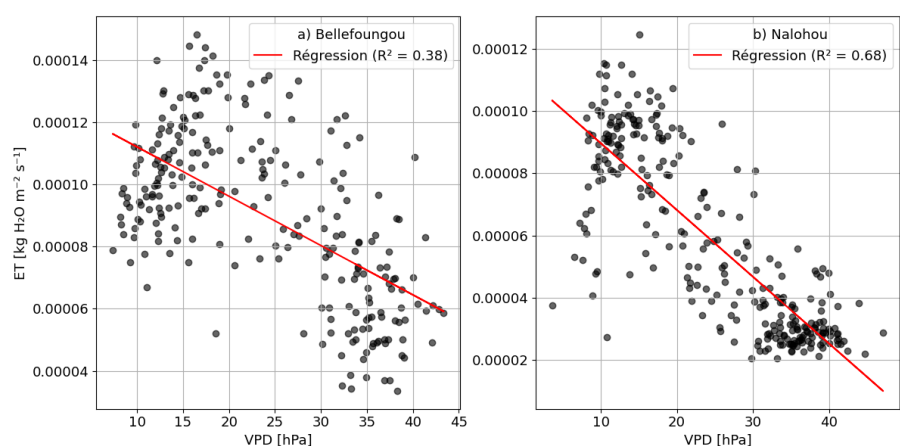
H Relation entre l'ET_R et la GPP et entre la G_S et la GPP à Bellefoungou



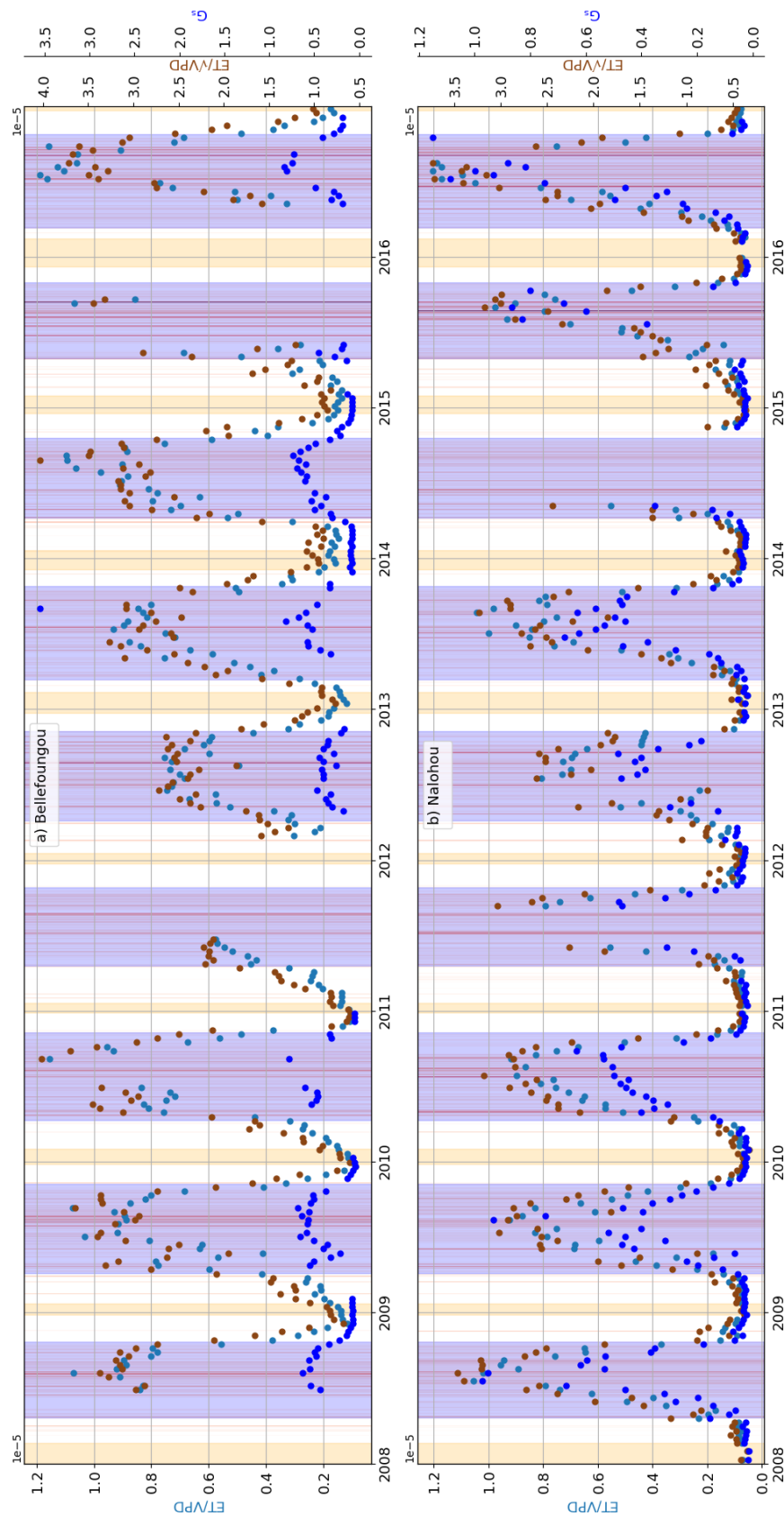
I Relation entre l'ET_R et la GPP et entre la G_S et la GPP à Nalohou



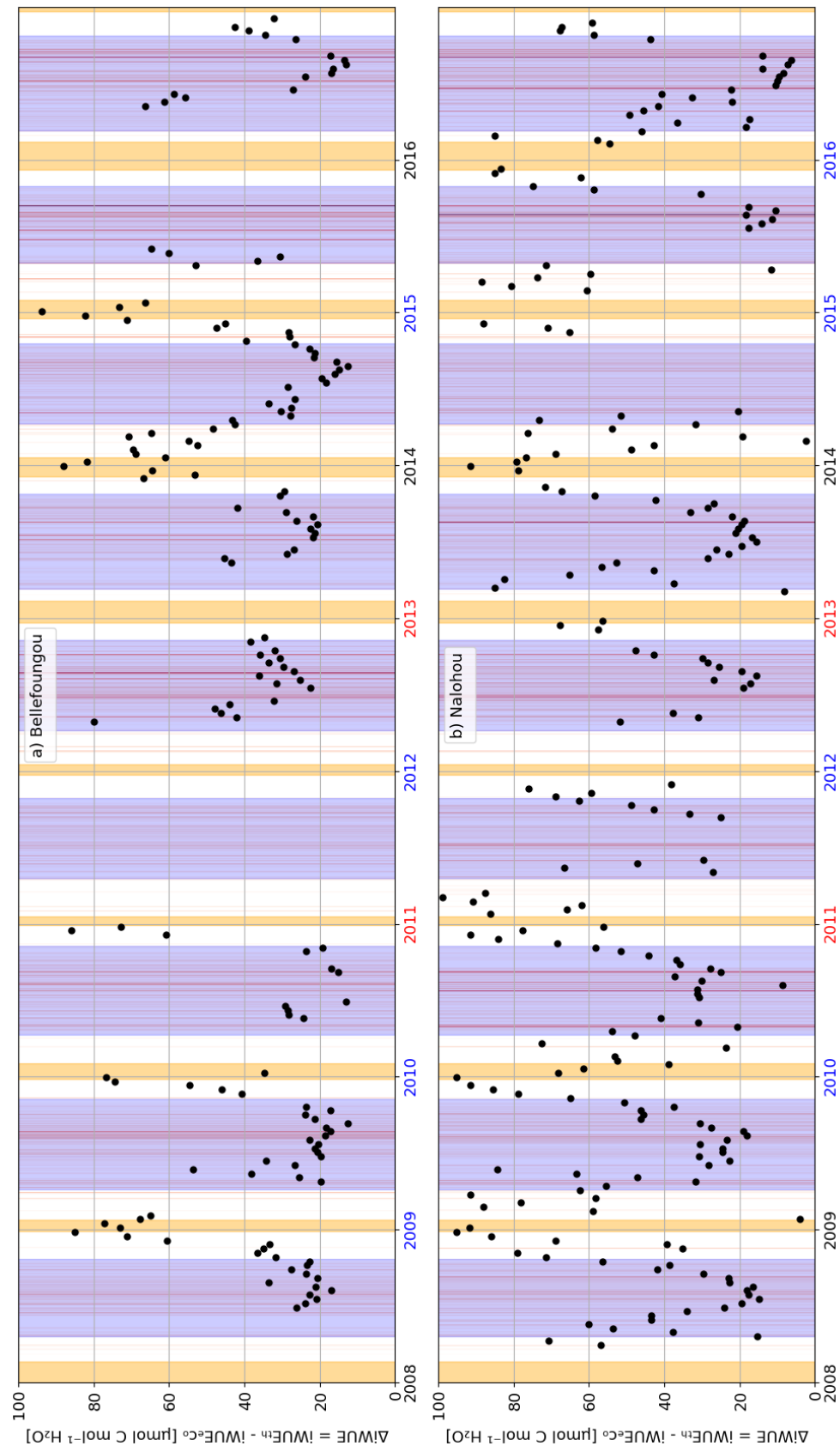
J Relation entre la VPD et l'ET_R à Bellefoungou et Nalohou



K Évolution décadaire moyenne du rapport $\frac{ET}{VPD}$, du rapport $\frac{ET}{\sqrt{VPD}}$ et de la G_s à Bellefoungou et Nalohou



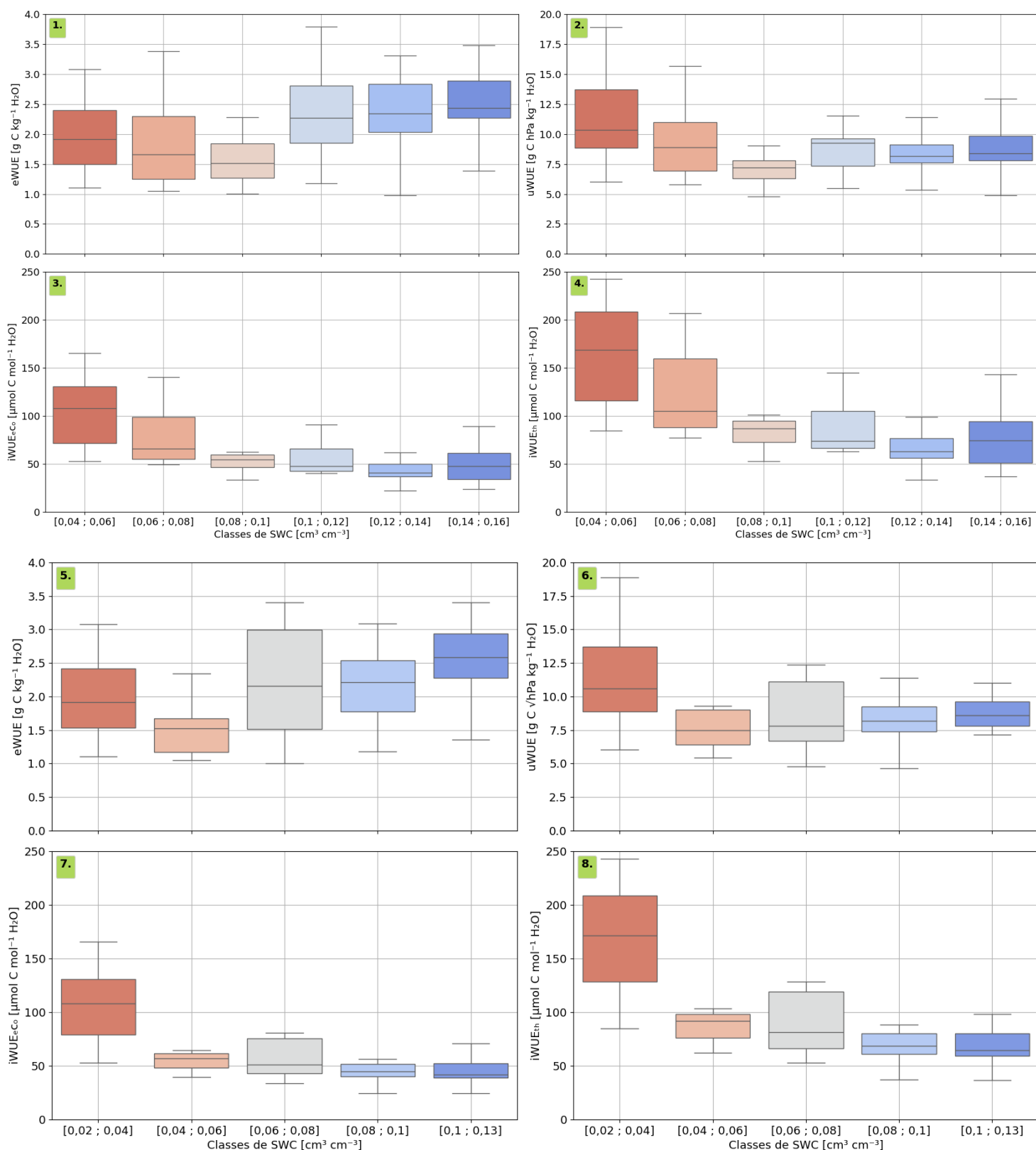
L Évolution décadaire moyenne de la différence entre les deux iWUE à Bellefoungou et Nalohou – zoom sur $\Delta iWUE = [0;100] \mu\text{mol C mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$



M Boxplots des WUE en fonction de six/cinq classes de SWC à Bellefoungou

Profondeur = 10 cm : sous-figures 1-4

Profondeur = 30 cm : sous-figures 5-8



N **Boxplots des WUE en fonction de six classes de SWC**

à Nalohou

Profondeur = 10 cm : sous-figures 1-4

Profondeur = 30 cm : sous-figures 5-8

