



HAL
open science

Amélioration et validation du modèle de fonctionnement de la végétation ISBA-A-gs: stress hydrique et flux de CO₂

Vincent Rivalland

► **To cite this version:**

Vincent Rivalland. Amélioration et validation du modèle de fonctionnement de la végétation ISBA-A-gs: stress hydrique et flux de CO₂. Physique [physics]. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2003. Français. NNT: . tel-00009717

HAL Id: tel-00009717

<https://theses.hal.science/tel-00009717>

Submitted on 9 Jul 2005

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

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

UNIVERSITE TOULOUSE III - PAUL SABATIER
UFR "Sciences de l'Univers, de l'environnement et de l'espace"



THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE TOULOUSE III (PAUL SABATIER)

Spécialité : "Interaction, Végétation, Atmosphère"

présentée et soutenue par

Vincent RIVALLAND

**AMELIORATION ET VALIDATION DU MODELE
DE FONCTIONNEMENT DE LA VEGETATION ISBA-A-g_s :
STRESS HYDRIQUE ET FLUX DE CO₂**

Soutenue le 27-11-2003, devant le jury composé de :

Directeur de thèse : M. Jean-Christophe Calvet

JURY

M. S. Chauzy	Professeur, OMP-UPS	Président
M. A. Chanzy	Directeur de recherche, INRA Avignon	Rapporteur
M. P. Ciais	Chargé de recherche, LSCE Gif sur Yvette	Rapporteur
M. J.-F. Soussana	Directeur de recherche, INRA Clermont-Ferrand	Rapporteur
M. Y. Brunet	Directeur de recherche, INRA Bordeaux	Examineur
M. J.-C. Calvet	Ingénieur des Ponts et Chaussées, CNRM Toulouse	Examineur

Centre National de Recherches Météorologiques, Météo-France
42, avenue G. Coriolis, 31057 TOULOUSE Cedex France

REMERCIEMENTS

- Trois ans, finalement ça passe vite. Je devrais même dire 4 ans ! Puisque la grande aventure que fut pour moi cette thèse a réellement commencé par un DEA parisien suivi d'un stage de fin d'étude proposé par Jean-Christophe Calvet et réalisé à l'INRA de Bordeaux, dans l'unité bioclimatologie d'Yves Brunet. Je m'en souviens comme si c'était hier. Une équipe d'une grande convivialité dans laquelle j'ai été accueilli chaleureusement. Plus que des collègues, certains sont devenus des amis. Je remercie à ce titre Yves, Kiki, Patrick, Anne, Paulin et les autres de m'avoir si bien (accepté) entouré.

Mon arrivée au CNRM en octobre 2000 marque officiellement le début de cette thèse. Les trois années qui ont suivi ont été pour moi riches en rencontres et en émotions. Je remercie Jean-Christophe de m'avoir proposé des conditions de travail et d'encadrement très satisfaisantes. Je remercie Joël de m'avoir accueilli dans son équipe, merci de m'avoir toujours fait confiance et de m'avoir laissé partager ta passion de l'observation animalière. Je remercie également les membres de l'équipe MC2 et MATIS avec lesquels j'ai partagé tous ces moments de recherche et de détente, notamment lors de l'incontournable pause café du couloir. Puisqu'on en parle, Dulce, je ne t'en veux pas puisque je connais le dicton "qui aime bien, châtie bien", Pierre "tu vas t'ennuyer quand tu seras en retraite, c'est sûr !". Enfin je remercierai particulièrement Florence et Thierry pour leur soutien scientifique et moral. Aude, bien sûr, pour qui l'aventure s'est terminée quelques mois avant la mienne. Toute l'équipe informatique du CNRM qui m'a souvent dépanné. Je n'oublierai pas ceux qui restent : Sophie, Sylvie, Fabienne, Patrick, Laurent, Thierry, Valery, Bernhard, Jean-Louis, Catherine, Olivier...et ceux qui sont déjà partis : Yvan, Roseline, Sophie, Aaron.

Je souhaite bonne continuation à tous ceux qui vont poursuivre ce travail, bon courage à Anne-Laure et Claire.

J'en profite pour saluer les gars et les filles de la course et du volley, en les remerciant pour ces moments de décompression et de convivialité partagés qui ont rythmé mes semaines : Bru, Claude, Hervé, Tof, Micha, Michtro, Domi, Eric, Nico, Marc et les autres...

Je garde le meilleur pour la fin : je remercie mes parents pour m'avoir fait confiance, pour leur soutien passé et à venir même si l'éloignement n'a pas toujours fait de moi un fils modèle. Je dédie ce travail de thèse à celle qui sait faire briller le soleil dans ma vie et qui m'a supporté et soutenu dans la ligne droite, de tout cœur merci Nathalie, et ne comprendront que ceux qui l'ont vécu.

Finalement, en imageant un peu, j'ai envie de comparer le travail de thèse à une épreuve de course à pied, activité que j'essaye de pratiquer le plus rigoureusement possible. En général, quand on se lance dans ce type d'épreuve pour la première fois, on en connaît la longueur, mais rarement son contenu. Il est donc raisonnable de démarrer doucement et de se ravitailler souvent. Ensuite, chaque coureur peut gérer sa course différemment de même que chaque course est différente. Cependant, chacun a certainement connu des périodes de fatigue et de démotivation voire d'épuisement. C'est alors un combat mental pour trouver l'énergie de se dépasser. C'est le moment de se concentrer sur l'arrivée en oubliant momentanément le chemin parcouru. Plus cette période est intense et plus l'arrivée se veut savoureuse. D'ailleurs, je la savoure encore...

PREAMBULE

Mon travail de DEA à l'INRA de Bordeaux m'a permis dans le cadre d'une collaboration entre le CNRM et l'INRA, de travailler sur la base de données EUROFLUX avant que ces données soient largement diffusées au sein de la communauté scientifique au travers d'un serveur internet. J'ai pu exploiter les données du site du Bray qui du fait de sa complexité m'a suivi tout au long de ce travail de thèse. Je remercie au passage Jérôme Ogée (à l'époque en fin de thèse et maintenant permanent à l'INRA) pour m'avoir fourni un forçage et une base de données propre sur laquelle je sais qu'il a passé du temps. Merci également à Paul Berbigier, responsable du site, pour avoir toujours répondu à mes questions quelles qu'elles soient.

Les données relatives au site de Hesse m'ont été proposées par André Granier de l'INRA (unité de Nancy / Ecologie et Écophysiologie Forestière de Champenoux) lors de ma soutenance de DEA (2000). André Granier est le responsable de ce site au sein du réseau EUROFLUX-CARBOEUROFLUX et trouvait intéressant de pouvoir valoriser sa base de données, je l'en remercie.

RESUME LONG

Le modèle de surface ISBA utilisé à Météo-France pour modéliser les surfaces continentales intervient dans diverses applications (hydrologie, prévision opérationnelle, et climat). La même stratégie (un seul modèle pour des applications différentes) est employée pour la modélisation du cycle du carbone grâce à une version récente du modèle ISBA permettant de simuler la photosynthèse, l'indice foliaire, la biomasse aérienne de la végétation et les flux de CO₂ : ISBA-A-g_s. Les paramétrisations employées dans ISBA-A-g_s permettent de décrire les processus biologiques importants tout en utilisant un nombre restreint de paramètres. Ce modèle permet de détailler la réponse de la végétation au stress hydrique et au changement climatique. De plus, un effort de méta-analyse bibliographique a permis de déterminer la valeur des paramètres du modèle pour un grand nombre de plantes.

L'analyse de résultats d'expériences de terrain et de données disponibles dans la littérature scientifique a montré qu'il existe deux types de stratégies de réponse au stress hydrique pour les couverts de type herbacé (Calvet, 2000). Ces deux stratégies ont été modélisées en faisant varier plusieurs paramètres de la photosynthèse du modèle en fonction de l'état de la réserve en eau du sol. Ces stratégies, nommées « défensive » et « offensive », correspondent respectivement à :

une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (*WUE*) avec le stress associé à une forte sensibilité de la conductance stomatique à l'humidité de l'air

une diminution de la *WUE* avec le stress associé à une faible sensibilité de la conductance stomatique à l'humidité de l'air.

Une partie du travail de développement du modèle a consisté à transposer ce travail aux couverts ligneux. Pour cela, nous disposons de données disponibles dans la littérature scientifique, mais surtout des résultats d'expériences en laboratoire concernant le Pin Maritime et le Chêne Sessile (Picon et al., 1996), ainsi que de deux années de mesures (climatiques, énergétiques, hydriques et physiologiques) fournies par l'INRA, extraites de la base de donnée EUROFLUX (Aubinet et al., 2000), concernant deux sites forestiers peuplés de façon homogène : le premier de pins maritimes (*Pinus Pinaster* Ait) en forêt des Landes (Berbigier et al., 2001), le second de hêtres (*Fagus Sylvatica*) en forêt Vosgienne (Granier et al., 2000). De cette étude, nous avons montré que les stratégies « défensive » et « offensive » de réponse au stress hydrique définies ci-dessus existent pour les couverts ligneux, mais correspondent à une évolution des paramètres de la photosynthèse différents de celle des herbacées (Calvet et al., 2003). Ces stratégies ont été modélisées et les résultats de simulation montrent une amélioration de l'estimation du contenu en eau du sol pour les deux sites forestiers. Le cas du peuplement forestier de Pins Maritimes des Landes a toutefois posé le problème de l'influence du sous-bois (*Molinia corulea* dans le cas présent) dans la réponse globale du couvert. Il est en effet apparu que la contribution du sous-bois herbacé aux bilans hydrique et carboné était significative, et qu'il fallait la considérer dans nos simulations sur ce site. Après détermination du type de stress de ce sous-bois et des paramètres du modèle associé, le problème a été résolu en introduisant de façon simple la couche de sous-bois avec sa réponse au stress dans le modèle de photosynthèse (Rivalland et al., 2003).

Les différents termes du bilan de carbone ont été reproduits sur chacun des sites, notamment le bilan net de l'écosystème qui représente la différence entre le terme de photosynthèse (assimilation brute) et celui de respiration de l'écosystème, somme des respirations autotrophes et hétérotrophes.

Dans la seconde partie de mon travail, je me suis attaché à explorer l'effet de l'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère sur la croissance de la végétation, associé à la disponibilité en azote de celle-ci. Une nouvelle version du modèle ISBA-A-g_s a été développée par Calvet et Soussana (2001). Tout en gardant un nombre réduit de paramètres, cette nouvelle version permet de mieux prendre en compte l'ensemble des facteurs limitants de

l'environnement afin de répondre au mieux à la variabilité climatique actuelle et future (température, précipitations, CO₂...). Ce modèle permet ainsi de simuler de manière réaliste la réponse climatique de la biomasse et de la surface foliaire d'un couvert végétal. Il s'appuie sur une représentation simplifiée de la dilution de l'azote (Lemaire et Salette, 1984) et de l'interaction entre la biomasse aérienne et le rapport biomasse active sur *LAI* (Leaf Area Index). L'utilisation du modèle pour un type de plante donné requiert la connaissance a priori de deux paramètres définissant la "plasticité phénotypique" de la plante, c'est-à-dire l'ampleur de sa réponse à l'enrichissement en nutriments ou en CO₂, en terme de rapport entre l'indice foliaire et masse foliaire *SLA* (Specific Leaf Area). Ces deux paramètres clef peuvent être déterminés expérimentalement (Calvet et Soussana, 2001) ou à partir de données disponibles dans la littérature. Après détermination de ces paramètres clef pour différentes espèces cultivées (blé, maïs...), une comparaison des sorties du modèle ISBA-A-gs dans sa version "Azote" a été menée avec celles du modèle générique de référence de l'INRA : le modèle STICS (Simulateur mulTIdisciplinaire pour les Cultures Standard, Brisson et al., 1998; 2002). Enfin, une expérimentation d'enrichissement en azote a été réalisée en 2001, en collaboration avec le CESBIO, sur un site de jachère. Il a été montré que ces paramètres peuvent être retrouvés et appliqués à la simulation d'une prairie multi-spécifique, c'est-à-dire comportant plusieurs espèces végétales différentes, à l'inverse des cultures qui sont mono-spécifiques.

TABLE DES MATIERES

Chapitre I : Modélisation des processus de surface 15

I	Etat de l'art	17
II	ISBA-Standard.....	18
II. 1	Description du modèle.....	18
II. 2	Les coefficients.....	19
II. 3	La gestion de l'eau.....	20
II. 4	Le bilan d'énergie à la surface	22
II. 4. 1	Flux de chaleur sensible.....	23
II. 4. 2	Flux de chaleur latente.....	23
II. 4. 3	Flux de conduction.....	24
II. 5	Résistance stomatique : formalisme selon Jarvis.....	25
II. 6	Les paramètres de surface :	26
III	ISBA-A-g_s.....	28
III. 1	Contexte - État de l'art.....	28
III. 2	La Photosynthèse.....	29
III. 3	Terminologie	30
III. 4	Échelle de la feuille	31
III. 4. 1	Assimilation nette carbonée	31
III. 4. 1. 1	Réponse en température	32
III. 4. 1. 2	Réponse au CO ₂ et à l'éclairement.....	33
III. 4. 2	Concentration intra-stomatique en CO ₂	35
III. 4. 3	Conductance stomatique	37
III. 4. 3. 1	Conductance stomatique au CO ₂	37
III. 4. 3. 2	Conductance stomatique à la vapeur d'eau.....	37
III. 5	Passage de la feuille au couvert	37
III. 5. 1	Assimilation nette et conductance stomatique.....	38
III. 6	Transfert radiatif dans le couvert	39
III. 7	Modèle de croissance	40

Chapitre II : Stress hydrique 43

I	Contexte et état de l'art	45
II	Couverts de type herbacé.....	48
II. 1	Approche A-g _s	48
II. 2	Données.....	49
II. 3	Paramétrisation en condition non stressée	53
II. 3. 1	Variabilité inter-spécifique	53
II. 3. 2	Variabilité intra-spécifique	54
II. 4	Effet du stress hydrique du sol	55
II. 5	Une paramétrisation du stress hydrique du sol	57
III	Couverts de type ligneux.....	62
III. 1	Démarche.....	62
III. 2	Données	62
III. 3	Paramétrisation en condition non stressée.....	65
III. 4	Effet du déficit hydrique.....	67

III. 5	Une paramétrisation du stress hydrique ligneux.....	68
III. 6	Paramètres de <i>Pinus Pinaster</i> et <i>Quercus Petraea</i>	71
IV	Résumé et conclusion sur le stress hydrique	73

Chapitre III : Application aux couverts forestiers modélisation des échanges de masse et d'énergie 75

I	Données et sites expérimentaux.....	77
I. 1	EUROFLUX.....	77
I. 2	Bilan énergétique.....	78
I. 2. 1	Mesures.....	78
I. 2. 2	Fermeture du bilan	80
I. 3	Bilan carboné.....	81
I. 3. 1	Préambule.....	82
I. 3. 2	Glossaire : cycle du carbone dans l'écosystème	82
I. 3. 3	La respiration.....	85
I. 3. 3. 1	Respiration du sol	86
I. 3. 3. 2	Respiration de l'écosystème.....	86
I. 4	Sites expérimentaux.....	87
I. 4. 1	Forêt de "Hesse" – Hêtre.....	87
I. 4. 1. 1	Site.....	87
I. 4. 1. 2	Climat et microclimat	87
I. 4. 1. 3	Végétation	89
I. 4. 1. 4	Sol et contenu en eau	91
I. 4. 1. 5	Forçage atmosphérique.....	93
I. 4. 2	"Le Bray" – Pin maritime.....	94
I. 4. 2. 1	Site.....	94
I. 4. 2. 2	Climat et microclimat	94
I. 4. 2. 3	Végétation	96
I. 4. 2. 4	Sol et contenu en eau	98
I. 4. 3	Forêt de "Loobos" – Pin sylvestre	101
I. 4. 3. 1	PILPS-C1	101
I. 4. 3. 2	Site.....	101
I. 4. 3. 3	Climat.....	101
I. 4. 3. 4	Végétation	102
I. 4. 3. 5	Sol.....	104
I. 4. 3. 6	Bilan énergétique	104
I. 4. 4	Synthèse.....	105
II	Application à la forêt de Hesse.....	106
II. 1	Critères statistiques.....	106
II. 2	Etalonnage	107
II. 2. 1	Bilan hydrique.....	107
II. 2. 2	Paramètres de végétation	108
II. 2. 2. 1	Résistance stomatique minimale : $R_{S_{min}}$	108
II. 2. 2. 2	Rugosité thermique : z_{0h}	109
II. 2. 2. 3	Coefficient thermique de la végétation : C_v	110
II. 2. 2. 4	Paramètres $A-g_s$	110
II. 2. 2. 5	Végétation interactive.....	113
II. 2. 3	Respiration de l'écosystème.....	116
II. 3	Validation.....	118

II. 3. 1	Flux de surface.....	118
II. 3. 2	Contenu en eau du sol.....	121
II. 3. 3	Flux net de carbone.....	122
II. 4	Conclusion	125
III	Application à la forêt des Landes : site du Bray	127
III. 1	Etalonnage	127
III. 1. 1	Transferts hydriques dans le sol.....	127
III. 1. 2	Paramètres de la végétation.....	129
III. 1. 2. 1	Résistance stomatique minimale : $R_{s_{min}}$	129
III. 1. 2. 2	Coefficient thermique de la végétation : C_v	130
III. 1. 2. 3	Paramètres $A-g_s$ et prise en compte du sous-bois.....	131
III. 1. 2. 4	Végétation interactive	134
III. 1. 3	Respiration de l'écosystème	136
III. 2	Validation	137
III. 2. 1	Contenu en eau du sol	137
III. 2. 2	Flux de surface.....	138
III. 2. 3	Bilan net carboné.....	141
III. 3	Conclusion	143
IV	Expérience d'intercomparaison PILPS-C1 (Loobos).....	146
IV. 1	Programme et modèles impliqués.....	146
IV. 1. 1	Les différentes étapes.....	147
IV. 1. 2	Les participants.....	148
IV. 2	Première phase : run libre.....	148
IV. 2. 1	Paramètres physiologiques libres.....	148
IV. 2. 2	Terme de respiration de l'écosystème.....	149
IV. 2. 3	Résultats de la première phase	149
IV. 3	Deuxième phase : run contraint	155
IV. 3. 1	Paramètres de surfaces contraint.....	155
IV. 3. 2	Résultats de la deuxième phase	158
IV. 4	Conclusion de l'exercice d'intercomparaison.....	159
V	Résumé et conclusions des applications	161

Chapitre IV : ISBA- $A-g_s$ version "Azote" 163

I	Formalisme	165
I. 1	Croissance et mortalité	165
I. 2	Dilution de l'azote.....	166
I. 2. 1	Théorie.....	166
I. 2. 2	Application à ISBA- $A-g_s$	167
I. 2. 3	Paramètres de plasticité.....	168
I. 2. 4	Estimation de α_β	169
I. 3	Allocation de la biomasse.....	170
I. 3. 1	Compartiments aériens.....	170
I. 3. 2	Compartiment souterrain.....	171
II	Méta-Analyse.....	173
II. 1	Plantes herbacées	174
II. 2	Plantes ligneuses.....	176
II. 3	Relation entre e et f	176
III	Utilisation du modèle agronomique STICS.....	181
III. 1	Description du modèle	181
III. 2	Méthodologie.....	182

III. 3	Résultats.....	186
III. 4	Application	189
IV	Application à SMOSREX	192
IV. 1	Site expérimental	192
IV. 2	Expérience de fertilisation en azote	193
IV. 3	Paramètres morphologiques	196
IV. 4	Application	197
V	Conclusion.....	201
Conclusion générale		203
Glossaire		207
Liste des symboles		209
Annexe I		215
Annexe II		219
Références Bibliographiques		221

INTRODUCTION

Les états dynamique et thermodynamique de l'atmosphère, tels qu'ils sont simulés par les modèles de prévision numérique, dépendent de l'évolution temporelle des conditions à l'interface surface-atmosphère. Les **schémas de surface**, souvent dénommés TSVA (**Transfert entre le Sol, la Végétation et l'Atmosphère** ou SVAT en anglais), ont été développés dans le but de modéliser les échanges de chaleur, d'humidité et de quantité de mouvement entre les surfaces continentales et la couche atmosphérique. Ces schémas sont des modèles à base physique, applicables pour tous les types de conditions atmosphériques et tous les types de surfaces, et sont relativement peu coûteux en temps de calcul par rapport aux modèles atmosphériques auxquels ils sont couplés. Parmi les éléments constitutifs de la surface, **la végétation** joue un rôle important en météorologie et en hydrologie par son impact sur les flux d'eau verticaux et latéraux. Elle est également un élément central dans l'étude des flux et bilans de carbone. Les flux d'eau et de carbone dépendent non seulement de la nature du couvert végétal, mais également de l'évolution saisonnière et inter-annuelle de sa **photosynthèse et de sa transpiration**. C'est sur la base de ce constat que les utilisateurs de modèles TSVA ont développé le couplage avec des algorithmes décrivant le fonctionnement de la végétation. La complexité de cette approche réside dans la difficulté à reproduire les réactions de la végétation aux stress environnementaux naturels ou anthropiques qu'elle subit. La capacité d'adaptation de la végétation aux contraintes de son environnement, selon un comportement propre aux organismes vivants, complique également modélisation.

Le modèle utilisé à Météo-France pour l'analyse des échanges de masse et d'énergie dans le continuum sol-végétation-atmosphère est le modèle **ISBA (Interaction entre le Sol, la Biosphère et l'Atmosphère)**, Noilhan et Planton, 1989, Noilhan et Mahfouf, 1996). Ce modèle, de type TSVA, est couplé de manière opérationnelle au modèle atmosphérique ARPEGE de Météo-France (Giard et Bazile, 2000). Pour prendre en compte les effets de l'augmentation de la concentration en CO₂ sur la végétation, **un modèle de photosynthèse** a été couplé à ISBA. La nouvelle version, nommée **ISBA-A-g_s** (Calvet et al. 1998, Calvet 2000), développée au CNRM, conserve les mêmes caractéristiques que la version de base mais permet, grâce à l'ajout du module *A-g_s* (Jacobs *et al.*, 1996), de calculer la photosynthèse nette d'un couvert végétal à un pas de temps semi-horaire. En sont déduites, par une paramétrisation de croissance/mortalité simple, la biomasse et la surface foliaire du couvert, ainsi que les flux nets de CO₂ au-dessus de celui-ci (Rivalland et al., 2003).

Mon travail de thèse s'inscrit dans ce contexte de recherche puisqu'il a consisté à utiliser le modèle **ISBA-A-g_s** pour simuler les différents flux énergétiques, hydriques et de carbone au-dessus de couverts forestiers homogènes. Pour cela, j'ai disposé d'une base de données de validation issue du programme **EUROFLUX** (Aubinet et al., 2000). Dans cette approche, j'ai été amené à adapter aux espèces ligneuses les développements les plus récents réalisés sur **ISBA-A-g_s** concernant le **stress hydrique** (Calvet et al. 2003). Ce travail m'a amené à utiliser des observations (micro-)météorologiques et physiologiques aux échelles de la feuille et du couvert, à utiliser les données disponibles dans la littérature ainsi qu'à étudier finement le fonctionnement de la plante dans son écosystème afin de le modéliser au mieux.

Je me suis également intéressé à l'étude des paramètres gouvernant l'adaptation de la végétation aux **contraintes environnementales** et intervenir dans le développement de la dernière version du modèle (Calvet et Soussana, 2001). Cette dernière version, dédiée aux études d'**impact du changement climatique**, prend en compte la rétroaction de la végétation à **l'augmentation du CO₂ atmosphérique** et à la **disponibilité en azote du sol**.

Ce document de thèse est constitué de 4 chapitres :

1/ Les bases physiques sur lesquelles reposent le modèle ISBA et la version ISBA-*A-g*, décrivant le fonctionnement de la végétation.

2/ Une étude visant à simuler, dans ISBA-*A-g_s*, la réponse de la conductance stomatique vis à vis du stress hydrique du sol et de l'atmosphère.

3/ Une application sur deux sites forestiers contrastés de conifère et de feuillus pour lesquels une modélisation des flux d'eau, d'énergie et de carbone est proposée. L'exercice d'intercomparaison de modèle PILPS-C1 portant sur le cycle du carbone dans les modèles TSVA.

4/ Les récents développements apportés au modèle pour prendre en compte les différentes contraintes de l'environnement sur le fonctionnement de la végétation, notamment l'augmentation de concentration atmosphérique en CO₂ et la disponibilité en azote du milieu.

Chapitre I:

**Modélisation des processus
de surface**

I Etat de l'art

La modélisation des processus de surface a pour but de simuler les flux d'eau et d'énergie à l'interface du continuum sol-végétation-atmosphère des modèles atmosphériques (prévision du temps, études climatiques), des modèles hydrologiques (évaluation des ressources en eau du sol et du débit des rivières) et des modèles agronomiques.

Les modèles ont ainsi été spécifiquement développés pour répondre aux objectifs définis par chacune des communautés scientifiques :

- Les météorologues et climatologues vont privilégier l'estimation de l'évapotranspiration et le flux de chaleur sensible, ainsi que la température de surface comme paramétrisation de la limite inférieure des modèles de circulation atmosphérique.
- Les hydrologues vont privilégier l'étude de l'évolution des différents stocks d'eau dans le sol.
- Les agronomes vont utiliser les modèles de transfert entre le sol, la végétation, et l'atmosphère (TSVA) comme outils de recherche à des fins écologiques et agricoles, notamment l'évaluation des bilans de carbone et d'azote importants pour la gestion des rendements agricoles.

La plupart des modèles TSVA utilisent le forçage atmosphérique fourni par des mesures au sol ou des simulations de modèle atmosphérique. Le forçage atmosphérique est constitué de séries temporelles de vitesse du vent, de hauteur des précipitations liquides et solides, de température et d'humidité spécifique de l'air, ainsi que de pression de surface et de rayonnement solaire et infrarouge incidents.

L'adaptation d'un TSVA à un site donné nécessite la connaissance d'un certain nombre de *paramètres* décrivant les caractéristiques du sol (par exemple sa profondeur utile pour l'évapotranspiration, sa teneur en sables et en argiles) et de la végétation (rugosité, indice foliaire, paramètres de la conductance stomatique, albédo). Développés par des météorologistes, les modèles TSVA traitent de manière simplifiée les processus biologiques. Par contre, l'évolution temporelle de l'ensemble des processus physiques est traitée finement (avec un pas de temps de 5 minutes pour ISBA par exemple), de façon à résoudre correctement les variations rapides du bilan d'énergie de surface et le cycle diurne.

Les différents modèles TSVA actuellement utilisés en météorologie opérationnelle ont sensiblement le même niveau de complexité : la végétation est représentée par une seule couche (concept "big leaf"), le sol est soit multicouches soit bi-couches avec un terme de rappel entre couche superficielle et couche profonde (méthode "force-restore" utilisée dans ISBA, (Deardorf, 1978)).

La difficulté que l'on rencontre actuellement dans l'utilisation des modèles TSVA en météorologie est l'initialisation des variables du système à variation lente, c'est à dire essentiellement le contenu en eau des sols et l'indice foliaire.

II ISBA-Standard

Le schéma de surface *ISBA* (Noilhan et Planton, 1989) a été développé afin d'améliorer la réponse des processus de surface dans les modèles atmosphériques. Il permet le calcul des différentes composantes des bilans hydriques et énergétiques entre les basses couches de l'atmosphère, le sol et la végétation, et ce pour différents types de sols et de végétations.

Afin de pouvoir être facilement utilisable dans un contexte opérationnel, *ISBA* a été développé pour rester un schéma de surface relativement simple, avec peu de paramètres. Il considère un seul bilan d'énergie pour le sol et la végétation et décrit deux couches dans le sol pour les transferts thermiques et hydriques. L'approche "force restore" développée par Deardorff (1977) est utilisée pour calculer les transferts d'eau et de chaleur dans ces deux réservoirs de sol.

Les coefficients intervenant dans la diffusion de la chaleur et de l'eau sont déterminés à partir des caractéristiques du sol. Ces coefficients ont été établis à partir d'un modèle détaillé de la diffusion. L'estimation de l'écoulement de l'eau dans le sol est basée sur la loi de Darcy. Ainsi, le flux vertical d'eau est proportionnel au produit du gradient du potentiel matriciel de la conductivité hydraulique.

Depuis son implémentation opérationnelle comme modèle de surface couplé au modèle atmosphérique Arpège, le schéma *ISBA* a été enrichi d'un certain nombre d'options qui l'ont rendu plus fiable et plus polyvalent dans son couplage avec les modèles météorologiques, hydrologiques et climatiques. Ces options sont, de façon non exhaustive, le schéma de diffusion explicite dans le sol *ISBA-DF* (Boone *et al.*, 2000), le rajout d'une troisième couche dans le sol pour la version "force restore" *ISBA-3L* (Boone *et al.*, 1999), le gel du sol *ISBA-ES* (Boone *et al.*, 2000).

Les développements liés à ce travail de thèse se sont appuyés sur la version *ISBA-FR* (Noilhan et Planton, 1989, Noilhan et Mahfouf, 1996) que nous nommerons dorénavant : *ISBA-Standard* pour la différencier de la version de végétation interactive *ISBA-A-g_s* (Calvet *et al.*, 1998b).

La version opérationnelle du modèle est écrite en langage Fortran 90, cependant une version en Fortran 77 est utilisée pour le développement.

II.1 Description du modèle

Le schéma de modélisation du fonctionnement de la surface met en jeu trois types de quantités :

- les variables pronostiques pour lesquelles des équations d'évolution sont résolues ;
- les paramètres primaires, c'est à dire les informations de base disponibles concernant la surface (de maille) étudiée ;
- les paramètres secondaires, qui apparaissent dans les équations des variables pronostiques et qui décrivent les propriétés physiques d'une surface donnée. Ces derniers sont définis en fonction des paramètres primaires.

Cinq variables pronostiques sont considérées : les températures de surface T_s (I-1) et profonde T_2 (I-2) qui représentent respectivement, le système sol superficiel/végétation et sol profond, le réservoir d'interception de la végétation W_r (I-5), les contenus en eau volumique de surface w_s (I-3) et profond w_2 (I-4). Un schéma simplifié du modèle est représenté Figure I-1. Il apparaît que le compartiment sol possède deux couches, l'horizon d_1 correspond au premier centimètre de sol et l'horizon d_2 incluant d_1 correspond à la profondeur totale du sol

représentatif de la profondeur racinaire de la végétation. La végétation est représentée dans la version standard du modèle, comme une couche homogène sans vraie épaisseur dont le pourcentage de couverture est veg . Cette proportion de surface couverte par la végétation est caractérisée par son fonctionnement vis-à-vis des échanges d'eau (*cf.* résistance stomatique) et par son réservoir d'interception de l'eau précipitée.

Les principales équations pronostiques s'écrivent de la façon suivante :

$$\frac{\partial T_s}{\partial t} = C_T (R_n - H - LE) - \frac{2\pi}{\tau} (T_s - T_2) \quad (I-1)$$

$$\frac{\partial T_2}{\partial t} = \frac{1}{\tau} (T_s - T_2) \quad (I-2)$$

$$\frac{\partial w_s}{\partial t} = \frac{C_1}{\rho_w d_1} (P_g - E_g) - \frac{C_2}{\tau} (w_s - w_{seq}), \quad (I-3)$$

$$0 \leq w_s \leq w_{sat}$$

$$\frac{\partial w_2}{\partial t} = \frac{1}{\rho_w d_2} (P_g - E_g - E_{ir} + X_s) - \frac{C_3}{\tau} \max[0, (w_2 - w_{fc})], \quad (I-4)$$

$$0 \leq w_2 \leq w_{sat} \text{ et } X_s \geq 0$$

$$\frac{\partial W_r}{\partial t} = veg \times P - E_r - R_r \quad (I-5)$$

La description complète des symboles utilisés dans les relations précédentes se trouve en annexe. τ est une constante de rappel d'une valeur de un jour pour tenir compte du cycle journalier de l'évolution des variables pronostiques (I-1) à (I-4).

Notons que les températures profondes et de surface servent à faire évoluer les transferts d'énergie, d'une part par rayonnement propre de la surface et d'autre part par échange turbulent. Ces variables sont internes au modèle et ne peuvent pas être directement comparées à des mesures.

II. 2 Les coefficients

Le **coefficient thermique** C_T ($\text{K m}^2 \text{J}^{-1}$) présent dans l'équation d'évolution de la température de surface (I-1) a l'unité de l'inverse d'un coefficient de transmission thermique. Il représente les propriétés thermiques de l'ensemble sol-végétation. Cet ensemble est composé en surface d'une proportion veg de végétation dont le coefficient thermique est C_v et d'une proportion complémentaire $1-veg$ de sol nu et de coefficient thermique C_G :

$$C_T = 1 / \left(\frac{1-veg}{C_G} + \frac{veg}{C_v} \right) \quad (I-6)$$

Ce coefficient thermique de surface conditionne l'évolution du stockage de chaleur dans l'ensemble sol-végétation. L'évolution de la température de surface T_s , va dépendre de la capacité qu'a la surface à emmagasiner de la chaleur (I-1) et va piloter en retour la température profonde T_2 . La température profonde T_2 (I-2) est la moyenne journalière de la température de

surface. Son évolution dépend d'un terme de rappel vers T_s avec une constant de temps de 1 jour.

Les **coefficients hydrauliques** C_1 , C_2 et C_3 décrivent les propriétés hydrauliques du sol et conditionnent, respectivement, l'infiltration en surface, la conductivité de sub-surface et le drainage profond ou "runoff" (Mahfouf et Noilhan, 1996). Ces coefficients sont dits de "force-restore" et sont fonction de la texture du sol et de son humidité.

Par exemple :

$$C_3 = 5.327 \times (\text{clay})^{-1.043} \quad (\text{I-7})$$

Le contenu en eau volumique du sol ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$) est caractérisé par trois valeurs clef :

- Le **contenu volumique à saturation** w_{sat} (ou **porosité du milieu**) est la quantité maximum d'eau que peut contenir le sol.
- La **"capacité au champ" ou capacité de rétention** w_{fc} est le contenu volumique en eau à partir duquel le drainage gravitationnel prend effet. Elle correspond sensiblement à la quantité maximale d'eau capillaire contenue par le sol. Cette valeur est définie par rapport à une conductivité hydraulique de référence de 1 mm/jour (Jacquemin et Noilhan, 1990). Elle correspond en agronomie à un potentiel capillaire de $pF = 2.7$ ($pF = -\log_{10}(h)$, avec h tension en cm de colonne d'eau) et va être prépondérante dans le calcul du drainage dans ISBA (I-4).
- Le **"point de flétrissement permanent"** w_{wilt} est le contenu volumique en eau à partir duquel il est prouvé que les plantes ne sont plus capables d'extraire l'eau du sol via les racines vers les cellules évaporantes. Elle correspond à la limite inférieure de l'eau capillaire absorbable par les racines, lorsque cette limite est atteinte, le végétal se fane rapidement ; elle est indépendante de la plante, et caractérise donc le type de sol. De la même façon, les agronomes considèrent que cette valeur est atteinte lorsque $pF = 4.2$.

Les paramètres w_{wilt} , w_{fc} , w_{sat} dépendent de la texture du sol et ont été exprimés par Noilhan et Lacarrère (1995) et Noilhan et Mahfouf (1996), comme des fonctions continues de la fraction en argile et en sable (*clay* et *sand*, respectivement) dans la zone racinaire :

$$w_{fc} = 89.0467 \times 10^{-3} (\text{clay})^{0.3496} \quad (\text{I-8})$$

$$w_{sat} = (-1.08 \times \text{sand} + 494.305) \times 10^{-3} \quad (\text{I-9})$$

$$w_{wilt} = 37.1342 \times 10^{-3} (\text{clay})^{0.5} \quad (\text{I-10})$$

Ces paramètres ont été obtenus à partir d'une fonction polynomiale ajustée aux résultats des travaux de Clapp et Hornberger, (1978). w_{seq} (I-3) représente l'humidité volumique de surface à l'équilibre entre les forces de gravité et de capillarité.

II. 3 La gestion de l'eau

Le schéma de base est résumé par la Figure I-1. Les flèches indiquent les flux d'eau sous forme liquide ou gazeuse. Les variables associées à chaque réservoir sont indiquées (w_1 , w_2) ainsi que leur épaisseur respective (d_1 , d_2). La quantité totale de précipitation atteignant la surface se décompose en précipitation liquide et neigeuse (la partie associée à la neige n'étant pas représentée sur la figure). La partie liquide (P_l) peut être interceptée par la végétation ou

atteindre directement la fraction $(1-veg)$ de sol. Un réservoir d'eau en surface (W_r) représente l'eau interceptée par le couvert végétal. Ce réservoir peut croître jusqu'à une valeur maximum $W_{r\ max}$. Au-delà de cette valeur, l'eau en excès (R_r) ruisselle jusqu'au sol.

L'infiltration de l'eau dans le sol pour un pas de temps donné s'écrit :

$$P_g = (1-veg)P_l + R_r - Q_r = R_t - Q_r \quad (P_g \geq 0) \quad (I-11)$$

Où la quantité R_t est la somme des précipitations atteignant directement le sol et celles ruisselées depuis la végétation. Une part de cette quantité quitte le système sous forme de ruissellement de la surface sous-maille, Q_r (Habets *et al.*, 1999). Ainsi la quantité d'eau alimentant le sol à un instant donné est la quantité P_g .

Dans le cas d'une saturation du sol, l'excédent à la saturation est inclus dans le ruissellement sous-maille. Ce ruissellement nommé R_2 s'écrit :

$$R_2 = \max(0, w_2 - w_{sat}) \rho_w d_2 / \Delta t \quad (I-12)$$

Enfin, le flux de drainage à la base du réservoir du sol est donné par (Mahfouf et Noilhan, 1996) :

$$D_r = \frac{C_3 d_2 \rho_w \Delta t}{\tau} \max(0, w_2 - w_{fc}) \quad (I-13)$$

Le contenu en eau du réservoir profond w_2 est ainsi rappelé vers la capacité au champ avec une vitesse dépendante du coefficient C_3 . Ce coefficient dépend lui-même de la texture du sol.

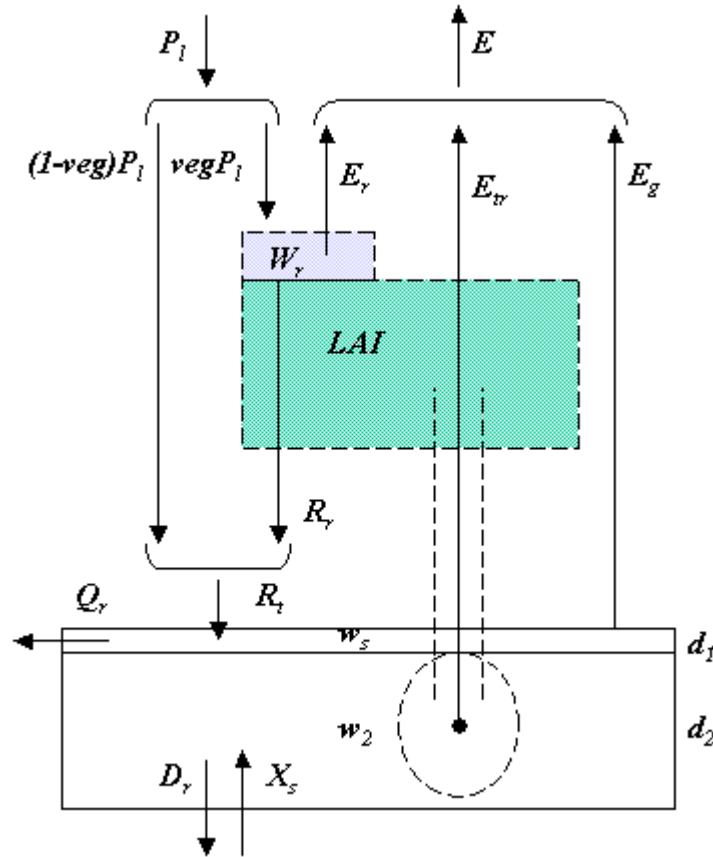


Figure I-1 : Schéma du cycle de l'eau dans ISBA. Les flèches représentent les mouvements liquides ou gazeux. La neige n'est pas représentée.

Un dernier terme X_s , est considéré dans ISBA correspondant aux apports d'eau latéraux dans le réservoir d'eau profond (Calvet *et al.*, 1998a). En l'absence de modélisation de ces transferts, ce terme d'excès d'eau doit être imposé au modèle comme cela a été fait pour le site de MUREX (Calvet *et al.*, 1999). Les apports peuvent représenter des remontées capillaires à la base du réservoir profond ou la présence d'une nappe perchée temporaire comme ce fut le cas au cours de l'expérience MUREX.

Le contenu en eau de surface w_s , (I-3) évolue en fonction des précipitations qui s'infiltrent P_g , de l'évaporation du sol nu E_g , et d'un terme de rappel vers le contenu en eau d'équilibre entre forces de gravité et de capillarité w_{geq} . Le contenu en eau du réservoir profond (I-4), qui inclut le réservoir de surface, évolue en fonction d'un terme source P_g , et de 3 termes puits : l'évaporation du sol nu E_g , la transpiration de la végétation E_{tr} , et le drainage D_r , flux d'eau à la base du réservoir (I-13).

II. 4 Le bilan d'énergie à la surface

Un seul bilan d'énergie est considéré pour l'ensemble sol-végétation. Ainsi, les flux de chaleur et de masse entre la surface et l'atmosphère sont des flux intégratifs des différents étages de la végétation et du sol. De plus, le bilan d'énergie est résolu pour une température de surface T_s unique du milieu sol-végétation. Les variables pronostiques liées aux termes du bilan sont, par conséquent, des valeurs moyennes relatives aux deux surfaces, sol et végétation.

L'expression du rayonnement net qui correspond au bilan radiatif à la surface est :

$$R_n = R_G(1 - \alpha) + \varepsilon(R_{AT} - \sigma T_s^4) = H + LE + G \quad (I-14)$$

Où σ est la constante de Stefan-Boltzmann, α l'albédo et ε l'émissivité hémisphérique globale de la surface (sol nu + végétation), intégrés sur le spectre solaire. R_G représente le rayonnement global de courte longueur d'onde incident, R_{AT} le rayonnement atmosphérique de grande longueur d'onde incident et T_s la température apparente de la surface. Ce bilan radiatif peut aussi s'exprimer en terme de flux d'énergie calorifique : sensible (H), latent (LE) et de conduction (G).

II. 4. 1 Flux de chaleur sensible

Le flux de chaleur est calculé à partir de la formulation aérodynamique de Louis, (1979). L'expression du flux de chaleur sensible est :

$$H = \frac{\rho_a C_p (T_s - T_a)}{R_a} \quad (I-15)$$

$$R_a = \frac{1}{C_H V_a} \quad (I-16)$$

Où C_p est la chaleur spécifique de l'air, ρ_a , T_a , V_a sont la densité, la température de l'air au premier niveau du modèle et le module de la vitesse du vent. C_H est le coefficient d'échange qui dépend de la stabilité thermique de l'atmosphère. R_a est la résistance aérodynamique de surface définie selon (I-16).

II. 4. 2 Flux de chaleur latente

Le flux de chaleur latente de surface (LE) est calculé différemment selon sa provenance, sol nu ou végétation :

$$L_v E = L_v E_g + L_v E_v \quad (I-17)$$

Où L_v est la constante de chaleur latente de vaporisation de l'eau. E_g représente l'évaporation liée au sol nu et E_v l'évapotranspiration de la végétation.

○ Evaporation du sol nu : E_g

Ce terme est donné par l'expression suivante :

$$E_g = (1 - veg) \frac{\rho_a (h_u q_{sat}(T_s) - q_a)}{R_a} \quad si \ q_{sat}(T_s) \geq q_a \quad (I-18)$$

$$E_g = (1 - veg) \frac{\rho_a (q_{sat}(T_s) - q_a)}{R_a} \quad si \ q_{sat}(T_s) < q_a \ et \ T_s < T_a \quad (I-19)$$

Où $q_{sat}(T_s)$ est l'humidité spécifique à saturation à la température T_s , q_a l'humidité spécifique de l'air et h_u , l'humidité relative de la surface du sol formulée comme suit :

$$h_u = \frac{1}{2} \left[1 - \cos\left(\frac{w_s}{w_{fc}} \pi\right) \right] \quad \text{si } w_s < w_{fc} \quad (\text{I-20})$$

$$h_u = 1 \quad \text{si } w_s \geq w_{fc} \quad (\text{I-21})$$

o Evapotranspiration de la végétation : E_v

Ce terme d'évapotranspiration de la végétation, comme on peut le voir Figure I-1, est la somme de deux mécanismes : l'évaporation directe de l'eau interceptée par le feuillage (E_r) et la transpiration de la végétation (E_{tr}) liée à son fonctionnement. On a ainsi: $E_v = E_r + E_{tr}$.

L'évaporation de l'eau interceptée s'écrit :

$$E_r = veg \rho_a \frac{\delta}{R_a} [q_{sat}(T_s) - q_a] \quad (\text{I-22})$$

Et celle de la transpiration :

$$E_{tr} = veg \rho_a \frac{1 - \delta}{R_a + R_s} [q_{sat}(T_s) - q_a] \quad (\text{I-23})$$

Avec δ la fraction de feuillage recouverte d'eau selon les formulations (I-24) de (Deardorff, 1978) pour les couverts bas et (I-25) de (Manzi et Planton, 1994), pour les couverts forestiers.

$$\delta = \begin{cases} \left(\frac{W_r}{W_{r \max}} \right)^{2/3} & \text{si } z_0 < 1m \end{cases} \quad (\text{I-24})$$

$$\delta = \begin{cases} \frac{W_r}{2LAI(W_{r \max} - W_r) + W_{r \max}} & \text{si } z_0 \geq 1m \end{cases} \quad (\text{I-25})$$

Où $W_{r \max}$ est la capacité maximale du réservoir d'interception et vaut :

$$W_{r \max} = \alpha_w veg LAI \quad (\text{I-26})$$

α_w est un coefficient d'une valeur de 0.1 mm pour les couverts forestiers (Manzi et Planton, 1994) et 0.2 mm pour tous les autres types de végétation.

II. 4. 3 Flux de conduction

Dans la version d'ISBA utilisée dans cette étude, le flux de conduction représente le défaut de bilan énergétique du modèle. Soit :

$$G = R_n - LE - H \quad (\text{I-27})$$

Ce terme correspond ainsi au stockage de chaleur dans l'ensemble : sol, végétation et son atmosphère et contribue à fermer le bilan énergétique à tous les pas de temps du modèle.

II. 5 Résistance stomatique : formalisme selon Jarvis

Les stomates sont de minuscules pores (5 à 30 μm) à la surface des feuilles au travers desquels s'opère la diffusion de l'eau sous forme de vapeur, de la plante vers l'atmosphère, et l'entrée de CO_2 de l'atmosphère vers les sites de carboxylation. Autrement dit, c'est à travers les stomates que circulent les flux de transpiration et de photosynthèse. Leur densité est d'environ 10 à 300 / mm^2 selon l'espèce et les conditions climatiques. Ces orifices régulent les échanges gazeux aux "frontières" de la plante, en modifiant leur degré d'ouverture. Cette régulation des échanges gazeux entre la feuille et son environnement est généralement appelée "résistance ou conductance stomatique", par analogie avec l'électricité. De nombreux facteurs abiotiques et biotiques contrôlent l'ouverture et la fermeture stomatique : *la lumière* qui va régler le cycle diurne, le *déficit de pression de vapeur d'eau* entre la feuille et l'air qui, en augmentant, va tendre à provoquer la fermeture des stomates, *la température*, la *concentration en CO_2* interne et externe, et *l'état hydrique du sol*. Notons qu'une feuille dont les stomates sont pleinement ouverts évapore une quantité d'eau voisine de celle perdue par une surface d'eau de même dimension dans des conditions environnementales identiques (vitesse du vent, albédo, température...). C'est dire l'importance primordiale des stomates dans la régulation de la transpiration et de la photosynthèse d'une feuille.

Dans la version *ISBA-Standard*, la résistance stomatique du couvert (R_s) est calculée selon le formalisme empirique de Jarvis (1976). Elle est la combinaison d'un produit de fonctions indépendantes contrôlées par un nombre restreint de variables de l'environnement (Noilhan et Planton, 1989). Notons que cette approche a été utilisée dans la plupart des modèles de recherche météorologiques (Lynn et Carlson, 1990) et climatiques (Dickinson *et al.*, 1991).

La formulation propre à *ISBA-standard* (Noilhan et Planton, 1989) est :

$$R_s = \frac{R_{s\min}}{LAI} F_1 F_2^{-1} F_3^{-1} F_4^{-1} \quad (\text{I-28})$$

$R_{s\min}$ est la valeur minimale que peut prendre la résistance stomatique foliaire. Cette valeur est variable et doit être déterminée selon les espèces. Le *LAI* (Leaf Area Index) est l'indice de surface foliaire représentant le rapport de la surface de feuilles évaporantes par unité de surface de sol.

Les facteurs F_1 à F_4 sont des paramétrisations qui permettent de prendre en compte l'impact des différents facteurs environnementaux qui contrôlent l'ouverture stomatique :

Le facteur F_1 représente l'influence du rayonnement photosynthétiquement actif (*PAR*) (Sellers *et al.*, 1986). Le *PAR* est une fraction du rayonnement global incident égale selon Dickinson (1984) à $0.55 \times R_G$.

Nous avons :

$$F_1 = \frac{1 + F}{F + R_{s\min} / R_{s\max}} \quad (\text{I-29})$$

avec $F = 0.55 \frac{R_G}{R_{GL}} \frac{2}{LAI}$

Où R_{GL} est une valeur empirique limitée à 30 W m^{-2} pour les forêts et 100 W m^{-2} pour les cultures et couverts bas. $R_{s\max}$ est fixé à 5000 s m^{-1} .

Le facteur F_2 applique l'effet du stress hydrique racinaire subi par la plante et répercuté au travers de la résistance stomatique. Ce facteur varie entre 0 et 1 selon que le contenu volumique en eau (w_2) de la zone racinaire est proche du point de flétrissement (w_{wilt}) ou de la capacité au champ (w_{fc}). F_2 représente donc la réserve en eau du sol utile pour la plante, normalisée par la réserve utile maximale :

$$F_2 = \begin{cases} 1, & \text{si } w_2 > w_{fc} \\ \frac{w_2 - w_{wilt}}{w_{fc} - w_{wilt}}, & \text{si } w_{wilt} \leq w_2 \leq w_{fc} \\ 0, & \text{si } w_2 < w_{wilt} \end{cases} \quad (\text{I-30})$$

Le facteur F_3 représente l'effet du déficit en pression de vapeur de l'atmosphère.

$$F_3 = 1 - g(q_{sat}(T_a) - q_a) \quad (\text{I-31})$$

Où g est un paramètre empirique fixé à 0.4 pour les couverts forestiers et 0 pour les cultures et les couverts bas.

Le facteur F_4 introduit la dépendance en température dans la résistance stomatique selon Sellers *et al.* (1996). Nous avons :

$$F_4 = 1.0 - 0.0016(298.15 - T_a)^2 \quad (\text{I-32})$$

Par la suite, nous parlerons souvent de conductance stomatique plutôt que de résistance, ces deux notions sont inverses (I-33) et s'emploient indépendamment selon le contexte.

$$g_s = \frac{1}{R_s} \quad (\text{I-33})$$

Notons seulement que la résistance stomatique est donnée en $s\ m^{-1}$ tandis que la conductance est souvent exprimée en $mm\ s^{-1}$.

II. 6 Les paramètres de surface :

Par souci de simplicité, ISBA utilise peu de paramètres. Parmi ces paramètres, on distingue deux catégories : *les paramètres primaires*, caractéristiques du sol et de la végétation, et *les paramètres secondaires*, qui apparaissent dans les équations des variables pronostiques et qui décrivent les propriétés physiques d'une surface donnée. Les premiers conditionnent en général les seconds au travers de relations continues (Noilhan et Lacarrère, 1995).

Note : pour l'instant, nous ne parlerons pas encore des variables du module de végétation interactive " $A-g_s$ " (Calvet *et al.*, 1998b), qui seront décrites dans le chapitre suivant.

- Les paramètres physiques du sol :

Il existe différentes versions d'ISBA qui permettent de prendre en compte un nombre variable de compartiments de sol. La version ISBA-standard différencie deux couches de sol (ISBA-2L), mais il existe une version à trois couches (ISBA-3L, Boone *et al.*, 1999), et une version multicouche ISBA-DF (Boone, 2000). Cependant, nous n'utiliserons dans ce travail que la version initiale du schéma de sol, à savoir deux couches.

Ainsi dans la version *ISBA-Standard*, la première couche est limitée à 1 cm et contrôle uniquement l'évaporation du sol nu. Elle est incluse dans la couche racinaire de profondeur d_2 variable selon le site et le type de végétation. La valeur de la profondeur d_2 dimensionne l'eau disponible à l'évapotranspiration de la végétation. Les valeurs caractéristiques de l'humidité du sol sont au nombre de trois. Il est important pour caractériser le sol de connaître sa texture, notamment sa teneur en sable (sand) et d'argile (clay). Cette texture va permettre de déterminer, à partir de relations continues (Noilhan et Lacarrère, 1995), la plupart des paramètres clefs qui vont gouverner les transferts d'eau dans le sol comme les différentes valeurs caractéristiques du contenu volumique (I-8) à (I-10) et les paramètres de "force-restore".

- Les paramètres liés à la végétation :

Les paramètres qui vont définir les propriétés de la fraction *veg* de végétation dans la maille sont :

- l'indice foliaire ou *LAI* (Leaf Area Index), qui représente le rapport entre la surface de feuilles vertes et la surface de sol. Plus le *LAI* est grand, et plus la transpiration et la quantité d'eau interceptée sur la maille seront grandes. Ce paramètre est fourni en forçage du modèle dans la version *ISBA-standard*.

- la résistance stomatique minimum, $R_{s_{min}}$ (I-28), qui correspond à la valeur de la résistance stomatique du couvert végétal lorsque les conditions environnementales sont optimum à son fonctionnement. Elle dépend du type de végétation et doit être étalonnée.

- la capacité thermique de la végétation C_v (cf. (I-6)) qui va déterminer les dynamiques du flux de conduction dans le sol et de la température de surface.

- Les paramètres liés à la fois au sol et à la végétation :

Ces derniers paramètres sont considérés comme des paramètres primaires. Ce sont :

- l'albédo de surface, α , qui représente la fraction du rayonnement solaire directement renvoyé vers l'atmosphère (réflexion ou diffusion) par la surface (terrestre ou végétale). La valeur de α est comprise entre 0 et 1. Plus la surface est absorbante (cas de la végétation), plus sa valeur est faible et inversement.

- l'émissivité, ε , propriété de la surface d'un corps qui exprime sa capacité à absorber et à émettre les rayonnements thermiques.

- les longueurs de rugosité dynamique z_0 et thermique z_{0h} , paramètres aérodynamiques qui représentent les influences liées à la géométrie de la surface (végétation ou sol nu) sur l'atmosphère. Elles déterminent les coefficients d'échange convectif dans la couche limite de surface. La rugosité thermique est en général prise égale à $z_0/10$. Cependant ce rapport peut varier en fonction du type de couvert. On exprime souvent le rapport de ces deux termes par un troisième appelé kB^{-1} défini comme :

$$kB^{-1} = \ln\left(\frac{z_0}{z_{0h}}\right) \quad (I-34)$$

III ISBA-A- g_s

Le schéma *ISBA-standard* a été modifié par Calvet *et al.* (1998b), de façon à prendre en compte l'effet de la concentration atmosphérique en CO_2 sur la résistance stomatique. Le modèle proposé par Jacobs *et al.* (1996) a été employé pour décrire la photosynthèse et son couplage avec la résistance stomatique (nouvelle estimation de la conductance stomatique). Ce modèle permet désormais de relier la conductance stomatique (g_s) d'un type de végétation à son assimilation photosynthétique nette (A_n) calculée selon le formalisme de Collatz *et al.*, (1991). De plus, par le biais d'un modèle simple de croissance de la végétation, l'assimilation nette en carbone par la plante (ou photosynthèse) est convertie en surface foliaire afin de prédire l'évolution de l'indice foliaire de la végétation (*LAI*) prescrit jusqu'à présent dans le modèle. Cette estimation de l'indice foliaire est ainsi directement influencée par les contraintes du climat, le schéma est alors dit de "*végétation interactive*".

III.1 Contexte - État de l'art

Contrairement aux modèles TSVA développés par les météorologues et les climatologues, les modèles biologiques (comme les modèles de culture utilisés en agronomie ou les modèles écophysiologicals) traitent de manière plus détaillée les aspects biologiques (production de biomasse, de fruits, etc.) mais avec un pas de temps plus long, au mieux journalier. La tendance actuelle est à une certaine convergence des deux approches : les météorologistes, pour répondre à l'augmentation de résolution spatiale des modèles atmosphériques (une résolution de 2-3 Km est attendue dans les années à venir pour les simulations opérationnelles de prévision du temps à court terme), mais aussi dans le but d'affiner la réponse de la végétation dans les études d'impact climatique, doivent désormais représenter plus finement les processus biologiques et développer des modèles où la végétation pourrait interagir avec le climat.

Des expériences en laboratoire ont montré, au travers de différentes conditions climatiques, que la conductance stomatique d'un couvert végétal était reliée au taux d'assimilation photosynthétique des feuilles (Cowan, 1982). De plus, il a été montré que cette conductance était inversement proportionnelle à la concentration en gaz carbonique de l'air (Jacobs, 1995, Goudriaan et Van Laar, 1978, Leuning, 1990). Il était donc essentiel pour la communauté scientifique des modélisateurs de TSVA de développer des modèles décrivant simultanément les transferts de CO_2 et de vapeur d'eau à travers la végétation. D'autant que ce type de modèles allait dans le sens d'une description plus réaliste du fonctionnement du couvert végétal utile aux modèles hydrologiques, météorologiques et climatiques. La réponse des couverts végétaux à une augmentation de la teneur en CO_2 est une question cruciale en météorologie. En effet, l'ouverture des stomates ainsi que la quantité de feuilles produites par les plantes sont susceptibles d'être fortement influencées par la teneur en CO_2 atmosphérique. Or, comme nous le savons, la résistance stomatique et l'indice foliaire du couvert végétal régissent l'évaporation, et donc les bilans hydrique et énergétique de la surface.

Le premier modèle de photosynthèse pour des plantes de type C_3 a été développé par Farquhar *et al.*, (1980b) et le premier modèle empirique de conductance foliaire lié à la photosynthèse par Ball *et al.*, (1987). Ce travail a été repris par la suite pour aboutir à des modèles de photosynthèse liés au calcul de la conductance stomatique dans des TSVA (Collatz *et al.*, 1991) et étendus aux plantes en C_4 (Collatz *et al.*, 1992). Des modèles plus complets ont émergé tels le modèle du UK Met-Office *PGEN* (Friends et Cox, 1995), le modèle *SIB2* (Sellers

et al., 1996) ou *ISBA-A-g_s* publié en 1998 (Calvet *et al.*, 1998b). L'originalité d'*ISBA-A-g_s* réside dans le soin qui a été apporté à sa validation et à la paramétrisation des processus de réponse au stress hydrique (mal connus et assez mal représentés dans les modèles TSVA). Son développement s'est inscrit dans un mouvement international vers davantage d'interdisciplinarité dans la modélisation des processus de surface puisque météorologistes, hydrologues et écophysiolgistes sont désormais appelés à travailler avec des outils similaires. Le développement de ce type de modèles a accompagné la réalisation de grands programmes internationaux de mesure des flux nets de CO₂ sur le long terme et sur plus de 200 sites : EUROFLUX en Europe (Aubinet *et al.*, 2000) nouvellement CARBOEUROPE, AMERIFLUX aux USA, suivis par ASIAFLUX, OZFLUX, KOFLUX... regroupés sous l'acronyme FLUXNET.

L'avantage de disposer de ce type de modèles est de pouvoir les coupler à des modèles de circulation atmosphérique générale (GCM) dans le but de tester la rétroaction de la végétation sur des scénarios de changement climatique (Douville et Royer, 1997). Les effets les plus étudiés sont ceux d'un réchauffement planétaire ou d'un doublement de concentration en CO₂ atmosphérique (Sellers *et al.*, 1996).

III. 2 La Photosynthèse

Avant de rentrer dans les détails du modèle, rappelons quelques notions de base concernant la photosynthèse et les spécificités qui s'y rattachent.

Le carbone est l'élément le plus abondant de la plante après l'eau, il est puisé dans l'air où il se trouve sous forme de CO₂. La photosynthèse est l'ensemble des réactions par lesquelles les plantes chlorophylliennes fabriquent des molécules organiques à partir d'éléments minéraux (gaz carbonique, eau), en utilisant l'énergie de la lumière absorbée. L'azote nécessaire à la synthèse des protéines est puisé dans le sol (et dans l'air pour les légumineuses), le plus souvent sous forme de nitrate. La réaction de la photosynthèse peut s'écrire de cette façon :



L'oxygène libéré provient entièrement de l'eau et le gaz carbonique fournit tout le carbone et l'oxygène de la matière formée (CH₂O). Cette matière est un maillon élémentaire d'une molécule de glucose C₆H₁₂O₆. L'énergie nécessaire à cette synthèse $h\nu$, est fournie par la lumière du soleil. Ce rayonnement solaire reçu à la surface du sol est constitué de diverses longueurs d'onde formant un spectre continu. Il contient environ 2 % d'ultraviolets (de 300 à 400 nanomètres ou nm), 48 % de visible (de 400 à 700 nm) et 50 % d'infrarouges (700 à 4000 nm). Seule la fraction visible est utilisable pour la photosynthèse.

La photosynthèse se déroule dans l'intérieur de la feuille (le mésophylle), plus précisément, dans des éléments cellulaires appelés chloroplastes. Ces chloroplastes sont des organites d'environ 1 µm de diamètre qui renferment une membrane interne riche en chlorophylle et repliée de nombreuses fois sur elle-même, les thylakoïdes, ainsi qu'une partie non différenciée, le stroma. Ces organites assurent l'absorption de la lumière et sa conversion en forme d'énergie utilisable par la cellule. La partie non différenciée du chloroplaste ou stroma, assure la fixation du dioxyde de carbone et la synthèse de sucres.

On trouve aussi dans les cellules de la feuille de nombreuses mitochondries qui assurent l'alimentation énergétique de la cellule en l'absence de lumière, en consommant un sucre, le glucose. Cette réaction d'oxydation des molécules organiques s'appelle aussi la respiration. Elle absorbe de l'oxygène et dégage du gaz carbonique.

On peut distinguer divers types de plantes selon la façon dont est fixé le dioxyde de carbone dans la photosynthèse. La plupart des plantes sont dites en C₃ car la première molécule formée à partir du gaz carbonique contient trois atomes de carbone. Pratiquement tous les arbres sont en C₃ ainsi que toutes les légumineuses. C'est le cas aussi de nombreuses plantes cultivées comme le blé, le riz, l'orge, le colza, la pomme de terre ou le tournesol.

Chez les plantes dites en C₄, le processus débute par la création d'un acide à quatre atomes de carbone. Les espèces en C₄ représentent moins de 2 % du nombre total des espèces de plantes à fleur (environ 290 000), mais 10 à 15 % de la production totale de biomasse des continents ; elles comprennent notamment la plupart des graminées qui assurent la production des savanes et steppes en région tropicale. Le maïs, le sorgho, le mil et la canne à sucre sont des C₄ cultivés.

D'autres plantes encore sont dites CAM, abréviation anglaise pour "Métabolisme Acide des Crassulacées" : elles synthétisent également un acide en C₄, mais cette synthèse intervient la nuit à stomates ouverts, ceux-ci restant fermés le jour pour limiter les pertes en eau quand l'évaporation potentielle est forte. Ce mécanisme est propre aux plantes comme le cactus, la joubarbe, l'euphorbe, l'agave ou l'ananas. Ces plantes représentent plus de 5 % des espèces de plantes à fleurs, mais une production de biomasse très limitée.

III.3 Terminologie

Le flux de CO₂ à travers les feuilles est déterminé par la différence de concentration en CO₂ entre l'air turbulent en surface des feuilles (C_s) et la concentration en CO₂ dans les sites de carboxylation interne aux feuilles. Ce processus de diffusion du CO₂ entre l'atmosphère et la plante est contrôlé directement ou indirectement dans le modèle par 4 conductances qui, par leurs actions successives, conditionnent le taux de photosynthèse. On distingue :

- la **conductance aérodynamique** de la couche limite foliaire, inverse de la résistance aérodynamique de surface (g_a).
- la **conductance stomatique** (g_{sc} pour le CO₂ et g_s pour la vapeur d'eau)
- la **conductance cuticulaire** (g_c)
- la **conductance mésophyllienne** (g_m)

* *Conductance stomatique* : g_s

Les stomates sont des pores situés dans l'épiderme des feuilles (du grec *stoma*, "bouche") permettant une circulation d'air entre l'extérieur de la feuille et les cavités séparant les cellules mésophylliennes. Les pores sont formés de cellules spéciales (cellules de garde) capables de réguler leur ouverture ou fermeture. La conductance stomatique permet de décrire la diffusion gazeuse au travers des pores stomatiques. Sa valeur est fonction de l'ouverture ou de la fermeture de ces pores et contrôle l'essentiel des échanges de gaz, principalement CO₂ et H₂O, entre la feuille et l'air. Afin de modéliser indépendamment les deux types de flux, on suppose le rapport des conductances stomatiques au CO₂ et à la vapeur d'eau égal à celui des diffusivités, soit 1.6. La conductance stomatique à la vapeur d'eau s'écrit :

$$g_{s[H_2O]} = 1.6g_{s[CO_2]} \quad (I-36)$$

De cette façon, dans le modèle $A-g_s$, c'est le calcul de la conductance au CO₂ qui détermine celui de la conductance à la vapeur d'eau.

* *Conductance cuticulaire* : g_c

La cuticule est une couche cireuse recouvrant les cellules épidermiques des feuilles, peu perméables au CO_2 et à H_2O . La conductance cuticulaire g_c (mm s^{-1}) correspond à la résistance à la diffusion de vapeur d'eau et de CO_2 au travers de la cuticule foliaire, en dehors de la voie stomatique normale. Sa valeur est en général très faible, toutefois une grande variation selon les espèces a pu être déterminée (Kerstiens, 1996).

* *Conductance mésophyllienne* : g_m

La conductance mésophyllienne g_m (mm s^{-1}), dans sa définition physiologique, décrit le transport du CO_2 entre la cavité stomatique et les sites de carboxylation, c'est à dire les tissus internes des feuilles comportant des cellules photosynthétiques à chloroplastes à granum. Dans le modèle $A-g_s$, nous devons plutôt considérer cette conductance comme le groupement d'un ensemble de résistances dérivant de processus physiques et chimiques complexes intervenant dans la diffusion de l'eau et du CO_2 au sein de la feuille. Il apparaît que g_m est un paramètre important pour la modélisation de l'assimilation photosynthétique. g_m sera ainsi considéré comme un paramètre d'ajustement du modèle, spécifique à chaque type de végétation.

* *Point de compensation* : Γ

Concentration en CO_2 au-dessous de laquelle la plante est incapable de fixer le CO_2 atmosphérique. Le point de compensation est d'autant plus élevé que la photorespiration est active. Il est très faible chez les plantes en C_4 .

III. 4 Échelle de la feuille

Le modèle " $A-g_s$ " (Jacobs, 1995) décrit des phénomènes se produisant à l'échelle de la feuille. Des équations d'intégration simples, décrites plus loin, permettent de passer les résultats obtenus de l'échelle de la feuille à celle du couvert entier. $A-g_s$ permet de calculer l'assimilation nette de CO_2 (A_n , en $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2}$ de feuille s^{-1}) et la conductance stomatique foliaire (g_s en mm s^{-1}). Pour cela, il nécessite un certain nombre de variables climatiques calculées ou déjà existantes dans le modèle ISBA :

- la densité de l'air, ρ_a (kg m^{-3}),
- la température de la feuille, T_s ($^{\circ}\text{C}$),
- le déficit de saturation en vapeur d'eau entre la feuille et l'air à la surface de la feuille, D_s (g kg^{-1}) qui est la différence entre l'humidité spécifique à saturation à la température de la feuille $q_{sat}(T_s)$ et l'humidité spécifique de l'air à proximité de la feuille q_a ,
- le rayonnement global, R_G (W m^{-2}),
- la concentration en CO_2 à la surface de la feuille, C_s (ppm, parties par million).

III. 4. 1 Assimilation nette carbonée

Cette partie du modèle de Jacobs est basée sur l'approche proposée par Goudriaan *et al.* (1985). La photosynthèse ou assimilation nette carbonée (A_n) est calculée en fonction des différentes variables limitantes de l'environnement et en tenant compte des caractéristiques physiologiques des différentes espèces. L'approche de modélisation est basée sur la prise en compte de trois facteurs limitants essentiels :

- la concentration en CO_2 atmosphérique,
- la part de rayonnement photosynthétiquement active ou PAR ,
- la température de surface foliaire.

III. 4. 1. 1 Réponse en température

Pour tous les végétaux, la température est une variable climatique d'intérêt majeur. Des températures trop froides (négatives) ou trop chaudes peuvent détériorer de façon irréversible les cellules. Les plantes comme la plupart des espèces vivantes, ont leur fonctionnement photosynthétique optimum sur une plage de température généralement stable. Ainsi, la température doit être traitée comme un facteur limitant.

Dans l'approche A-gs, un certain nombre de paramètres clefs de la photosynthèse est fonction de la température. Le point de compensation Γ (ppm), la conductance mésophyllienne g_m (mm s^{-1}) et l'assimilation nette maximale $A_{m,max}$ ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) évoluent en fonction de la température de surface des feuilles (Figure I-2, A, B et C). La dépendance de ces trois variables du modèle, à l'égard de la température de la feuille (T_s) est décrite, selon une fonction en Q_{10} :

$$X(T_s) = X(@25) \times Q_{10}^{(T_s-25)/10} \quad (\text{I-37})$$

Où $X(T_s)$ et $X(@25)$ sont les valeurs de variables considérées aux températures T_s , et 25°C , respectivement. Dans l'équation (I-37), une augmentation de 10°C de la température s'accompagne d'un accroissement de X d'un facteur Q_{10} . Cette fonction est directement utilisée pour décrire l'évolution de Γ , tandis que pour g_m et $A_{m,max}$, l'équation (I-37) est modifiée par les fonctions d'inhibition données par (Collatz *et al.*, 1992) :

$$X(T_s) = \frac{X(@25) \times Q_{10}^{(T_s-25)/10}}{[1 + \exp\{0.3(T_1 - T_s)\}][1 + \exp\{0.3(T_s - T_2)\}]} \quad (\text{I-38})$$

Dans l'équation (I-38), la variable X est ramenée vers zéro pour des valeurs soit faibles soit élevées de la température, selon les températures de référence T_1 et T_2 . Les températures T_1 et T_2 , ainsi que $X(@25)$, dépendent de l'espèce végétale considérée, notamment de l'appartenance au groupe des C_3 ou des C_4 en particulier (Tableau I-1).

Type de plante	Paramètres (X)	X_{25}	Q_{10}	T_1 ($^\circ\text{C}$)	T_2 ($^\circ\text{C}$)
C3	ϵ_0 ($\text{mg J}^{-1} \text{PAR}$)	0.017	-	-	-
	Γ ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	45	1.5	-	-
	$A_{m,max}$ ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2.2	2.0	8	38
	g_m ou g_m^* (mm s^{-1})	X_{25}	2.0	5	36
C4	ϵ_0 ($\text{mg J}^{-1} \text{PAR}$)	0.014	-	-	-
	Γ ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	2.8	1.5	-	-
	$A_{m,max}$ ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.7	2.0	13	36
	g_m ou g_m^* (mm s^{-1})	X_{25}	2.0	13	36

Tableau I-1 : Valeurs standards des paramètres du modèle A-gs utilisés pour les plantes de type C_3 . Extrait de Calvet *et al.* (1998).

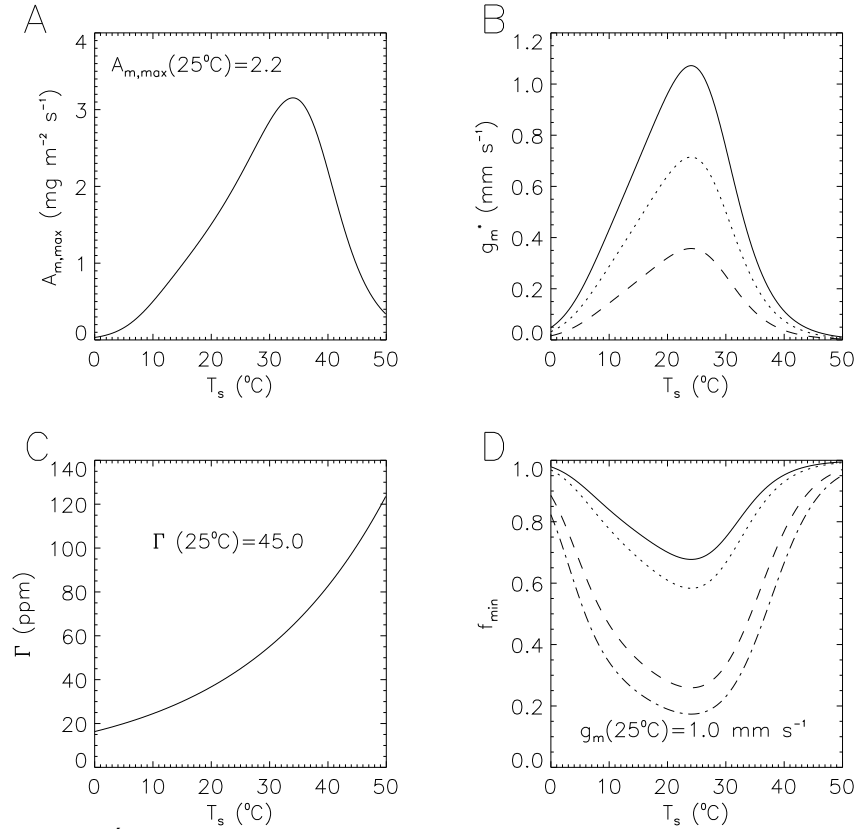


Figure I-2 : Évolution en fonction de la température de surface foliaire (T_s) des paramètres du modèle de photosynthèse pour les plantes de type C_3 . **A** : Assimilation nette maximale. **B** : conductance mésophyllienne non stressée pour 3 valeurs à 25°C ($0.5, 1.0, 1.5 \text{ mm s}^{-1}$, respectivement, traits tiretés, pointillés et trait plein). **C** : Point de compensation. **D** : f_{\min} pour 4 valeurs de conductances cuticulaire ($g_c = 0.15, 0.25, 0.5, 1.5 \text{ mm s}^{-1}$, respectivement, traits alternés, tiretés, pointillés et trait plein). Notons que pour une valeur de $g_c = 0$ on a $f_{\min} = 0$ quel que soit g_m .

III. 4. 1. 2 Réponse au CO_2 et à l'éclairement

La conductance des stomates et par le fait, la photosynthèse est hautement corrélée aux flux de photons atteignant les feuilles (Leuning, 1995). Notons que seulement une fraction de ce flux total incident correspond aux longueurs d'ondes pour lesquelles la photosynthèse est efficace ($0.4\text{-}0.7 \mu\text{m}$). Cette part de rayonnement dit photosynthétiquement actif (PAR), est prise supposée égale à 48 % du rayonnement global incident soit : $I_a = 0.48 \times R_G$.

Lorsque seul le PAR est limitant pour la photosynthèse (A_n), on peut considérer que celle-ci lui est linéairement reliée :

$$A_n = \varepsilon I_a - R_d \quad (\text{I-39})$$

ε est appelé l'efficacité photosynthétique (mg CO_2 fixés par joule de PAR absorbé). L'ordonnée à l'origine de cette droite, $-R_d$ est la respiration nocturne (Figure I-3, A), dite de maintenance que l'on retrouve en l'absence de lumière. ε représente la pente de la courbe de réponse de A_n à la lumière. ε est calculé de la façon suivante selon la formulation de (Goudriaan *et al.*, 1985) :

$$\varepsilon = \varepsilon_0 \frac{C_i - \Gamma}{C_i + 2\Gamma} \quad (\text{I-40})$$

Où ϵ_0 est la valeur maximum que peut prendre ϵ et C_i la concentration en CO_2 intracellulaire. Γ est le point de compensation, il introduit l'effet de la photorespiration dans le calcul de ϵ , et la rend dépendante de la température.

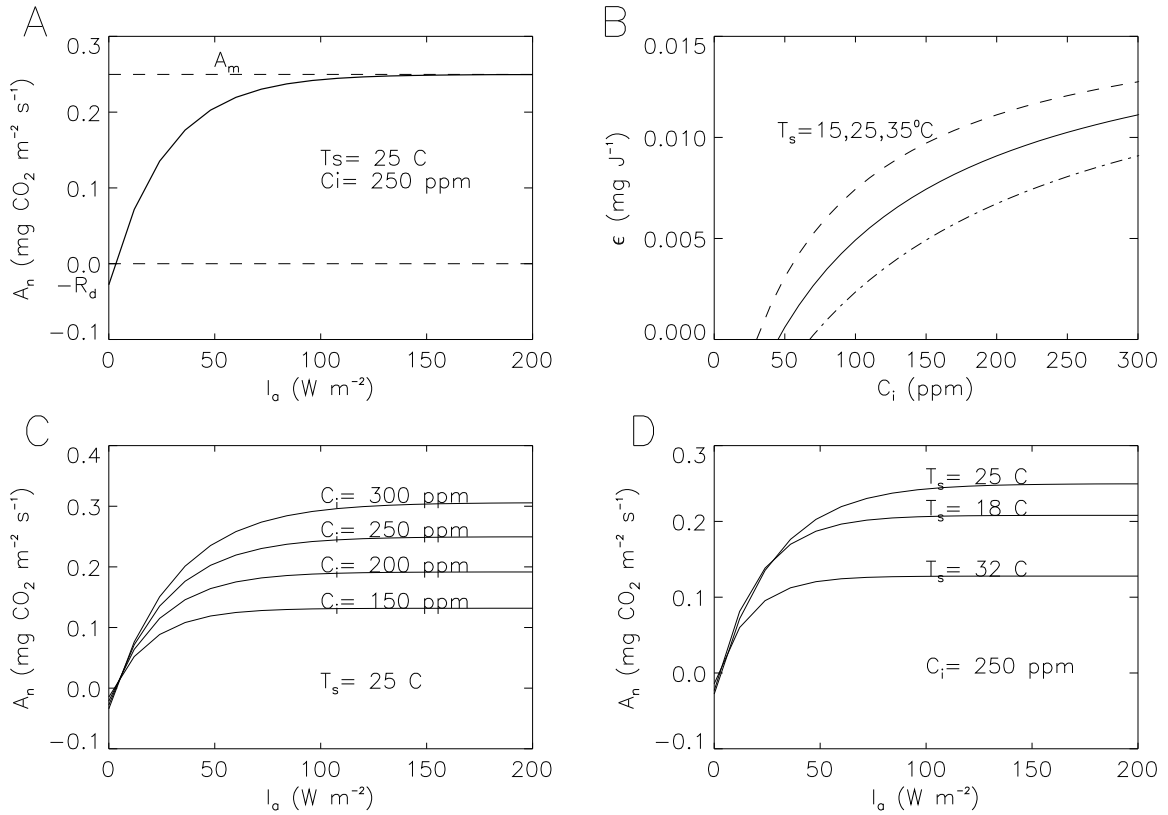


Figure I-3 : (A) Assimilation nette en fonction de l'intensité lumineuse du rayonnement photosynthétiquement actif pour les plantes en C3 (B) Efficacité photosynthétique en fonction de la concentration en CO_2 interne pour 3 valeurs de températures de surface : 15, 25 et 35°C représenté par des traits tirets, plein, tirets point, respectivement. (C) A_n en fonction de I_a pour différentes valeurs de C_i . (D) A_n en fonction de I_a pour différentes valeurs de T_s .

Cette courbe de réponse de l'assimilation nette à l'intensité lumineuse est toutefois limitée dans les fortes valeurs et tend asymptotiquement vers une valeur maximale notée A_m (Figure I-3, A).

$$\lim_{I_a \rightarrow +\infty} A_n = A_m \quad (\text{I-41})$$

A faibles concentrations C_i , A_m est relié à la concentration en CO_2 selon (Goudriaan *et al.*, 1985) par :

$$A_m = g_m (C_i - \Gamma) \quad (\text{I-42})$$

Où g_m est la conductance mésophyllienne. g_m représente donc la pente de la courbe de réponse au CO_2 à lumière saturante.

La valeur maximale de l'assimilation (Figure I-2 A) est limitée par le déficit en CO_2 intra stomatique au travers de l'équation de saturation suivante :

$$A_m = A_{m,\max} \left[1 - \exp \left\{ -g_m \frac{(C_i - \Gamma)}{A_{m,\max}} \right\} \right] \quad (\text{I-43})$$

$$C_i \xrightarrow{+\infty} A_m = A_{m,\max} \quad (\text{I-44})$$

Finalement, l'assimilation nette est limitée par la quantité de lumière disponible selon une équation empirique de saturation similaire à (I-43) :

$$A_n = (A_m + R_d) \cdot \left[1 - \exp \left(\frac{\varepsilon I_a}{A_m + R_d} \right) \right] - R_d \quad (\text{I-45})$$

La respiration de maintenance de la biomasse active, R_d est paramétrée selon (Van Heemst, 1986) :

$$R_d = \frac{A_m}{9} \quad (\text{I-46})$$

III. 4. 2 Concentration intra-stomatique en CO₂

Les plantes tendent à réguler la concentration interne en CO₂ (C_i) dans la cavité sous stomatique par rapport à la concentration atmosphérique (C_s) de sorte à maintenir le rapport C_i/C_s constant pour un déficit de saturation en vapeur d'eau donné (Mott, 1990). Pour tenir compte du fait que la valeur minimum de C_i est Γ (le point de compensation) et que la photosynthèse tend à maintenir C_i à une valeur inférieure à C_s , le rapport f apparaît être un bon indicateur de l'activité photosynthétique :

$$f = \frac{C_i - \Gamma}{C_s - \Gamma} \quad (\text{I-47})$$

Ce rapport varie en fonction du déficit de saturation selon :

$$f = f_0 \left(1 - \frac{D_s}{D_{\max}} \right) + f_{\min} \left(\frac{D_s}{D_{\max}} \right) \quad (\text{I-48})$$

où f_0 est la valeur de f lorsque $D_s = 0 \text{ g kg}^{-1}$, soit la valeur potentielle du rapport des concentrations. D_{\max} est la valeur maximale du déficit de saturation entre la feuille et l'air toléré par la végétation et f_{\min} est la valeur de f lorsque $D_s = D_{\max}$, sa formulation est :

$$f_{\min} = \frac{g_c}{g_c + g_m} \quad (\text{I-49})$$

f_{\min} est fonction de la conductance cuticulaire g_c et de g_m (Figure I-2, D).

Chapitre I : Modélisation des processus de surface

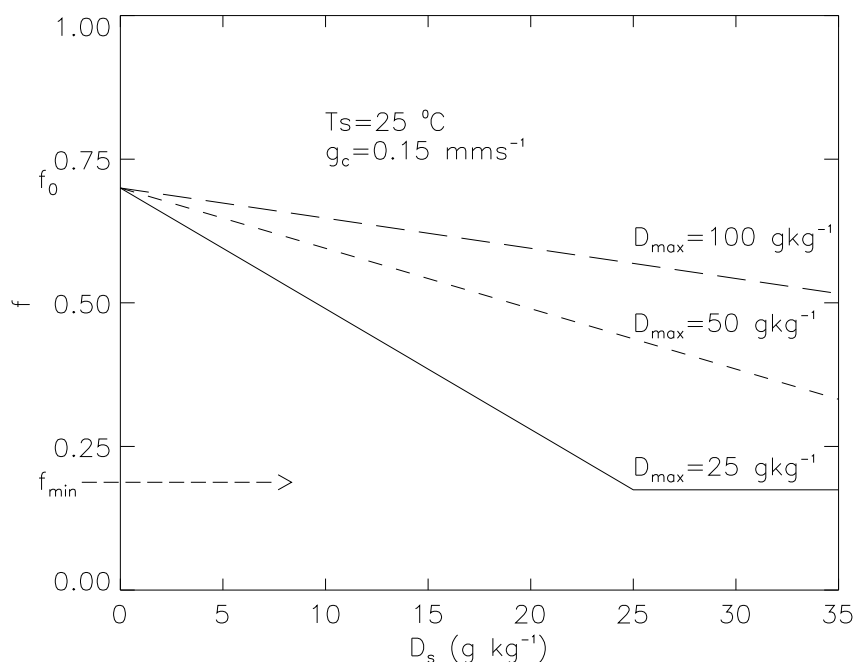


Figure I-4 : évolution du paramètre f en fonction du déficit de vapeur d'eau de l'air pour différentes valeurs de D_{max} , $g_m(25^\circ C) = 1 \text{ mm s}^{-1}$

Dans des conditions météorologiques de surface standard, le rapport C_i/C_s est de l'ordre de $2/3$ pour les plantes en C_3 et de $1/3$ pour les plantes en C_4 (Goudriaan *et al.*, 1985). La valeur plus basse pour les plantes en C_4 reflète une affinité plus grande pour le CO_2 du parcours photosynthétique ainsi que l'utilisation de l'eau plus efficace de ces plantes.

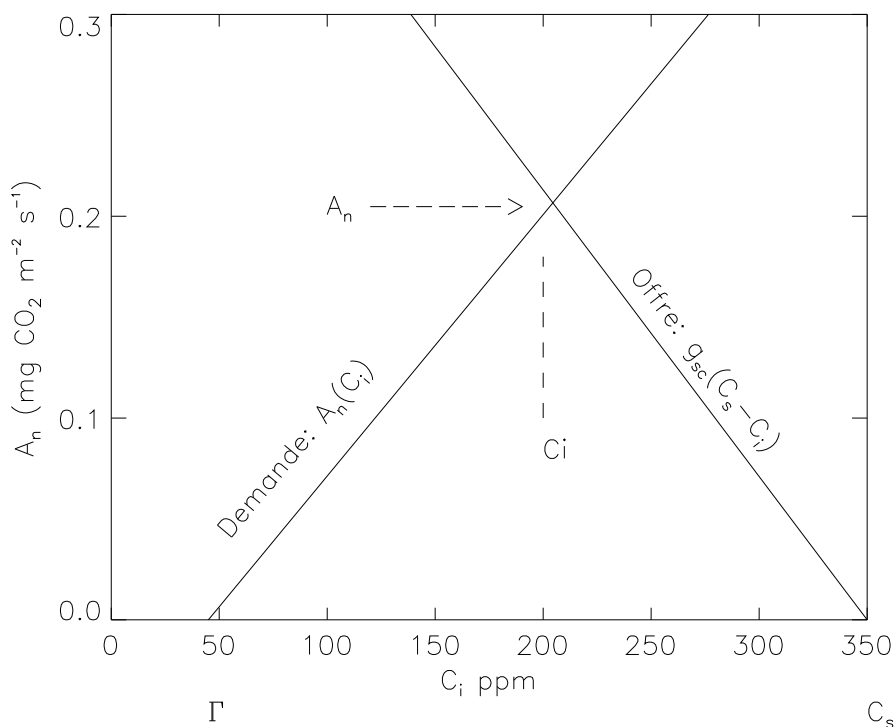


Figure I-5 : Estimation de la concentration interne en CO_2 C_i et de l'assimilation nette A_n avec le diagramme dit "d'offre et de demande".

III. 4. 3 Conductance stomatique

III. 4. 3. 1 Conductance stomatique au CO₂

La conductance stomatique au CO₂ (g_{sc}^*) est calculée en utilisant une relation de flux-gradient modifiée pour tenir compte des effets du déficit en vapeur d'eau de l'air sur l'ouverture stomatique :

$$g_{sc}^* = \frac{A_n - A_{\min} \left(\frac{D_s}{D_{\max}} \cdot \frac{A_n + R_d}{A_m + R_d} \right) + R_d \left(1 - \frac{A_n + R_d}{A_m + R_d} \right)}{C_s - C_i} \quad (I-50)$$

A_{\min} représente le taux d'assimilation photosynthétique (à intensité lumineuse non limitante) lorsque tous les stomates sont fermés en raison d'un dépassement du déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air toléré par la plante ($D_s = D_{\max}$). A ce moment, seul les transferts gazeux au travers des cuticules ont lieu et permettent de maintenir une assimilation résiduelle.

$$A_{\min} = g_m (C_{\min} - \Gamma) \quad (I-51)$$

C_{\min} est la valeur de C_i dans les conditions de stress hydrique atmosphérique extrêmes citées :

$$C_{\min} = \frac{g_c C_s + g_m \Gamma}{g_c + g_m} \quad (I-52)$$

Au final, la diffusion du CO₂ interagit avec la diffusion de la vapeur d'eau. Cet effet est pris en compte :

$$g_{sc} = g_{sc}^* + E \frac{M_{air}}{\rho_a M_{H_2O}} \cdot \frac{C_s + C_i}{2(C_s - C_i)} \quad (I-53)$$

M_{air} et M_{H_2O} sont respectivement, les masses molaires de l'air et de l'eau (28.9 et 18 g mol⁻¹) et E la transpiration foliaire calculée en (I-55).

III. 4. 3. 2 Conductance stomatique à la vapeur d'eau

Le rapport des conductances stomatiques à la vapeur d'eau et au CO₂ tient compte du rapport des diffusivités de ces deux gaz (1.6). La conductance cuticulaire étant supposée identiquement perméable à la vapeur d'eau et au CO₂.

$$g_s^* = 1.6 g_{sc}^* + g_c \quad (I-54)$$

La transpiration foliaire est alors calculée simplement :

$$E = \rho_a g_s D_s \quad (I-55)$$

III. 5 Passage de la feuille au couvert

Comme nous venons de le décrire, le modèle permet de simuler l'assimilation nette et la conductance stomatique à l'échelle de la feuille. L'extension de ces résultats à l'échelle du couvert a été réalisée selon la méthode préconisée par (Jacobs, 1995). Une hypothèse forte du

couplage du modèle $A-g_s$ avec ISBA est de considérer les variables T_s , C_s et D_s comme des valeurs représentatives du couvert végétal dans son ensemble. Le passage de la feuille au couvert à calculer la conductance stomatique et l'assimilation nette foliaire à plusieurs niveaux dans le couvert en tenant compte de l'atténuation du rayonnement solaire incident à l'intérieur du couvert. La variable de température de surface T_s correspond à celle déjà calculée dans la version standard d'ISBA (I-1), tandis que C_s et D_s sont calculés à l'échelle du couvert en fonction des valeurs obtenues au niveau de référence. Leur calcul fait intervenir la résistance aérodynamique, également calculée dans la version standard d'ISBA, ainsi que les flux de CO_2 et de vapeur d'eau :

$$D_s = (q_{sat}(T_s) - q_a) - \frac{R_a \times E}{\rho_a} \quad (I-56)$$

$$C_s = C_a - \frac{R_a \times F_{net,CO_2} \times M_{air}}{\rho_a \times M_{CO_2}} \quad (I-57)$$

où, E ($mm\ s^{-1}$) est l'évaporation totale du couvert, R_a ($m\ s^{-1}$) la résistance aérodynamique (I-16), C_a (ppm) la concentration atmosphérique en CO_2 au niveau de référence et F_{net} ($mg\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$) le flux net de CO_2 au-dessus du couvert.

III. 5. 1 Assimilation nette et conductance stomatique

A l'intérieur du couvert, l'éclairement des feuilles n'est pas homogène. Les feuilles situées au sommet du couvert absorbent ou réfléchissent le rayonnement solaire, limitant ainsi l'activité photosynthétique des feuilles situées à la base du couvert. L'atténuation du rayonnement global à l'intérieur du couvert doit donc être pris en compte dans le calcul de l'assimilation nette A_{nl} et de la conductance stomatique g_{sl} du couvert. Le transfert radiatif à l'intérieur du couvert est décrit par une loi de Beer intégrée en utilisant une méthode de quadrature de Gauss à 3 niveaux, en supposant une distribution verticalement homogène du LAI :

$$A_{nl} = LAI \times \sum_{i=1}^3 W_i A_n(z_i) \quad (I-58)$$

$$g_{sl} = LAI \times \sum_{i=1}^3 W_i g_s(z_i) \quad (I-59)$$

Où W_i sont les poids de Gauss au niveau i de hauteur z_i comprise entre 0 et la hauteur du couvert (h).

A la suite de cette intégration, on dispose, pour le couvert :

- de la conductance g_{sl} et donc, par inversion, de la résistance stomatique R_s qui contrôle la transpiration de la végétation,
- de l'assimilation nette en CO_2 du couvert A_{nl} qui, injectée dans le modèle de croissance, permet de développer le compartiment de biomasse active et d'en déduire une estimation de l'évolution du LAI .

III. 6 Transfert radiatif dans le couvert

Les assimilations nettes $A_n(z_i)$ et conductance stomatique $g_s(z_i)$ sont calculées à la hauteur z_i , en fonction du rayonnement photosynthétiquement actif reçu $I_a(z_i)$, déduit du rayonnement au sommet de la végétation $I_a(h) = 0.48 \times R_G$ pondéré par le coefficient d'extinction $K(z_i)$ (Roujean, 1996).

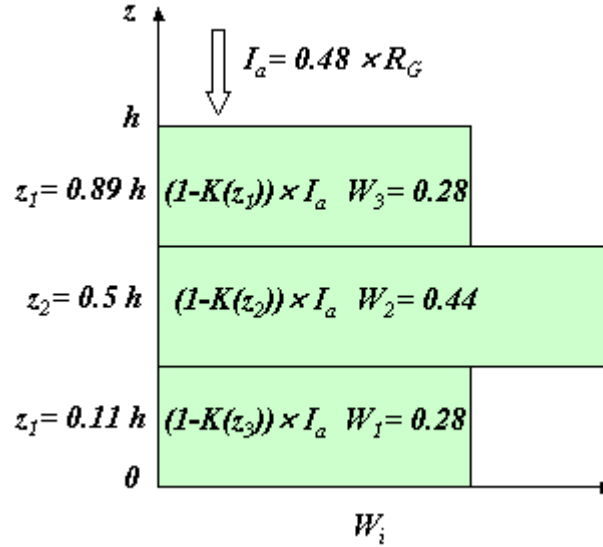


Figure I-6 : représentation schématique des poids (W_i) de la quadrature de Gauss à 3 niveaux utilisés dans le passage de la feuille au couvert. $K(z)$ est le coefficient d'extinction du rayonnement solaire, dépend de la position du soleil et du LAI défini en (I-61). R_G est le rayonnement global incident et I_a la part de rayonnement photosynthétiquement active, h est la hauteur du couvert.

Le schéma de transfert radiatif simplifié (Calvet, 2000) est décrit :

$$I_a(z) = (1 - K(z)) \times I_a(h) \quad (\text{I-60})$$

$$K(z) = f(\theta_s) \times K_{df}(z) + (1 - f(\theta_s)) \times K_{dr}(z) \quad (\text{I-61})$$

Où K_{df} et K_{dr} sont les coefficients d'extinction du rayonnement diffus et direct, respectivement :

$$K_{df}(z) = 1 - \exp(-0.8 b LAI (h - z)/h) \quad (\text{I-62})$$

$$K_{dr}(z) = 1 - \exp\left(-\frac{G}{\cos \theta_s} b LAI (h - z)/h\right) \quad (\text{I-63})$$

θ_s est l'angle solaire ($\theta_s = 0$ au zénith), G correspond au type de distribution angulaire des feuilles. Dans le modèle, $G = 0.5$ ce qui correspond à une distribution sphérique.

$$f(\theta_s) = \frac{0.25}{0.25 + \cos \theta_s} \quad (\text{I-64})$$

$$b = 1 - \frac{1 - \sqrt{1 - \omega}}{1 + \sqrt{1 - \omega}} \quad (\text{I-65})$$

La fonction f est le rapport entre le rayonnement diffus et total au sommet du couvert, b est le coefficient de diffusion du feuillage et $\omega = 0.2$ est l'albédo de simple diffusion de la part de rayonnement photosynthétiquement actif.

III. 7 Modèle de croissance

Le modèle de croissance associe deux mécanismes liés, la croissance en biomasse ΔB^+ et la sénescence ΔB^- (mortalité).

Le cumul d'assimilation nette du couvert A_{nl} ($\text{kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) correspond à une formation de biomasse ΔB^+ (kg C m^{-2}) à chaque pas de temps Δt :

$$dB^+ = \frac{A_{nl}}{P_C} \cdot \frac{M_C}{M_{CO_2}} \cdot dt \quad (\text{I-66})$$

où P_C est la proportion de carbone dans la matière sèche, considérée comme constante et égale à 40 %, M_C et M_{CO_2} les masses molaires du carbone et du CO_2 .

La biomasse active B incrémentée par ΔB^+ à chaque pas de temps peut décroître de deux manières : par mortalité (stress hydrique ou thermique, maladie...) ou par transfert d'assimilats dans les organes de réserve (fruits, tubercules, tiges) où la biomasse se trouve en quelque sorte immobilisée. Cette décroissance ΔB^- (kg C m^{-2}) est calculée dans le modèle au bout d'une période $\tau_0 = 1$ jour selon une loi exponentielle :

$$dB^- = B \times \left(1 - e^{-\frac{1}{\tau(t)}} \right) \quad (\text{I-67})$$

$$\tau(t) = \frac{\tau_0}{\tau_M} \cdot \frac{A_{nfm}(t)}{A_{n,max}} \quad (\text{I-68})$$

Où τ_M est la durée (en jours) après laquelle il ne resterait plus que 37 % (*e-folding*) de la biomasse active initiale B dans le cas où l'ensemble des feuilles du couvert pourrait effectuer une assimilation nette maximale $A_{n,max}$ une fois par jour au moins. Le paramètre τ_M représente une espérance de vie maximale dont la valeur, pour une espèce donnée, semble assez proche de la durée de son cycle végétatif. La valeur maximale de l'assimilation nette foliaire moyenne du couvert (A_{nfm}), telle qu'elle est simulée au cours d'une journée, intervient pour estimer la mortalité affectant le couvert végétal au cours de cette même journée.

Notons que la biomasse B ne représente donc pas la biomasse totale du végétal, mais plutôt la biomasse à fort métabolisme qui réalise la photosynthèse, c'est à dire essentiellement les feuilles. En première approximation, de la même façon que dans (Mougin *et al.*, 1995) ou (Ji, 1995), on peut supposer que pour un couvert végétal et un climat donnés, il existe un rapport constant α_B (sorte de densité surfacique) entre la biomasse active B et l'indice foliaire LAI :

$$LAI = B / \alpha_B \quad (\text{I-69})$$

Chapitre I : Modélisation des processus de surface

Comme g_m et τ_M , le rapport α_B varie en fonction de l'espèce végétale et nécessite donc un étalonnage. De plus α_B est susceptible d'évoluer avec les conditions environnementales (climat, disponibilité des nutriments, concentration en CO₂ atmosphérique...).

Chapitre II:

Stress hydrique

Chapitre II : Stress hydrique

I Contexte et état de l'art

Lorsque l'évapotranspiration potentielle, déterminée par les caractéristiques physiques de l'atmosphère, devient supérieure à ses possibilités d'alimentation en eau, la plante réagit en fermant ses stomates pour éviter de se déshydrater complètement. Or si la fermeture des stomates permet à la plante de réduire ses sorties d'eau, elle limite aussi ses entrées de CO₂, ce qui affecte sa photosynthèse et sa production de biomasse. Paramétrer correctement cette fermeture stomatique en condition de limitation hydrique (stress hydrique du sol) dans les modèles de fonctionnement de la végétation apparaît essentiel à double titre : évaluer correctement à la fois l'évapotranspiration d'un couvert et son assimilation photosynthétique, quelles que soient ses conditions environnementales de croissance.

Longtemps les agronomes et physiologistes ont considéré que la fermeture stomatique, lors des épisodes de sécheresse hydrique du sol, était provoquée mécaniquement par une modification de la turgescence des cellules de la feuille induite par la déshydratation (contrôle hydraulique). Or, il s'est avéré par expérimentation que les mécanismes en jeu étaient plus complexes. Il a été découvert que la fermeture des stomates était notamment déclenchée par un signal chimique racinaire : une phytohormone nommée acide abscissique (ABA), synthétisée par les racines soumises à un stress hydrique et véhiculé jusqu'aux feuilles par la sève brute. Toutefois, cette mise en évidence du rôle de l'ABA n'exclut pas l'intervention de mécanismes parallèles ou complémentaires actifs dans le contrôle stomatique. En effet, il peut exister des rétroactions complexes dans la régulation de l'état hydrique de la plante. Le déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air fait partie de ces facteurs environnementaux qui affectent le fonctionnement photosynthétique des parties aériennes de la plante, et son influence est souvent liée à l'état hydrique du sol.

C'est pourquoi, à partir des connaissances physiologiques connues déterminant le comportement de la plante face à un stress hydrique et notamment la régulation stomatique, les modélisateurs du fonctionnement de la végétation ont exploré différentes voies de recherche pour retranscrire ce comportement au travers de fonctions représentatives du stress.

Les grandes approches sont souvent fonction des genres et objectifs des modèles utilisés et peuvent se regrouper en trois catégories :

- diminuer l'assimilation nette proportionnellement à la production d'ABA (Ball *et al.*, 1987, Sala et Tenhunen, 1996).
- diminuer le taux d'assimilation photosynthétique et la conductance stomatique, en appliquant un indice de stress (Sellers *et al.*, 1995, Ronda *et al.*, 2001).
- réguler la fermeture des stomates au travers d'une augmentation de la production d'ABA dans les modèles mécanistes (Tardieu et Davies, 1993, Dewar, 1995). Cette voie est de loin la plus récente, elle est propre à des modèles détaillés du fonctionnement de la plante.

Ces études sont généralement l'aboutissement de travaux menés par des physiologistes et réalisés à l'échelle de la feuille. Or les modèles qui nous intéressent en météorologie, hydrologie et climatologie, sont des modèles qui fonctionnent à l'échelle régionale et correspondent à une représentation simplifiée de la végétation. Le couvert y est souvent considéré comme une *big leaf*, où la résistance stomatique est intégrée dans une résistance globale de couvert (Lhomme, 1991). Ces modèles nécessitent l'utilisation d'indicateurs du stress robustes, généralistes et faciles à mettre en oeuvre.

Chapitre II : Stress hydrique

La fonction utilisée pour évaluer l'état de stress hydrique de la plante, peut prendre des formes très variées dans les modèles TSVA. L'une des principales conséquences de cette diversité a été mise en évidence lors d'exercices internationaux d'intercomparaison de modèles numériques (Mahfouf *et al.*, 1996) élaborés par le GLASS (Global Land Atmosphere System Study). Il est apparu que pour un contenu en eau du sol identique, des estimations du stress hydrique très variable pouvaient être évaluées d'un modèle à l'autre. Cette dispersion dans les estimations de la contrainte hydrique du sol réduit la possibilité d'établir des comparaisons entre les paramétrisations de chaque modèle. En général, les fonctions utilisées restent assez simples et combinent des variables caractéristiques du sol comme le contenu en eau volumique, le point de flétrissement et la capacité au champ. Toutefois certaines formes peuvent être plus compliquées et prendre en compte le potentiel hydrique de la plante (Ronda *et al.*, 2001; Sala et Tenhunen, 1996).

Dans la version *ISBA-standard*, le facteur permettant de décrire l'effet d'un manque d'eau au niveau des racines est le contenu volumique en eau extractible normalisé dans la zone racinaire, défini par l'équation (I-30). Cette fonction, comprise entre 0 et 1, est appliquée linéairement dans le calcul de la conductance stomatique (I-28) pour rendre compte de l'effet du stress hydrique sur le fonctionnement de la végétation.

Cette fonction de stress hydrique normalisée, aussi nommée θ ($\theta = F_2$; (I-30)), est facile à mettre en œuvre et utilise des variables qui sont généralement accessibles sur le terrain d'étude et comparables à des variables de modélisation.

Le modèle $A-g_s$ (Jacobs 1995, 1996) a été développé et paramétré pour calculer l'assimilation nette et la conductance stomatique de la végétation dans des conditions d'alimentation en eau non limitantes. Dans la perspective d'une utilisation régionale à vocation opérationnelle, il s'est avéré nécessaire de généraliser la paramétrisation du module $A-g_s$ aux conditions variées de stress hydrique du sol. La fonction de stress θ a donc été conservée par Calvet *et al.* (1998b) pour décrire l'effet du stress hydrique sur g_s dans *ISBA-A-g_s*. La fonction a été appliquée pour affecter le calcul de l'assimilation nette (A_n) et il s'est avéré que le facteur de photosynthèse qui, en première approximation, reproduirait le mieux dans le modèle la sensibilité à l'effet du stress hydrique sur A_n et g_s était la conductance mésophyllienne g_m . Dans la version Calvet et al., 1998 du modèle, le terme g_m a été ainsi remplacé dans les équations (I-42) (I-43) (I-49) (I-51) et (I-52) par : $g_m^* \times \theta$ où g_m^* est la valeur de g_m en conditions non stressées.

Une représentation de l'effet du stress hydrique sur les différentes variables du modèle est présentée (Figure II-1).

Chapitre II : Stress hydrique

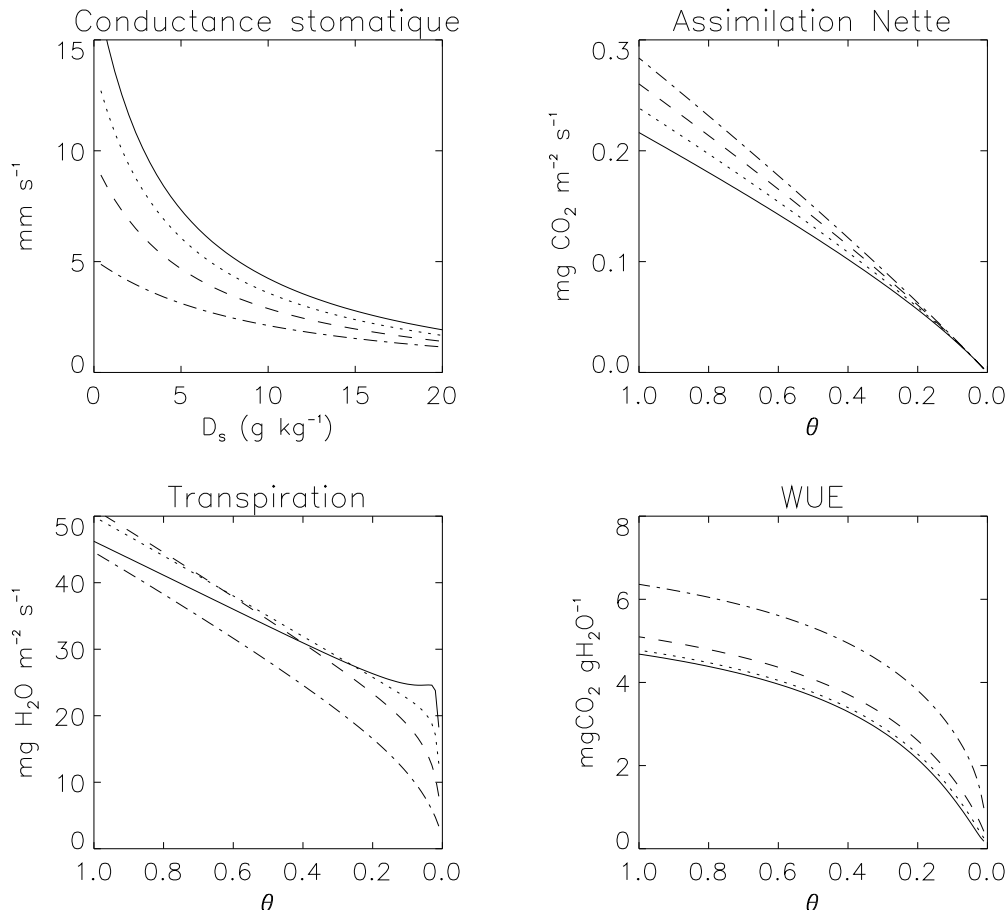


Figure II-1 : Evolution de la conductance stomatique en fonction du déficit de saturation de l'air (D_s) pour différentes valeurs de la fonction de stress hydrique θ (1, 0.75, 0.5, 0.25, respectivement trait plein, traits pointillés, tiretés, alternés). Assimilation nette, transpiration et efficacité d'utilisation de l'eau ($WUE = A_n/E$) en fonction de la fonction de stress hydrique θ et pour différentes valeurs de D_s (20, 15, 10, 5 g kg⁻¹, respectivement trait plein, traits pointillés, tiretés, alternés). Paramétrisation Calvet et al. (1998b).

Toutefois cette paramétrisation simple s'est avérée inadaptée pour certains types de couverts notamment pour simuler l'effet d'un stress hydrique marqué. C'est pourquoi, dans le but d'aller plus loin dans la modélisation et la paramétrisation, un travail de revisite de la formulation du stress hydrique dans $A-g_s$ à l'échelle du couvert a été entreprise par Calvet (2000) sur des couverts herbacés, notamment la jachère de MUREX (Calvet *et al.*, 1999). Ce travail complété par une méta-analyse des données bibliographiques, reprend les résultats de nombreuses études indépendantes publiées sur l'évolution du comportement stomatique de la végétation à l'échelle du couvert ou de la feuille et les combinent pour estimer les paramètres fonctionnels du modèle $A-g_s$ et leurs corrélations. Ce travail d'analyse de plusieurs jeux de données à l'échelle de la feuille et du couvert (dont MUREX) a montré qu'il existait une interaction entre l'effet de l'humidité de l'air et celui de l'état hydrique du sol. De plus, il a été mis en évidence qu'au moins deux types de stratégies de réponse à l'un et à l'autre des facteurs peuvent être adoptés selon le type de plante herbacée ou ligneuse considéré.

II Couverts de type herbacé

Dans le but de réviser la formulation du stress hydrique appliquée au calcul de la conductance stomatique à l'échelle du couvert dans *ISBA-A-g_s*, Calvet (2000) a utilisé un grand nombre d'observations de terrain et a analysé les études publiées dans la littérature scientifique, pour évaluer l'influence de la fonction de stress hydrique θ sur les paramètres de la photosynthèse et de la conductance stomatique propres au modèle *A-g_s*. Cette méta-analyse a porté sur un grand nombre d'espèces herbacées et a permis d'une part, d'analyser et de mieux comprendre les variations intra et inter-spécifique des paramètres de la photosynthèse du modèle *A-g_s* et, d'autre part, de mettre en œuvre une paramétrisation du stress hydrique propre au couvert herbacée dans le modèle. La réponse de la végétation à un assèchement du sol, en terme de conductance stomatique et de paramètres de la photosynthèse procède de deux types de stratégies bien distinctes selon le type de plantes.

II.1 Approche A-g_s

L'étude a porté principalement sur la possibilité de retrouver par la modélisation les conductances stomatiques d'un grand nombre d'espèces herbacées C_3 et C_4 et ce, dans différentes conditions d'alimentation hydrique, à commencer par une alimentation non limitante. Pour chaque type de couvert étudié, les conditions environnementales (réserve en eau) et climatiques (température de surface, humidité spécifique, évapotranspiration...) devaient être disponibles afin d'être prises en compte. Une fois les conditions environnementales recréées, le procédé d'optimisation utilisé a consisté à faire varier un nombre réduit de paramètres du modèle *A-g_s* jusqu'à minimiser l'erreur quadratique entre l'estimation de la conductance stomatique du modèle et la valeur observée dans les conditions environnementales définies (Figure II-2). Les paramètres qui se sont avérés les plus sensibles pour l'étude sont les paramètres de photosynthèse du modèle : g_m la conductance mésophyllienne, D_{max} le maximum de déficit de saturation en vapeur d'eau toléré par la plante et f_0 le rapport optimum C_i/C_s . Cette optimisation a été effectuée en l'absence de stress hydrique du sol et, lorsque les données le permettaient, pour différents états de la réserve en eau du sol.

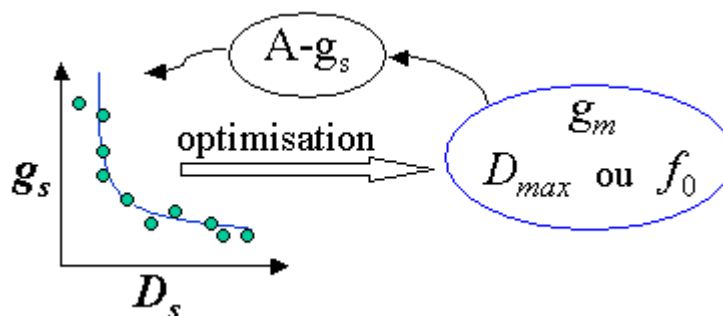


Figure II-2 : Méthode employée pour paramétrer le module *A-g_s* du modèle *ISBA-A-g_s* et servant à estimer la conductance foliaire. Une méta-analyse de la littérature permet de construire une base de données décrivant la réponse de la conductance foliaire (g_s) au déficit de saturation de l'air (D_s), pour un grand nombre d'espèces. L'inversion permet d'obtenir pour chaque espèce les paramètres de la photosynthèse qui lui sont associés (g_m , D_{max} et f_0).

De nombreux mécanismes et facteurs environnementaux interagissent et entrent en jeu dans la modification de l'état de la conductance stomatique. Toutefois, l'un des facteurs environnementaux, important responsable de la fermeture des stomates, est l'humidité de l'air. Cette variable est de premier intérêt dans l'étude des échanges gazeux entre la feuille et l'atmosphère. Elle est représentée par le déficit de saturation en vapeur d'eau entre la feuille et l'air :

$$D_s = q_{sat}(T_s) - q_a \quad (\text{II-1})$$

où q_{sat} est l'humidité spécifique saturante de l'air à la température de surface T_s et q_a l'humidité spécifique de l'air.

Nous savons qu'il existe une grande variabilité inter- et intra-spécifique dans la sensibilité de la conductance stomatique à ce déficit (Oren *et al.*, 1999). De nombreux mécanismes ont été proposés pour représenter l'effet du déficit hydrique de l'air sur la conductance stomatique (Monteith, 1995). Cette sensibilité est prise en compte dans $A-g_s$ au travers des paramètres g_m , f_0 , et surtout D_{max} (Jacobs, 1995). Ainsi, indépendamment du stress hydrique du sol, c'est-à-dire en n'étudiant que les situations où $\theta = 100\%$, il est possible par optimisation, de reproduire le plus fidèlement possible les observations de conductances stomatiques, en ajustant les paramètres du modèle par types de plantes et pour des déficits hydriques de l'air variés.

II. 2 Données

Afin d'estimer les paramètres de photosynthèse du modèle pour le plus grand nombre d'espèces de plantes, Calvet (2000) a effectué une revue des travaux publiés sur la réponse de la conductance stomatique au déficit de saturation de l'air. Cette étude a porté sur des travaux publiés réalisés en conditions hydriques du sol non limitantes (non stressé) et limitantes (stressé) pour la croissance et les échanges gazeux de la plante. Au total, 63 cas d'étude ont fait l'objet d'une optimisation en conditions hydriques non limitantes ($\theta = 100\%$), soit au final une estimation des paramètres de photosynthèse du modèle *ISBA-A-g_s* de 33 plantes herbacées de type C_3 (Tableau II-2), 11 plantes de type C_4 (Tableau II-3) et 19 ligneux (Tableau II-4). Parmi ces différents cas d'étude, seulement 5 bases de données ont fourni suffisamment d'information pour pouvoir explorer l'effet du stress hydrique du sol sur l'évolution des paramètres du modèle *A-g_s*.

La plupart des travaux de la littérature portaient sur des mesures réalisées par des physiologistes, directement à l'échelle de la feuille, donc facilement exploitables dans une approche *A-g_s* comme décrite au paragraphe II. 1. Toutefois, à partir de mesures micrométéorologiques à l'échelle du couvert (flux de surface, température, humidité au niveau de référence) comme il en existe dans la plupart des bases de données, il est aussi possible de retrouver les paramètres équivalents à ceux mesurés à l'échelle de la feuille. Cette estimation indirecte des paramètres physiologiques et environnementaux est d'abord réalisée à l'échelle du couvert (II-2) et (II-3) puis ramenée à l'échelle de la feuille en divisant la conductance stomatique obtenue par le *LAI* du couvert (II-3). Cette approche est d'un grand intérêt pour paramétrer et valider des modèles de concept "*big-leaf*" et permet d'exploiter pleinement les bases de données acquises sur le long terme (exemple de MUREX). De plus, il est fréquent que des comportements observés à l'échelle de la feuille ne reflètent pas le comportement général du couvert dans son ensemble. Il paraît donc intéressant de disposer de mesures intégrées à l'échelle du couvert pour calibrer les modèles TSVA.

Chapitre II : Stress hydrique

Pour les différencier des mesures directes à l'échelle de la feuille, on notera D_s' le déficit de saturation en vapeur d'eau et g_s' la conductance stomatique, à l'échelle du couvert, calculés à partir de mesures micrométéorologiques selon :

$$D_s' = \{q_{sat}(T_s) - q_a\} - C_p \{E/H\} \{T_s - T_a\} \quad (\text{II-2})$$

où E et H représentent l'évaporation et le flux de chaleur sensible mesuré in-situ, T_a et T_s les températures de l'air et de surface (radiative), $C_p = 1.005 \times 10^3 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$ et

$$g_s' = \frac{E}{\rho_a LAI D_s'} \quad (\text{II-3})$$

où ρ_a représente la densité de l'air et LAI l'indice foliaire.

Le type de données micrométéorologiques nécessaires pour ce genre d'étude s'avère généralement disponible sur la plupart des sites de mesures (excepté peut être la température de surface).

Afin de limiter les incertitudes liées aux erreurs de mesures, le calcul de g_s' et D_s' est réalisé uniquement lorsque les flux sont importants : $LAI > 1 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, journées sans précipitation et avec une valeur de rayonnement solaire incident (R_g) supérieure à 400 W m^{-2} .

Type de plantes	g_c (mm s^{-1})
Herbacées de type C_3	0.25
Plantes de type C_4	0.17
Ligneux (non-conifère)	0.15
Conifères	0.05

Tableau II-1 : Valeurs de conductance cuticulaire utilisée par Calvet, (2000), dérivées des nombreuses mesures effectuées par Kerstiens (1996).

L'approche d'optimisation $A-g_s$ a consisté à faire évoluer le couple de paramètres $g_m f_o$ en fixant $D_{max} = 45 \text{ g kg}^{-1}$ et parallèlement, le couple $g_m - D_{max}$ en fixant $f_o = 0.95$ pour les plantes de type C_3 et $f_o = 0.60$ pour les C_4 (Calvet *et al.*, 1998b). Des valeurs de conductance cuticulaire propres à chaque type de végétation ont été fixées pour l'étude (Tableau II-1). Ces valeurs sont les moyennes des mesures effectuées par Kerstiens (1996) sur un grand nombre d'espèces.

Le calcul de l'erreur quadratique sur l'estimation de la conductance stomatique (g_s'), par le modèle paramétré, a permis de trancher sur le choix du couple de paramètres à optimiser dans l'approche $A-g_s$. Il s'est avéré que le couple $g_m - D_{max}$ en fixant f_o était plus pertinent et donnait de meilleurs résultats en terme de scores statistiques que le couple $g_m f_o$ pour les couverts herbacés. Les valeurs des paramètres g_m et D_{max} optimisés sont présentés Tableau II-2 pour les plantes herbacées de type C_3 , Tableau II-3 pour les plantes de type C_4 et Tableau II-4 pour les plantes ligneuses. Les paramètres g_m et D_{max} représentatifs de conditions hydriques favorables (non stressées) ont été renommés g_m^* et D_{max}^* , l'astérisque représentant dorénavant la valeur du paramètre en condition hydrique non stressée.

Chapitre II : Stress hydrique

espèce	Référence	D_{max}^* (g kg ⁻¹)	$g_m^*(@25)$ (mm s ⁻¹)
<i>Abutilon theophrasti</i> (abutilon)	Bunce, 1985	82.0	1.00
<i>Capsicum annuum</i> (poivrier)	Bakker, 1991	102.2	0.42
<i>Cucumis sativus</i> (concombre)	Bakker, 1991	115.9	0.82
<i>Datura stramonium</i> (datura)	Bunce, 1985	67.9	1.36
<i>Elaeis guineensis</i> (palmier)	Dufrene et Saugier, 1993	31.7	2.05
<i>Glycine max</i> (soja)	Bunce, 1985	131.6	0.46
<i>Helianthus annuus</i> (tournesol)	Turner <i>et al.</i> , 1985	560.3	0.26
<i>Helianthus annuus</i> (tournesol)	Turner <i>et al.</i> , 1984	273.0	0.29
<i>Helianthus annuus</i> (tournesol)	Hall <i>et al.</i> , 1976	123.9	1.29
<i>Helianthus nuttallii</i> (topinambour)	Turner <i>et al.</i> , 1984	230.7	0.29
<i>Ipomoea pes-tigridis</i> (liseron)	Maroco <i>et al.</i> , 1997	48.6	1.05
<i>Ipomoea vagans</i> (liseron)	Maroco <i>et al.</i> , 1997	48.1	0.40
<i>Lycopersicon esculentum</i> (tomate)	Jolliet et Bailey, 1992	81.7	0.10
<i>Lycopersicon esculentum</i> (tomate)	Bakker, 1991	95.9	0.42
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (légumineuse)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	159.4	0.33
<i>Manihot esculenta</i> (manioc)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	41.0	0.80
<i>Manihot esculenta</i> (manioc)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	67.9	0.58
MUREX jachère	Calvet <i>et al.</i> , 1999	53.5	0.55
<i>Nicotiana glauca</i> (tabac)	Farquhar <i>et al.</i> , 1980a	105.0	0.07
<i>Nicotiana glauca</i> (tabac)	Dai <i>et al.</i> , 1992	42.7	1.11
<i>Oryza sativa</i> (riz)	Kawamitsu <i>et al.</i> , 1993	60.8	0.99
<i>Oryza sativa</i> (riz)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	334.5	0.20
<i>Oryza sativa</i> (riz)	Kawamitsu <i>et al.</i> , 1993	59.8	0.58
<i>Oryza sativa</i> (riz)	Morison. et Gifford, 1983	42.4	1.00
<i>Phalaris aquatica</i> (baldingère)	Morison. et Gifford, 1983	32.3	3.82
<i>Phaseolus vulgaris</i> (haricot)	Comstock et Ehleringer, 1993	217.4	0.92
<i>Phaseolus vulgaris</i> (haricot)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	178.2	0.25
<i>Ricinus communis</i> (haricot)	Dai <i>et al.</i> , 1992	81.9	1.51
<i>Solanum melongena</i> (aubergine)	Bakker, 1991	121.7	0.84
<i>Vicia faba</i> (haricot)	Mott et Parkhurst, 1991	105.9	0.78
<i>Vigna luteola</i> (vigne)	Hall <i>et al.</i> , 1976	220.2	1.00
<i>Vigna unguiculata</i> (niébé)	Turner <i>et al.</i> , 1984	83.8	0.31
<i>Vigna unguiculata</i> (niébé)	Hall et Schulze, 1980	103.0	0.51

Tableau II-2 : Valeurs de conductance mésophyllienne à 25°C $g_m^*(@25)$ et de déficit de saturation maximum D_{max}^* , obtenu par optimisation en conditions non stressées, sur des herbacées de type C₃ avec l'approche A-g_s.

Chapitre II : Stress hydrique

Espèce	Référence	D_{max}^* (g kg ⁻¹)	$g_m^*(@25)$ (mm s ⁻¹)
<i>Amaranthus retroflexus</i> (Amarante réfléchie)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	60.9	3.38
<i>Andropogon gayanus</i> (fourragère)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	397.6	0.97
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (herbe C ₄)	Maroco <i>et al.</i> , 1997	285.7	1.44
<i>Eragrostis tremula</i> (herbe C ₄)	Maroco <i>et al.</i> , 1997	146.7	3.05
<i>Panicum maximum</i> (herbe de Guinée)	Kawamitsu <i>et al.</i> , 1993	99.0	1.49
<i>Saccharum spp. hybrid</i> (canne à sucre)	Grantz et Meinzer, 1990	15.9	25.49
<i>Schoenefeldia gracilis</i> (herbe C ₄)	Maroco <i>et al.</i> , 1997	42.1	4.96
<i>Sorghum bicolor</i> (sorgho)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	94.3	2.86
<i>Zea mays</i> (maïs)	Graham et Thurtell, 1989	129.0	1.23
<i>Zea mays</i> (maïs)	Dai <i>et al.</i> , 1992	29.0	16.12
<i>Zea mays</i> (maïs)	Farquhar <i>et al.</i> , 1989	166.4	9.14

Tableau II-3 : Valeurs de conductance mésophyllienne à 25°C $g_m^*(@25)$ et de déficit de saturation maximum D_{max}^* , obtenues par optimisation en conditions non stressées, sur des herbacées de type C₄ avec l'approche A-g_s.

Espèce	Référence	D_{max}^* (g kg ⁻¹)	$g_m^*(@25)$ (mm s ⁻¹)
<i>Actinidia deliciosa</i> (kiwi)	Gucci <i>et al.</i> , 1996	63.0	0.98
<i>Arbutus unedo</i> (arbousier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	29.4	0.10
<i>Cercis canadensis</i> (arbre de Judas)	Will et Teskey, 1997	197.3	0.23
<i>Citrus sinensis</i> (citronnier)	Cohen et Cohen, 1983	138.5	0.09
<i>Corylus avellana</i> (noisetier)	Farquhar <i>et al.</i> , 1980a	65.9	0.09
<i>Corylus avellana</i> (noisetier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	68.7	0.13
<i>Eucalyptus deglupta</i> (eucalyptus)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984	156.4	0.19
<i>Gossypium hirsutum</i> (coton)	Turner <i>et al.</i> , 1984	189.9	0.08
<i>Hedera helix</i> (lierre)	Aphalo et Jarvis, 1991	185.7	0.21
<i>Malus pumila</i> (pommier)	Thorpe <i>et al.</i> , 1980	83.3	0.25
<i>Nerium oleander</i> (laurier rose)	Turner <i>et al.</i> , 1984	232.4	0.13
<i>Pinus radiata</i> (pin)	Attiwill <i>et al.</i> , 1982	33.6	0.19
<i>Pinus taeda</i> (pin loblolly)	Will et Teskey, 1997	174.4	0.39
<i>Pistacia vera</i> (pistachier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	294.8	0.10
<i>Populus hybrid</i> (peuplier)	Will et Teskey, 1997	113.2	4.70
<i>Prunus dulcis</i> (prunier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	284.9	0.18
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (sapin de Douglas)	Meinzer, 1982	37.3	0.05
<i>Quercus rubra</i> (chêne rouge)	Will et Teskey, 1997	518.3	0.15
<i>Vitis vinifera</i> (vigne)	Jacobs <i>et al.</i> , 1996	58.2	2.00

Tableau II-4 : Valeurs de conductance mésophyllienne à 25°C $g_m^*(@25)$ et de déficit de saturation maximum D_{max}^* , obtenues par optimisation en conditions non stressées, sur des couverts ligneux avec l'approche A-g_s.

La totalité de l'étude porte sur 52 espèces différentes qui sont pour la plupart des espèces cultivées.

II. 3 Paramétrisation en condition non stressée

II. 3. 1 Variabilité inter-spécifique

Les résultats de l'optimisation entre les valeurs mesurées et les valeurs simulées de g_s pour différents D_s (Tableau II-2 à Tableau II-4) montrent une grande variabilité interspécifique dans les valeurs prises par les paramètres de photosynthèse g_m^* et D_{max}^* du modèle $A-g_s$. Il apparaît clairement que les plantes en C_4 présentent les plus fortes valeurs de g_m^* , les ligneux les plus faibles valeurs, tandis que les plantes herbacées ont des valeurs intermédiaires. Par contre, aucune différence interspécifique similaire n'est notable dans les valeurs prises par D_{max}^* , ce qui suppose une variabilité dans la sensibilité au déficit de saturation de l'air entre toutes les espèces. Un graphique en log-log des paramètres $g_m^*-D_{max}^*$ est présenté Figure II-3 et Figure II-4. Cette représentation en logarithme népérien des paramètres en condition non stressée permet de faire apparaître distinctement la séparation entre les valeurs prises par les plantes en C_4 , les herbacées en C_3 et les ligneux. En séparant les résultats par groupe spécifique de plantes, on peut constater qu'il est possible de relier linéairement $\ln(g_m^*)$ et $\ln(D_{max}^*)$ pour les plantes C_4 et les herbacées C_3 de la façon suivante :

$$\ln(g_m^*) = a - b \times \ln(D_{max}^*) \quad (\text{II-4})$$

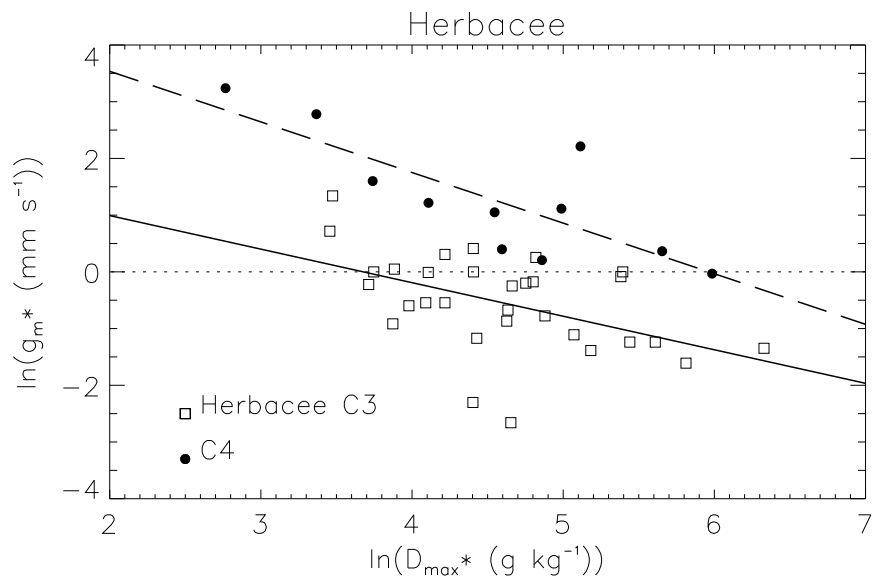


Figure II-3 : Logarithme népérien de la conductance mésophyllienne g_m^* en condition non stressée, fonction du logarithme népérien du déficit maximum de saturation de l'air en condition non stressée également. Chaque point est le résultat d'une optimisation des paramètres du modèle $A-g_s$ en condition non stressée. Sont représentés les paramètres relatifs aux herbacées C_3 (Tableau II-2) et aux plantes de type C_4 (Tableau II-3).

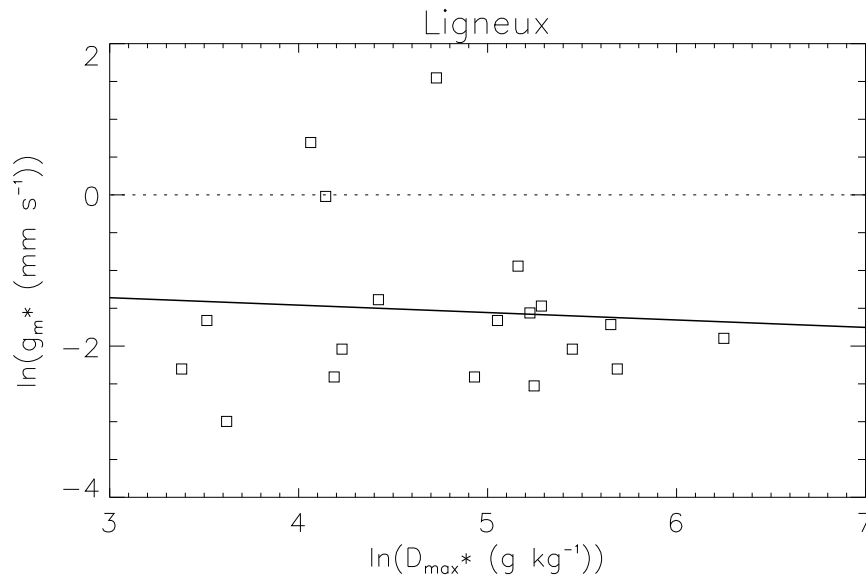


Figure II-4 : logarithme népérien de la conductance mésophyllienne g_m^* en condition non stressée fonction du logarithme népérien du déficit maximum de saturation de l'air en condition non stressée également. Chaque point est le résultat d'une optimisation des paramètres du modèle $A-g_s$ en condition non stressée. Sont représentés les ligneux (Tableau II-4).

Ainsi, en interpolant par groupe spécifique les couples de valeur $\ln(g_m^*)$ et $\ln(D_{max}^*)$, on obtient pour les plantes C_3 avec $f_0 = 0.95$, les valeurs a et b de la régression linéaire (Figure II-3) :

$$\ln(g_m^*) = 2.381 - 0.610 \times \ln(D_{max}^*) \quad (n=31, r^2=0.40, \theta > 90\%) \quad (\text{II-5})$$

la régression correspondant aux valeurs trouvées pour les herbacées en C_4 avec $f_0 = 0.60$ (Figure II-3) est la suivante :

$$\ln(g_m^*) = 5.323 - 0.893 \times \ln(D_{max}^*) \quad (n=11, r^2=0.64, \theta > 90\%) \quad (\text{II-6})$$

Par contre, une régression similaire n'a aucun sens pour les couverts ligneux du fait de la forte dispersion dans les valeurs de g_m^* (Figure II-4).

Il semble donc qu'il existe un lien propre à chaque espèce qui relierait la valeur de la conductance mésophyllienne dans $A-g_s$ et la sensibilité de la plante au déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air au travers du paramètre D_{max}^* , en condition de stress hydrique non limitante.

II. 3. 2 Variabilité intra-spécifique

En analysant par groupe spécifique les résultats de l'optimisation (Tableau II-2 et Tableau II-3), il est intéressant de noter qu'un même type de plante peut prendre des valeurs très différentes du couple $g_m^*-D_{max}^*$ et se trouver ainsi à différentes positions sur les droites de régression (II-5) ou (II-6) (cas du tournesol et du riz par exemple). Calvet (2000) a pu attribuer ce résultat aux conditions environnementales de culture et de croissance des plantes considérées. En effet, en réalisant une optimisation des paramètres du modèle selon l'approche $A-g_s$, à partir de mesures effectuées sur des plantes cultivées en pots (milieu contrôlé), on peut constater que la taille du pot dans laquelle la plante croît est directement liée au positionnement

sur la régression (II-5) ou (II-6) du couple $\ln(g_m^*) - \ln(D_{max}^*)$. Une plante poussant dans un petit pot va être paramétrée avec un g_m^* plus grand et un D_{max}^* plus faible que si elle poussait dans un plus grand pot. Le fait de disposer d'un espace réduit et ne pas pouvoir développer son système racinaire rend les parties aériennes du végétal plus compétitives et réactives en terme de photosynthèse mais aussi plus sensibles aux conditions de stress hydrique de l'air. Cette analyse pourrait se transposer au champ en comparant une culture en petit pot à celle d'un sol à faible réserve utile ou ne permettant pas à la plante de développer pleinement son système racinaire, et inversement pour la culture en grand pot.

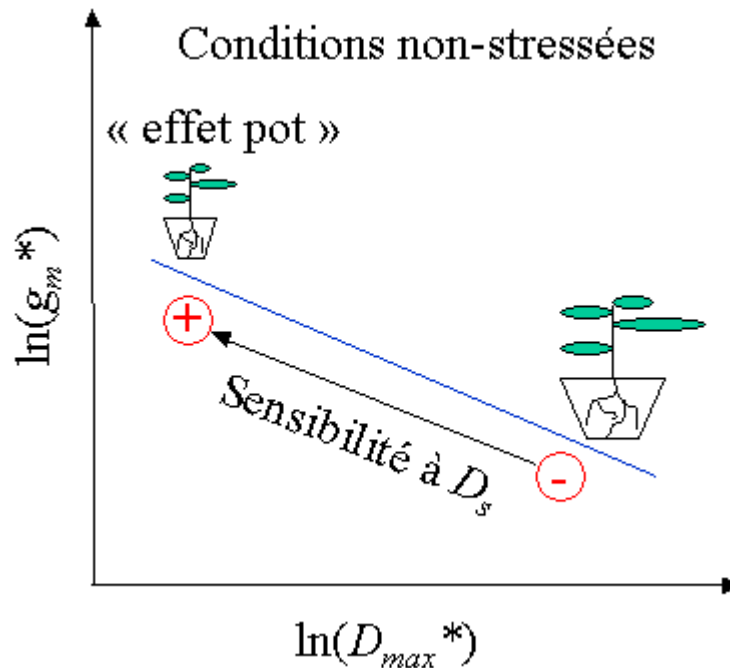


Figure II-5 : Relation entre les paramètres g_m^* et D_{max}^* pour les plantes herbacées, en condition hydrique non stressée (*). Les plantes les plus sensibles à l'humidité de l'air possèdent les valeurs de D_{max}^* les plus faibles. Une plante peut se trouver à divers endroits sur la courbe selon les conditions d'enracinement. Les plantes cultivées dans un volume de sol restreint ("effet pot") présentent une réponse plus marquée à l'humidité de l'air et se trouvent sur la partie gauche de la relation.

Une des conséquences de ces observations est que le positionnement de g_m^* et D_{max}^* sur les relations C_3 et C_4 (Figure II-3) peut dépendre de la profondeur du sol, de sa texture et de sa structure. Ce genre de relation entre le stress hydrique et la qualité du sol, en relation avec le fonctionnement des plantes, a déjà été mis en évidence dans des études passées (Turner *et al.*, 1984). Ce type de comportement peut être interprété comme une manifestation de la capacité d'adaptation du végétal à son environnement. A chaque contrainte environnementale, est développée une réaction qui permet à la plante, soit d'optimiser l'accès aux ressources hydriques, soit de limiter les pertes en eau.

II. 4 Effet du stress hydrique du sol

Parmi les bases de données exploitées par l'étude précédente, 5 disposaient de suffisamment d'informations pour étudier l'effet du stress hydrique lié à l'assèchement du réservoir de sol. Il a

donc été possible de mener une étude de type g_s-D_s , sur les paramètres du modèle $A-g_s$ pour 5 espèces végétales différentes. Ces données proviennent :

- de trois études à l'échelle de la feuille : tournesol (Turner *et al.*, 1984), pois (Hall et Schulze, 1980) et noisetier (Farquhar *et al.*, 1980a),
- de deux études basées sur des mesures micrométéorologiques effectuées au champ : la jachère de MUREX (Calvet *et al.*, 1999) et une culture de soja (Oliosio *et al.*, 1996).

L'approche a consisté à optimiser les paramètres du modèle (approche $A-g_s$) sur ces cinq jeux de données, de la même manière qu'elle avait été effectuée en condition non stressée, mais cette fois en exploitant l'existence de différents états du contenu en eau du sol. Les résultats de ces optimisations, propres aux différentes conditions de stress hydrique, peuvent être considérés comme les caractéristiques de la plante dans les conditions de stress hydrique données. Au final, on obtient une évolution, sous la forme d'une trajectoire du couple g_m-D_{max} évoluant en fonction de θ .

Les résultats de ces optimisations font apparaître deux types de trajectoires dans l'espace g_m-D_{max} décrivant deux types de comportements distincts (Figure II-6) :

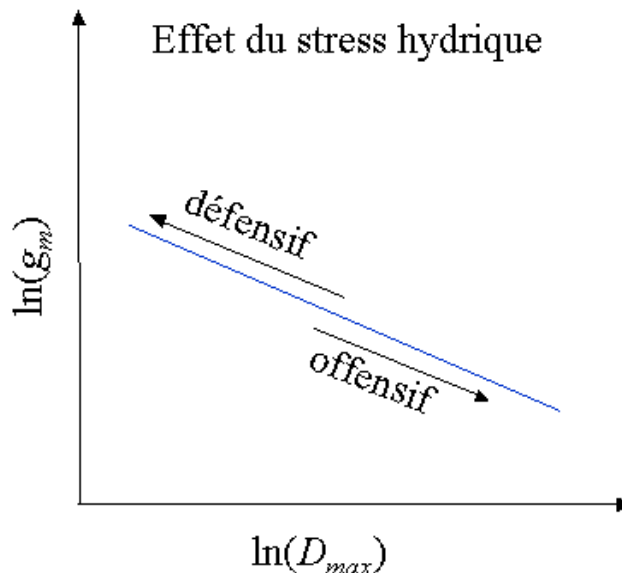


Figure II-6 : Relation entre les paramètres g_m et D_{max} pour les plantes herbacées, en condition de faible stress hydrique. Les paramètres g_m et D_{max} d'une plante donnée évoluent sur la même relation logarithmique. On distingue 2 types de stratégie de réponse au stress : (1) dans la stratégie défensive, les paramètres g_m et D_{max} évoluent dans le sens d'une plus grande sensibilité des stomates à l'humidité de l'air, comme dans le cas de "l'effet pot", (2) dans la stratégie offensive, c'est l'inverse qui est observé.

- le premier (1), correspondant aux cas de MUREX et du tournesol, est caractérisé par une tendance à la diminution de g_m associée à une augmentation de D_{max} dans les premiers stades de dessèchement du sol puis par une diminution de D_{max} à g_m relativement constante lorsque l'état hydrique du sol se rapproche du point de flétrissement.
- le deuxième (2), correspondant aux cas du soja et du pois, se caractérise par un comportement sensiblement opposé, à savoir une augmentation de g_m associée à une diminution de D_{max} dans les premiers stades d'assèchement puis, passé une valeur critique de θ , une chute de g_m à D_{max} stable.

Il est notable que, pour ces deux types de réponse et pour les différents types de couverts étudiés, les évolutions des paramètres g_m-D_{max} dans les premiers stades d'assèchement du sol suivent des trajectoires parallèles à la régression (II-5).

Ainsi, le premier comportement (1) peut être, pour simplifier, comparé à "l'effet pot" décrit section II-3.2. Un assèchement du sol se traduit par une réponse des paramètres de photosynthèse similaire à celle du stress lié à une réduction de l'espace occupé par les racines (petit pot). Cette réponse va s'accompagner d'une limitation de la croissance des racines ainsi que d'une augmentation de la sensibilité au déficit de saturation de l'air. La plante va dans ce premier cas accroître sa capacité d'assimilation en augmentant g_m tout en se protégeant des pertes en eau (réduction de D_{max}). Ce comportement a été nommé "défensif" (Figure II-6).

Tandis que le deuxième comportement (2) est opposé. Un dessèchement du sol donne une évolution des paramètres de photosynthèse qui vont dans le sens d'une apparente augmentation de l'espace d'exploration des racines (grand pot). La plante, dans ce cas de figure, va lutter contre l'assèchement du sol en développant son système racinaire pour explorer le maximum de volume de sol (Calbelguenne et Debaeke, 1998). Ce comportement va être associé à une diminution de sa sensibilité au déficit de saturation de l'air. En effet, explorer une zone de sol plus grande va aider le végétal à compenser le manque de régulation de la transpiration liée à une faible sensibilité de ses stomates au déficit de saturation de l'air. Cette dernière stratégie a été nommée "offensive" par opposition avec la première.

II. 5 Une paramétrisation du stress hydrique du sol

En faisant une synthèse des différents résultats établis précédemment ("effet pot", relation linéaire entre les paramètres $\ln(g_m^*)$ et $\ln(D_{max}^*)$ des plantes en C_4 et herbacées en C_3 liée à un état de non-stress hydrique), Calvet (2000) a paramétré de façon schématique les réponses "offensives" et "défensives" au stress hydrique pour une utilisation dans le modèle *ISBA-A-g_s*. Une représentation en est donnée Figure II-7.

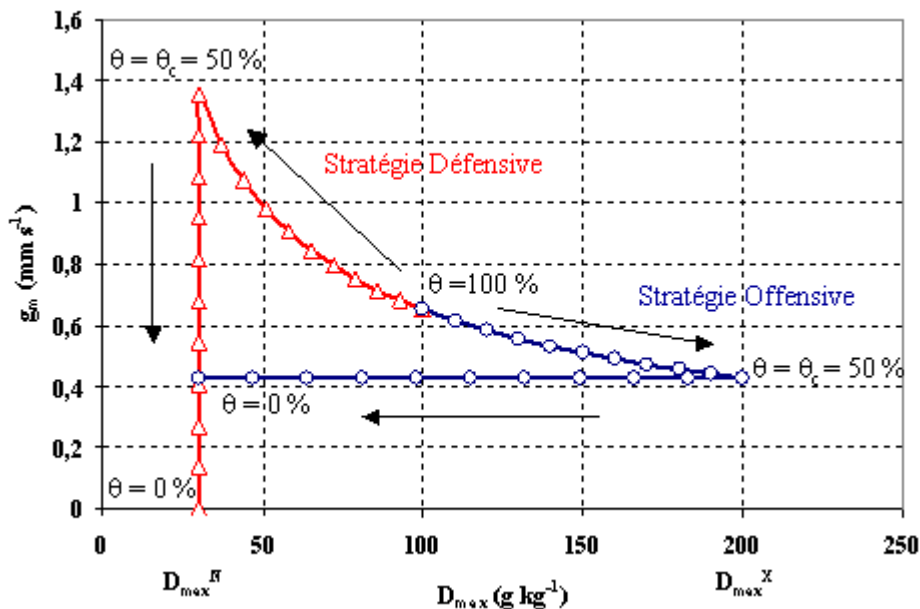


Figure II-7 : schéma représentatif des deux relations liant g_m à D_{max} pour les plantes de type C_3 . L'évolution du couple de paramètre g_m et D_{max} lors d'une diminution de la quantité d'eau extractible par la plante dans le sol est représenté par des triangles pour la stratégie défensive et par des ronds pour la stratégie offensive. Les paramètres utilisés pour cette figure sont $D_{max}^N = 30\ g\ kg^{-1}$, $D_{max}^X = 200\ g\ kg^{-1}$, $D_{max}^* = 100\ g\ kg^{-1}$ et $\theta_c = 50\%$.

Chapitre II : Stress hydrique

Ainsi, selon la stratégie adoptée par la plante en réponse au stress hydrique, offensive ou défensive, le couple de paramètre g_m - D_{max} va suivre des trajectoires différentes déterminées par θ . Durant les premiers stades du stress, pour des valeurs de θ décroissantes entre 100 % et une valeur critique θ_c spécifique au type de plante, le paramètre D_{max} va être linéairement relié à l'indice θ selon les relations (II-7) pour la stratégie offensive et (II-8) pour la stratégie défensive.

$$D_{max} = D_{max}^X + (D_{max}^* - D_{max}^X)(\theta - \theta_c)/(1 - \theta_c) \quad (\text{II-7})$$

$$D_{max} = D_{max}^N + (D_{max}^* - D_{max}^N)\theta/\theta_c \quad (\text{II-8})$$

Le paramètre D_{max} est borné dans cette évolution par une valeur maximale D_{max}^X et une valeur minimale D_{max}^N qui interviennent dans les équations (II-7) et (II-8). D_{max}^* représente la valeur initiale de D_{max} lorsque $\theta=100$ %. Durant cette phase associée à la décroissance de θ (augmentation du stress), le paramètre g_m est relié au paramètre D_{max} par la relation (II-6) pour les herbacées de type C_3 et (II-5) pour les plantes de type C_4 . Une fois la valeur critique θ_c atteinte, les valeurs de g_m et de D_{max} vont alternativement évoluer avec la diminution de θ selon l'équation (II-9) à D_{max} constant dans le cas défensif et (II-10) à g_m constant dans le cas offensif :

$$g_m = g_m^X \theta/\theta_c \quad (\text{II-9})$$

$$D_{max} = D_{max}^X \theta/\theta_c \quad (\text{II-10})$$

où g_m^X et D_{max}^X sont les valeurs de g_m et D_{max} à $\theta=\theta_c$.

Chapitre II : Stress hydrique

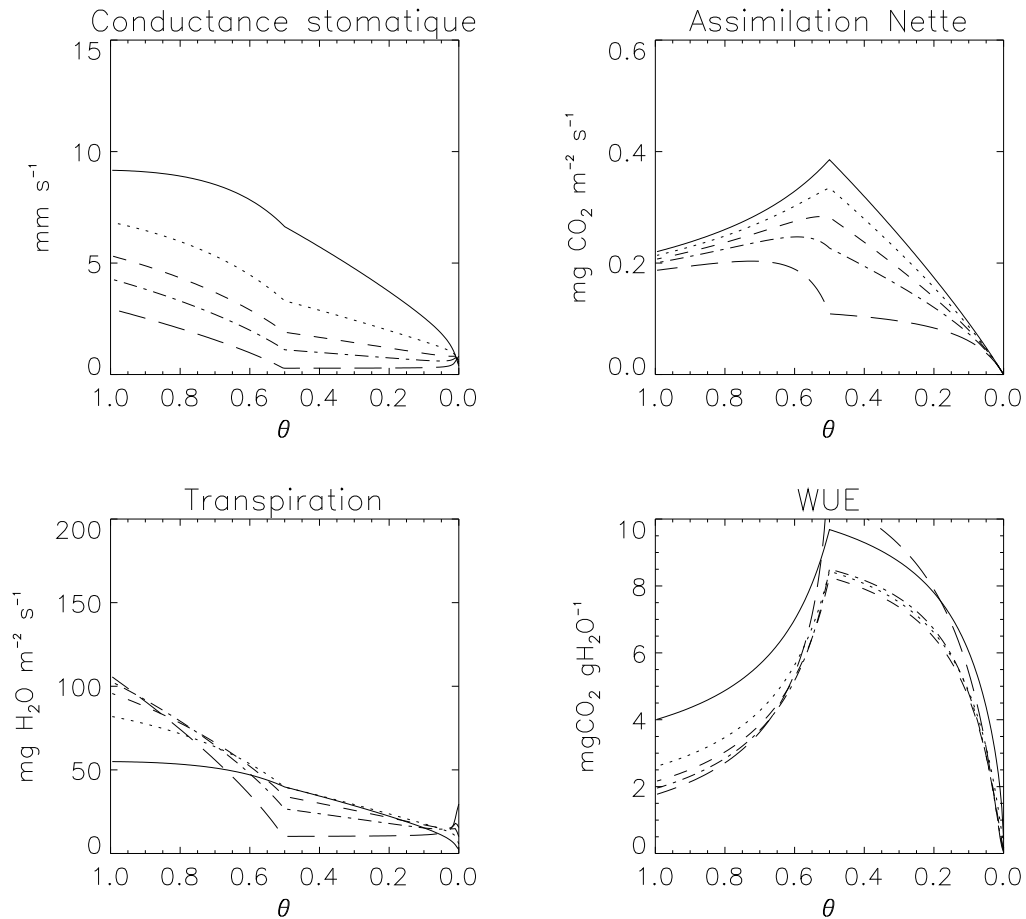


Figure II-8 : Simulation des variables de conductance stomatique, assimilation nette et transpiration, du modèle A-gs en réponse au stress hydrique et pour différentes valeurs de déficit en vapeur d'eau de l'air dans le cas d'une paramétrisation de type **stratégie défensive herbacée**. La simulation a été produite en utilisant les paramètres de la Figure II-7, avec une température de $T_s=20^\circ\text{C}$, une concentration atmosphérique en CO_2 de 350 ppm, un rayonnement incident global de 800 W m^{-2} . Les simulations sont présentées pour différentes valeurs de déficit hydrique de l'air (D_s) : 5, 10, 15, 20 et 30 g kg⁻¹ (trait plein, traits pointillés, tiretés, tiretés alternés, tiretés longs). Le rapport entre l'assimilation nette photosynthétique et la transpiration ou efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) est également représenté.

Le modèle général proposé reprend ainsi les concepts d'évolution des paramètres de photosynthèse déterminés paragraphe II-3 et permet, sinon de les reproduire, du moins de s'en approcher. La paramétrisation proposée peut être ajustée au type de plante souhaité en modifiant les valeurs des paramètres (g_m^* ou D_{max}^*), θ_c , D_{max}^X et D_{max}^N .

Chapitre II : Stress hydrique

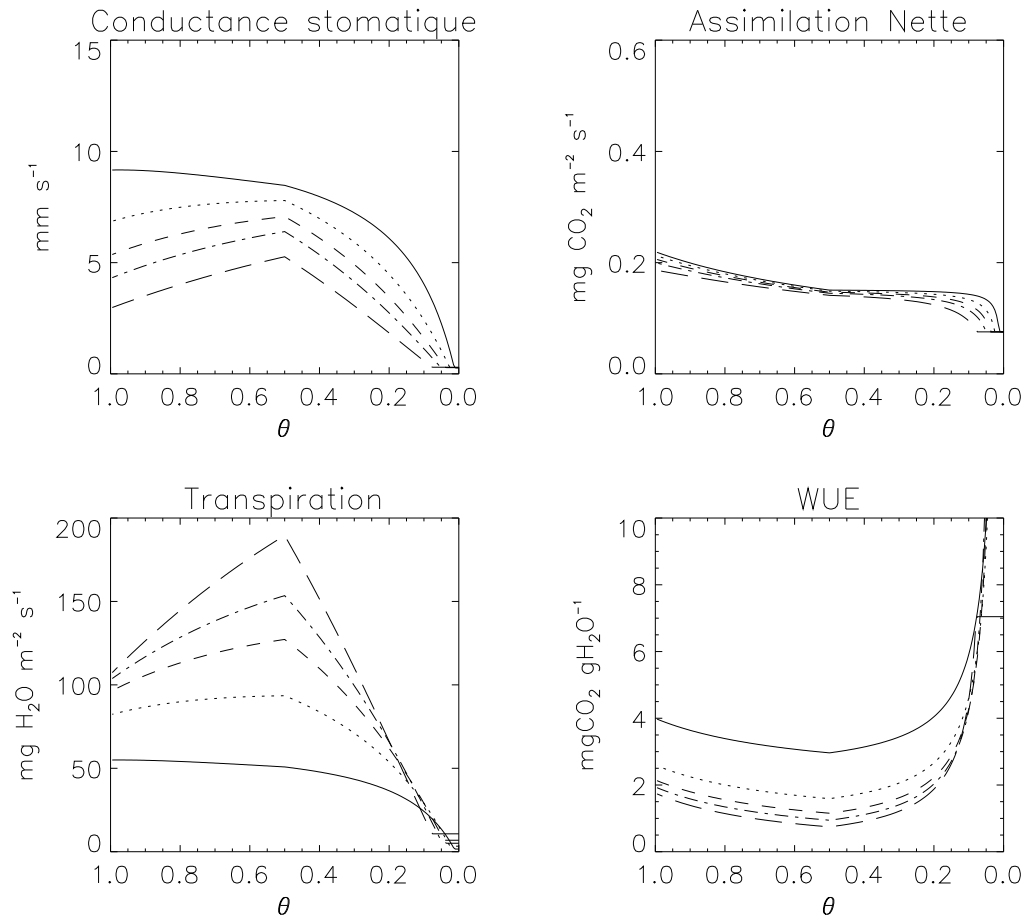


Figure II-9 : Simulation des variables de conductance stomatique, assimilation nette et transpiration, du modèle $A-g_s$, en réponse au stress hydrique et pour différentes valeurs de déficit en vapeur d'eau de l'air, dans le cas d'une paramétrisation de type **stratégie offensive herbacée**. La simulation a été produite en utilisant les paramètres de la Figure II-7, avec une température de $T_s=20^\circ\text{C}$, une concentration atmosphérique en CO_2 de 350 ppm, un rayonnement incident global de 800 W m^{-2} . Les simulations sont présentées pour différentes valeurs de déficit hydrique de l'air (D_s) : 5, 10, 15, 20 et 30 g kg^{-1} (trait plein, traits pointillés, tiretés, tiretés alternés, tiretés longs). Le rapport entre l'assimilation nette photosynthétique et la transpiration ou efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) est également représenté.

Les Figure II-8 et Figure II-9 présentent les évolutions de la conductance stomatique, de l'évapotranspiration, de l'assimilation nette et de la conductance stomatique en fonction du contenu relatif en eau extractible pour les deux stratégies paramétrées. Il apparaît clairement qu'il existe une forte interaction entre l'effet lié au déficit de saturation de l'air et le contenu en eau extractible du sol. Ce lien apparaît au travers de l'évolution de paramètres clés suivant :

Transpiration : on peut constater une grande différence dans les évolutions de la transpiration entre les stratégies offensive et défensive. Comme nous l'avons expliqué, la stratégie offensive augmente le taux de transpiration dans les premiers stades du stress ($\theta > \theta_c$), pour les fortes valeurs de déficit de saturation. Cette réponse claire est à associer à une diminution de la sensibilité de la plante à la sécheresse de l'air liée à l'augmentation de D_{max} , la transpiration chute brutalement lorsque $\theta < \theta_c$. La stratégie défensive quant à elle présente une diminution constante de la transpiration avec l'assèchement du sol.

Assimilation nette : l'assimilation nette associée aux deux stratégies présente des évolutions différentes. Tandis que la stratégie offensive donne une A_n faiblement décroissante et insensible

Chapitre II : Stress hydrique

aux différences de déficit de l'air, la stratégie défensive donne une réponse en deux temps : augmentation jusqu'à $\theta = \theta_c$ puis une diminution brutale liée à la chute de g_m . L'augmentation de l'assimilation nette qui est simulée dans les premières étapes du stress dans la stratégie défensive (à D_s constant) est surprenante. Cela peut être dû à la propagation des incertitudes liées à la méta-analyse aux résultats du modèle. En effet, la méta-analyse a porté sur g_s et pas sur A_n . Le résultat obtenu pour A_n est donc indirect. Noter cependant qu'en cas de stress, D_s augmente généralement en même temps que θ diminue, ce qui a pour effet de limiter l'augmentation de A_n .

Efficacité d'utilisation de l'eau : ou WUE (Water Use Efficiency) est le rapport entre l'assimilation nette et la transpiration (II-11).

$$WUE = \frac{\text{photosynthèse}}{\text{transpiration}} = \frac{A_n}{E} \quad (\text{II-11})$$

Ce rapport estime la capacité qu'a une plante à assimiler le carbone par photosynthèse pour une perte en eau par transpiration donnée. Les deux stratégies ont un comportement notablement différent vis à vis de cette variable. La stratégie défensive présente une WUE qui croît avec le stress et dont la valeur est bien plus grande que celle de la stratégie offensive qui reste plutôt stable à faiblement décroissante pour un déficit de saturation de l'air donné.

III Couverts de type ligneux

III.1 Démarche

Les travaux de Calvet (2000) viennent d'être présentés de façon résumée. Ils démontrent le fait que les plantes herbacées sont capables d'adopter deux types de comportements distincts en réponse à un stress hydrique du sol. Ces deux comportements, nommés "offensif" et "défensif", sont déterminés dans le modèle $A-g_s$ par l'évolution des paramètres de photosynthèse g_m^* et D_{max}^* et sont caractérisés par une évolution différente de l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE , (II-12) et Figure II-9).

Les arbres, par leur caractère ligneux et leur longue durée de vie, ont une physiologie différente de celle des plantes herbacées, notamment en ce qui concerne leur réponse à la sécheresse du sol. En effet, le type de comportement déterminé pour les herbacés n'a pu être clairement établi pour les plantes ligneuses avec les seuls paramètres g_m^* et D_{max}^* du modèle $A-g_s$, du fait de relations non significatives (Figure II-4). C'est pourquoi, nous avons exploré l'existence de relations significatives chez les ligneux, en faisant évoluer de nouveaux paramètres de photosynthèse du modèle, notamment le paramètre f_0 (rapport optimum C_i/C_s).

Une méta-analyse des données disponibles dans la bibliographie concernant des relations entre g_s et D_s déterminées pour des couverts ligneux a été entreprise, en reprenant la méthodologie utilisée pour les herbacées. Ce travail d'optimisation des paramètres du modèle de photosynthèse $A-g_s$ a pu être mené sur une grande gamme d'espèces (Tableau II-4) et ce, dans des conditions hydriques non limitantes. La base de donnée a été enrichie pour l'étude, notamment par un jeu de mesures à l'échelle de la feuille, acquises par Picon *et al.* (1996). Cette nouvelle base de données a permis d'effectuer une étude poussée sur deux espèces d'arbres au comportement distinct vis à vis du stress hydrique du sol (le pin maritime -*Pinus Pinaster*- et le chêne sessile -*Quercus Petraea*-). Les résultats de cette étude ont permis d'établir une paramétrisation du stress hydrique propre aux plantes ligneuses.

En résumé :

- une relation inter-spécifique entre les paramètres clefs du modèle $A-g_s$ a été trouvée par inversion en condition non stressée,
- une évolution de ces mêmes paramètres, consécutive à un assèchement du sol, a été obtenue par inversion du modèle en analysant différentes conditions de stress hydrique,
- une représentation schématique des effets du stress hydrique basée sur les observations précédentes a été implantée dans le modèle $A-g_s$,
- la nouvelle version du modèle a pu être testée sur des mesures disponibles.

III.2 Données

Dans le modèle $A-g_s$, trois paramètres gouvernent l'amplitude des valeurs prises par la conductance stomatique (g_s) en condition non stressée ainsi que sa sensibilité au déficit de saturation de l'air au voisinage de la feuille : la conductance mésophyllienne g_m^* , le déficit hydrique atmosphérique maximum toléré par la plante D_{max}^* et le rapport maximum C_i/C_s défini par f_0^* . Le paramètre f_0^* nouvellement pris en compte dans cette étude est un paramètre clef du modèle dont dépendent la valeur de la concentration interne en CO_2 C_i , l'assimilation nette A_n et par interaction, la conductance stomatique g_s . Dans cette étude, la conductance cuticulaire g_c a également été prise en compte en accord avec les valeurs recensées par

Chapitre II : Stress hydrique

Kerstiens (1996). De façon synthétique, une valeur de $g_c = 0.15 \text{ mm s}^{-1}$ a été considérée pour les arbres feuillus, tandis qu'une valeur nulle ($g_c = 0 \text{ mm s}^{-1}$) a été utilisée pour les conifères.

Espèce	Référence	Traitement intra-spécifique	g_m^* (mm s ⁻¹)	f_o^*	D_{max}^* (g kg ⁻¹)	g_c (mm s ⁻¹)
<i>Actinidia deliciosa</i> (kiwi)	Gucci <i>et al.</i> , 1996		7.72	0.612	20	0.15
<i>Arbutus unedo</i> (arbousier)	Turner <i>et al.</i> , 1984		0.25	0.848	25	0.15
<i>Citrus sinensis</i> (citronnier)	Cohen et Cohen, 1983		3.88	0.292	45	0.15
<i>Corylus avellana</i> (noisetier)	Turner <i>et al.</i> , 1984		1.67	0.557	30	0.15
<i>Eucalyptus deglupta</i> (eucalyptus)	El-Sharkawy <i>et al.</i> , 1984		28.96	0.239	40	0.15
<i>Gossypium hirsutum</i> (coton)	Turner <i>et al.</i> , 1984	D_s global	0.16	0.962	300	0.00
<i>Gossypium hirsutum</i> (coton)	Turner <i>et al.</i> , 1984	D_s local	0.79	0.767	300	0.00
<i>Hedera helix</i> (lierre)	Aphalo et Jarvis, 1991	LLI	0.63	0.695	70	0.15
<i>Hedera helix</i> (lierre)	Aphalo et Jarvis, 1991	LLI	12.58	0.445	70	0.15
<i>Hedera helix</i> (lierre)	Aphalo et Jarvis, 1991	HLI	2.44	0.415	70	0.15
<i>Hedera helix</i> (lierre)	Aphalo et Jarvis, 1991	LLI	3.59	0.451	70	0.15
<i>Larix x eurolepis</i> (mélèze)	Sandford et Jarvis, 1986		0.08	0.959	300	0.00
<i>Malus pumila</i> (pommier)	Thorpe <i>et al.</i> , 1980		8.50	0.434	20	0.15
<i>Nerium oleander</i> (laurier rose)	Turner <i>et al.</i> , 1984		5.44	0.405	70	0.15
<i>Picea mariana</i> (épicéa)	Dang <i>et al.</i> , 1997		0.12	0.770	80	0.00
<i>Pinus banksiana</i> (pin gris)	Dang <i>et al.</i> , 1997		0.01	0.992	300	0.00
<i>Pinus contorta</i> (pin)	Sandford et Jarvis, 1986		0.16	0.968	300	0.00
<i>Pinus pinaster</i> (pin maritime)	Picon <i>et al.</i> , 1996	700 ppm	1.05	0.760	100	0.00
<i>Pinus pinaster</i> (pin maritime)	Picon <i>et al.</i> , 1996	350 ppm	1.58	0.750	100	0.00
<i>Pinus radiata</i> (pin)	Attwill <i>et al.</i> , 1982		0.08	0.999	45	0.00
<i>Pinus sitchensis</i> (pin)	Sandford et Jarvis, 1986		0.07	0.991	300	0.00
<i>Pinus sylvestris</i> (pin sylvestre)	Sandford et Jarvis, 1986	jeune	0.22	0.959	300	0.00
<i>Pinus sylvestris</i> (pin sylvestre)	Sandford et Jarvis, 1986	vieille	3.66	0.569	300	0.00
<i>Pinus taeda</i> (pin à encens)	Will et Teskey, 1997		1.49	0.839	80	0.00
<i>Pistacia vera</i> (pistachier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	D_s local	0.23	0.951	400	0.00
<i>Pistacia vera</i> (pistachier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	D_s global	0.32	0.919	300	0.00
<i>Prunus dulcis</i> (prunier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	D_s local	0.21	0.895	300	0.00
<i>Prunus dulcis</i> (prunier)	Turner <i>et al.</i> , 1984	D_s global	0.66	0.766	300	0.00
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (sapin de Douglas)	Meinzer, 1982		0.52	0.551	20	0.00
<i>Quercus petraea</i> (chêne sessile)	Picon <i>et al.</i> , 1996	350 ppm	3.51	0.460	100	0.15
<i>Quercus petraea</i> (chêne sessile)	Picon <i>et al.</i> , 1996	700 ppm	4.68	0.520	100	0.15
<i>Quercus rubra</i> (chêne rouge)	Will et Teskey, 1997		18.28	0.331	80	0.15

Tableau II-5 : recensement des paramètres A - g_s obtenus par inversion du modèle sur les couverts ligneux : la conductance mésophyllienne à 25°C en conditions non stressées g_m^* le rapport maximum f_o^* entre la concentration intracellulaire et atmosphérique en CO_2 , et le déficit de saturation maximum en vapeur d'eau entre la feuille et l'air D_{max}^* . La conductance cuticulaire g_c a été imposée à 0 mm s^{-1} pour les espèces de type conifère et pour les arbustes pour lesquels une valeur de g_c nulle améliorerait l'erreur résiduelle de l'optimisation. Une valeur de 0.15 mm s^{-1} est appliquée pour les espèces de type autre que conifère. L'étude est présentée par ordre alphabétique. Dans certains cas, la même plante a été étudiée dans différentes conditions environnementales (traitement intra-spécifique) : dans Turner *et al.* (1984) D_s a été donné à la fois pour une feuille et pour la plante entière (D_s "local" et "global", respectivement). Dans Picon *et al.* (1996) deux valeurs différentes de concentration en CO_2 atmosphérique ont été prescrites (350 et 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ou ppm). Dans Aphalo et Jarvis (1991) différents résultats ont été obtenus pour des feuilles soumises à une forte et une faible intensité lumineuse (HLI et LLI, respectivement). Dans Sandford et Jarvis (1986) différents résultats ont été obtenus pour des jeunes feuilles et de plus anciennes (jeunes et vieilles, respectivement).

L'étude a été menée en utilisant une méthodologie analogue à celle utilisée pour définir les paramètres du modèle A - g_s en condition non stressée chez les herbacées. Ainsi, il a été possible

Chapitre II : Stress hydrique

d'optimiser les paramètres g_m^* , f_0^* et D_{max}^* pour chaque espèce ligneuse présentée Tableau II-4, en minimisant l'écart quadratique moyen entre la conductance stomatique mesurée à l'échelle de la feuille pour différentes valeurs de D_s (excepté les mesures de Picon *et al.* 1996) et la valeur modélisée par $A-g_s$ associée. A ce jeu de données ont été ajoutées de nouvelles références qui portent à 32 le nombre total de points de l'étude, correspondant à 23 espèces différentes. Le Tableau II-5 présente les résultats des optimisations, les espèces étudiées, leurs références bibliographiques et les conditions particulières de traitements. Ces traitements correspondent à des conditions environnementales particulières de croissance des plantes lors des mesures (D_s , $[CO_2]$, I_a). Les mesures de Picon *et al.* (1996) ont été acquises avec une valeur de $D_s = 6 \text{ g kg}^{-1}$ constante. Dans ce cas, les valeurs de g_m^* et f_0^* ont été obtenues à partir des valeurs mesurées de C_i et A_n en inversant les équations (I-48) et (I-45).

Le Tableau II-5 présente la grande variabilité des valeurs prises par g_m^* et f_0^* . Cependant, on peut constater qu'en général, les conifères présentent les plus petites valeurs de g_m^* , et les plus grandes valeurs de f_0^* (Figure II-10 et Tableau II-6).

Espèces	g_m^* (mm s^{-1})	f_0^*	$g_m^* \times f_0^*$ (mm s^{-1})
Conifères	0.81	0.83	0.67
Feuillus	4.98	0.61	3.03

Tableau II-6 : valeurs moyennes extraites du Tableau II-5.

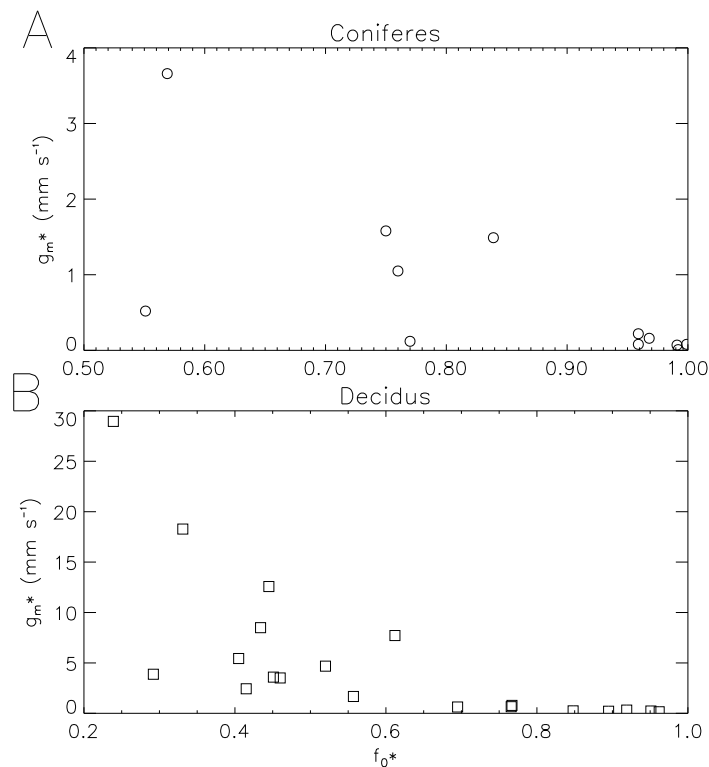


Figure II-10 : représentation graphique des valeurs optimisées, g_m^* et f_0^* du Tableau II-5. Les conifères sont représentés en A et les feuillus en B. Les échelles différentes pour les deux espèces donnent une idée de la dispersion inter spécifique des valeurs de g_m^* et f_0^* .

Le paramètre D_{max}^* (Tableau II-5) ne présente pas de relation claire avec g_m^* et f_0^* . Cependant on peut noter que des valeurs de $D_{max}^* > 100 \text{ g kg}^{-1}$ sont généralement associées à des valeurs de $g_m^* < 1 \text{ mm s}^{-1}$.

III.3 Paramétrisation en condition non stressée

Une analyse des valeurs du Tableau II-5 permet de montrer que les valeurs de g_m^* et f_0^* issus de l'optimisation, sont très bien corrélées entre elles selon la relation :

$$\ln(g_m^*) = 4.7 - 7.0 f_0^* \quad (n = 32, \quad r^2 = 0.80) \quad (\text{II-12})$$

La Figure II-11 présente le logarithme de g_m^* en fonction de f_0^* et la régression (II-12) associée. La pente négative de cette régression indique que les faibles valeurs de g_m^* sont associées aux grandes valeurs de f_0^* . De plus, on retrouve sur la Figure II-11 les conifères (ronds) avec des valeurs de $f_0^* > 0.5$ en moyenne plus élevées que les feuillus (carrés). Une interprétation physiologique de ce résultat peut être avancée en analysant les effets combinés des paramètres g_m^* et f_0^* sur la photosynthèse dans le modèle $A-g_s$.

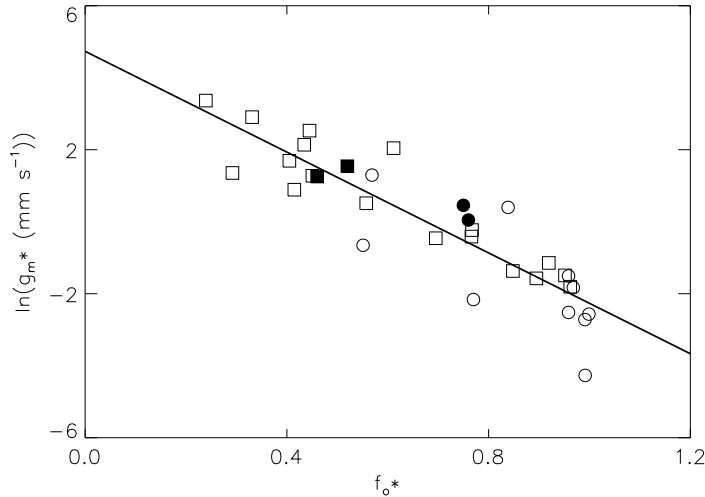


Figure II-11 : Logarithme népérien de la conductance mésophyllienne en condition non stressée, g_m^* , fonction du rapport potentiel C_i/C_s , f_0^* . Chaque point (excepté pour les mesures de Picon et al. 1996) résulte d'une optimisation des paramètres du modèle $A-g_s$ en accord avec les estimations à l'échelle de la feuille de la conductance stomatique et en fonction du déficit de saturation de l'air. Les feuillus sont représentés par des carrés et les conifères par des ronds. Les symboles fermés représentent les mesures en condition non stressée de Picon et al. (1996). Les symboles ouverts correspondent aux valeurs en condition non stressées de différentes variétés (Tableau II-5).

Dans les conditions idéales de déficit hydrique atmosphérique ($D_s = 0 \text{ g kg}^{-1}$) et en l'absence de stress hydrique du sol, l'équation (I-43) s'écrit :

$$A_m = A_{m,\max} \left[1 - \exp \left\{ -g_m^* f_0^* \frac{(C_s - \Gamma)}{A_{m,\max}} \right\} \right] \quad (\text{II-13})$$

Chapitre II : Stress hydrique

On constate donc, au travers de l'équation (II-13) que, pour une concentration en CO_2 atmosphérique donnée, le produit $g_m^* \times f_0^*$ contrôle le taux d'assimilation photosynthétique maximal A_m et par suite, l'assimilation nette (I-45).

La Figure II-12 présente les valeurs de la conductance stomatique, de l'assimilation nette, de la transpiration et de l'efficacité d'utilisation de l'eau pour différentes valeurs du produit $g_m^* \times f_0^*$ qui vérifient l'équation (II-12). On peut constater que ces 4 grandeurs augmentent proportionnellement au produit $g_m^* \times f_0^*$ et que ce produit augmente avec g_m^* (Tableau II-7). On peut donc en conclure, que plus l'espèce ligneuse a un g_m^* grand, plus elle va échanger avec l'atmosphère (CO_2 et H_2O) pour des conditions environnementales non limitantes données et meilleure vont être sa capacité photosynthétique et sont efficacité d'utilisation de l'eau.

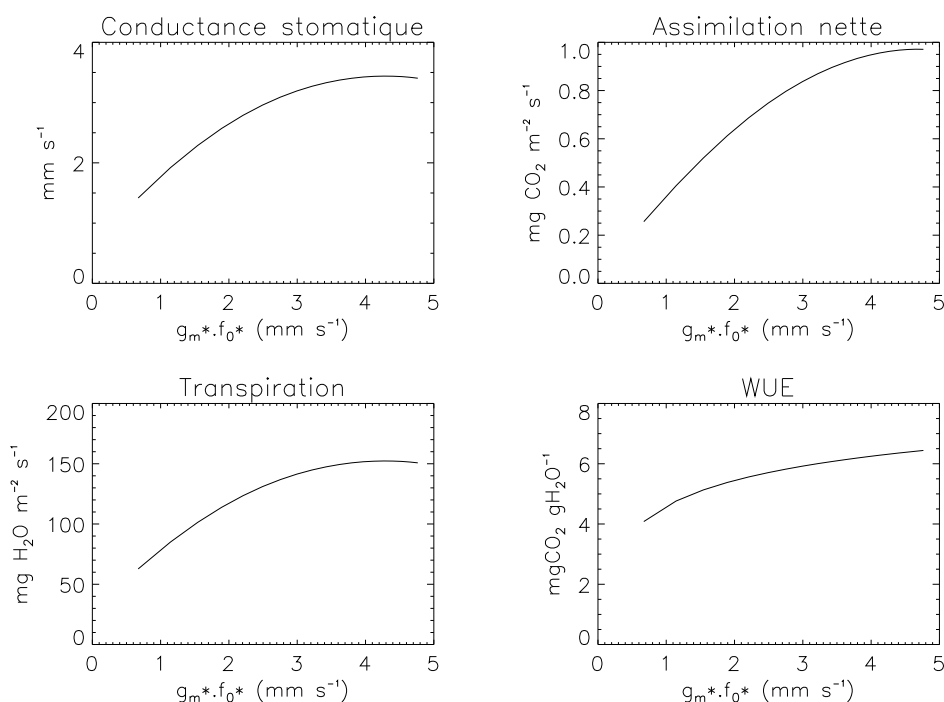


Figure II-12 : Evolution de la conductance stomatique, l'assimilation nette, la transpiration et l'efficacité d'utilisation de l'eau en fonction du produit $g_m^* \times f_0^*$ répondant à l'équation (II-12). Les valeurs de g_m^* et f_0^* correspondantes sont données Tableau II-7. Les simulations ont été effectuées avec les paramètres : $T_s=25^\circ\text{C}$, $C_s=360 \text{ ppm}$, $D_s=15 \text{ g kg}^{-1}$, $g_c=0.15 \text{ mm s}^{-1}$ et $D_{max}=45 \text{ g kg}^{-1}$.

g_m^*	1	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
f_0^*	0.7	0.6	0.5	0.4	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2
$g_m^* \times f_0^*$	0.7	1.1	1.9	2.5	3.0	3.4	3.8	4.1	4.4	4.7	4.9

Tableau II-7 : valeurs de g_m^* , f_0^* et $g_m^* \times f_0^*$ vérifiant l'équation (II-12)

En moyenne, les espèces feuillues semblent disposer d'un produit $g_m^* \times f_0^*$ plus grand que les conifères (Tableau II-6). Cette tendance caractérise une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (Figure II-12). C'est pourquoi les espèces feuillues, en l'absence de stress hydrique du sol et dans des conditions environnementales équivalentes, vont avoir en période de végétation une croissance plus rapide que les conifères. Toutefois, le fait que leur taux de transpiration soit en moyenne plus élevé, en fait également de plus grands consommateurs d'eau.

III. 4 Effet du déficit hydrique

L'effet du déficit hydrique a pu être étudié sur la base du travail de Picon *et al.* (1996). Les mesures de Picon ont porté sur deux espèces ligneuses : le Pin Maritime (*Pinus Pinaster*) et le Chêne Sessile (*Quercus Petraea*). Cette étude présente l'effet du déficit hydrique en conditions contrôlées ($T_s = 23^\circ\text{C}$, $D_s = 6.2 \text{ g kg}^{-1}$ et $R_G = 181 \text{ W m}^{-2}$) sur de jeunes plants en pots, et ce, en condition atmosphérique standard et doublée de CO_2 . Les mesures ont porté sur les variables d'assimilation nette (A_n), de conductance stomatique et de concentration intra cellulaire en CO_2 (C_i). Picon *et al.* (1996) ont mis en avant dans cette étude, les comportements distincts de ces deux espèces vis-à-vis d'un déficit hydrique. Le Pin Maritime a été défini comme "évitant le stress". Ce comportement se caractérise par une limitation de l'assimilation nette due à la fermeture des stomates dès les premiers stades du stress hydrique, associée cependant à une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. A l'opposé, le Chêne Sessile a été défini comme "tolérant au stress", c'est à dire moins sensible au stress hydrique avec une faible limitation de la conductance stomatique sur l'assimilation nette. Cette relative insensibilité au stress hydrique chez le Chêne est associée à une diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau avec le stress.

Les mesures associées à cette étude nous ont permis de retrouver par optimisation les paramètres utiles du modèle $A-g_s$ pour différentes conditions de stress hydrique (Figure II-13).

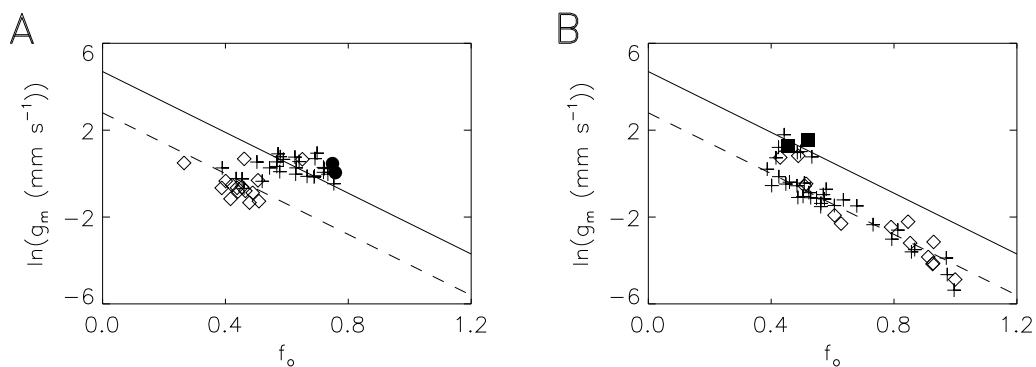


Figure II-13 : Logarithme népérien de la conductance mésophyllienne en conditions non stressées et stressées (g_m^* et g_m , respectivement) en fonction du rapport potentiel en conditions non stressée et stressée (f_0^* et f_0 , respectivement) dérivé des mesures de Picon *et al.* 1996. Les figures A et B correspondent respectivement au Pin Maritime et au Chêne Sessile. Les symboles fermés correspondent aux valeurs non stressées, les croix aux conditions de stress modérés ($0.13 < \theta < 0.7$) et les losanges à des conditions de stress marqués ($\theta < 0.13$). La régression établie en condition non stressée (II-12) apparaît en trait plein, tandis que la relation établie en condition de stress marqué (II-14) est figurée en pointillés.

Les résultats de cette optimisation sont présentés Figure II-13 pour différentes classes de stress hydrique. Tout d'abord, on peut constater que les résultats de l'optimisation en conditions non stressées (symboles pleins) sont en bon accord avec la régression inter-spécifique (II-12). Ensuite, il est notable que, passé un certain seuil de stress, la majeure partie des points issus de l'optimisation, quelle que soit l'espèce, se trouvent sur une droite parallèle à celle définie par l'équation (II-12). En ne retenant que les valeurs pour lesquelles le stress est marqué ($\theta < 0.13$) à la fois chez le Pin et chez le Chêne, on peut constater qu'elles sont reliées entre elles par une relation très voisine de (II-12) :

$$\ln(g_m) = 2.8 - 7.0 f_0 \quad (\theta < 0.13, \quad n = 29, \quad r^2 = 0.76) \quad \text{(II-14)}$$

L'équation (II-14) diffère de (II-12) par une valeur d'ordonnée à l'origine inférieure (2.8 au lieu de 4.7) mais présente la même pente (-7.0). Ainsi, que l'on reste à conductance mésophyllienne équivalente constante ($g_m^* = g_m$) ou que l'optimum du rapport C_i/C_s reste inchangé ($f_0^* = f_0$), le passage de la droite (II-12) à (II-14) consécutif à un stress hydrique, s'accompagne d'une diminution du produit $g_m \times f_0$ donc, d'une réduction de l'assimilation nette (II-13). Ce résultat est en accord avec les conclusions de Picon *et al.* (1996).

g_m	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	1,0	2,0	4,0	6,0	8,0	10,0
f_0	0,7	0,6	0,6	0,5	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1
$g_m \times f_0$	0,07	0,13	0,17	0,21	0,25	0,40	0,60	0,81	0,86	0,82	0,71

Tableau II-8 : Valeurs de g_m , f_0 vérifiant l'équation (II-14) et valeurs du produit $g_m \times f_0$ associés.

De plus, la Figure II-13, présente pour le Pin et le Chêne, deux modes de transition différents des paramètres du modèle dans l'espace $\ln(g_m)-f_0$ lors du passage de la régression (II-12) (condition non stressé) à (II-14) (condition de stress marqué).

- Pour le Pin Maritime (Figure II-13 A), le passage de la régression (II-12) à (II-14) se fait au travers d'une diminution de f_0 à g_m relativement constant. L'assimilation nette va chuter et va s'accompagner, dans les premiers stades du stress, d'une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Figure II-15).
- Le passage de la régression (II-12) à (II-14) pour le Chêne Sessile (Figure II-13 B) s'établit au travers d'une diminution de g_m et d'une augmentation de f_0 . L'assimilation nette va diminuer et, à la différence du Pin, le WUE ne va être que peu affecté dans les premiers stades du stress (Figure II-16).

Au travers de ces deux modes de transition des paramètres $A-g_s$ en réponses au stress hydrique, on retrouve, par analogie avec les comportements des herbacées (Calvet 2000), l'adoption d'une stratégie de type défensif pour le Pin et offensif pour le Chêne.

III. 5 Une paramétrisation du stress hydrique ligneux

Une paramétrisation schématique des effets du stress hydrique sur les paramètres du modèle $A-g_s$ a pu être établie pour les plantes ligneuses à partir des résultats de la section précédente. Les deux types de stratégies, défensif et offensif ont été paramétrés et diffèrent l'un de l'autre par le sens d'évolution des paramètres g_m et f_0 dans les premiers stades du stress (Figure II-14). Les premiers stades du stress étant définis par $\theta_c < \theta < 1.0$, où θ_c correspond à la valeur critique de θ à partir de laquelle le comportement de la plante vis à vis du stress change à nouveau. Au-delà de cette valeur, quelle que soit la stratégie adoptée par la plante, les paramètres du modèle $A-g_s$ vont évoluer dans le même sens.

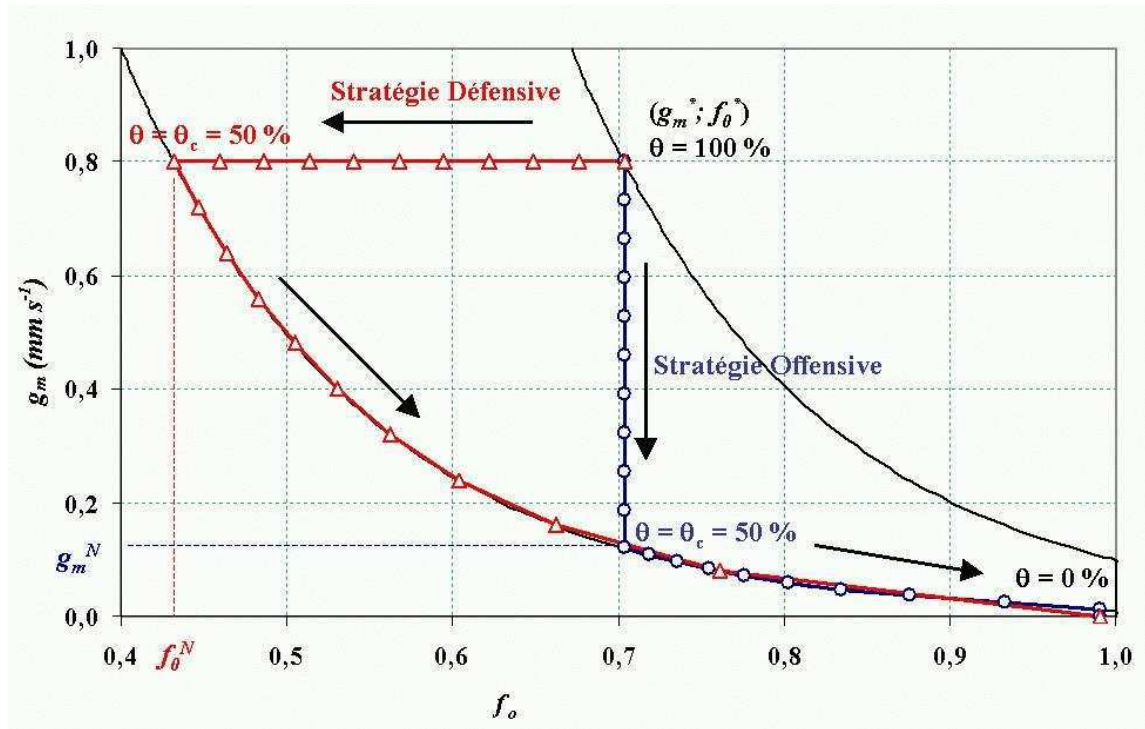


Figure II-14 : Schéma simplifié présentant l'évolution pour les plantes ligneuses des paramètres $A-g_s$ g_m et f_0 , relatifs à une augmentation du stress hydrique. Les deux stratégies, défensive (triangles rouges) et offensive (rond bleu), sont présentées. θ correspond la réserve utile normalisée. Les flèches présentent le sens d'évolution des paramètres lors d'une diminution de θ . Le schéma présente des valeurs de g_m^* , f_0^* et θ_c respectivement de 0.8 mm s^{-1} , 0.7 et 50% .

Dans les premiers stades du stress hydrique, lorsque $\theta_c < \theta < 1.0$:

La stratégie défensive est caractérisée par une évolution du paramètre f_0 décrite en (II-15), à g_m constant et équivalent à g_m^* , tandis que la stratégie offensive est caractérisée par une évolution du paramètre g_m décrite par (II-16), à f_0 constant et équivalent à f_0^* .

$$f_0 = f_0^N + (f_0^* - f_0^N)(\theta - \theta_c)/(1 - \theta_c) \quad (\text{II-15})$$

Où f_0^N est la valeur de f_0 vérifiant (II-14) à $g_m = g_m^*$.

$$g_m = g_m^N + (g_m^* - g_m^N)(\theta - \theta_c)/(1 - \theta_c) \quad (\text{II-16})$$

Où g_m^N est la valeur de g_m vérifiant (II-14) à $f_0 = f_0^*$.

Lorsque le stress est marqué, $\theta < \theta_c$:

Les paramètres $A-g_s$ évoluent dans le même sens pour les deux stratégies et vérifient l'équation (II-14) déterminée pour des stress hydriques marqués. Pour la stratégie défensive, g_m évolue selon (II-17) et selon (II-18) pour la stratégie offensive.

$$g_m = g_m^* \theta / \theta_c \quad (\text{II-17})$$

$$g_m = g_m^N \theta / \theta_c \quad (\text{II-18})$$

Chapitre II : Stress hydrique

Dans les deux cas, le paramètre f_0 est déduit de g_m de façon à vérifier l'équation (II-14). Pour les valeurs de stress très marquées, f_0 est limité à une valeur inférieure ou égale à 0.95.

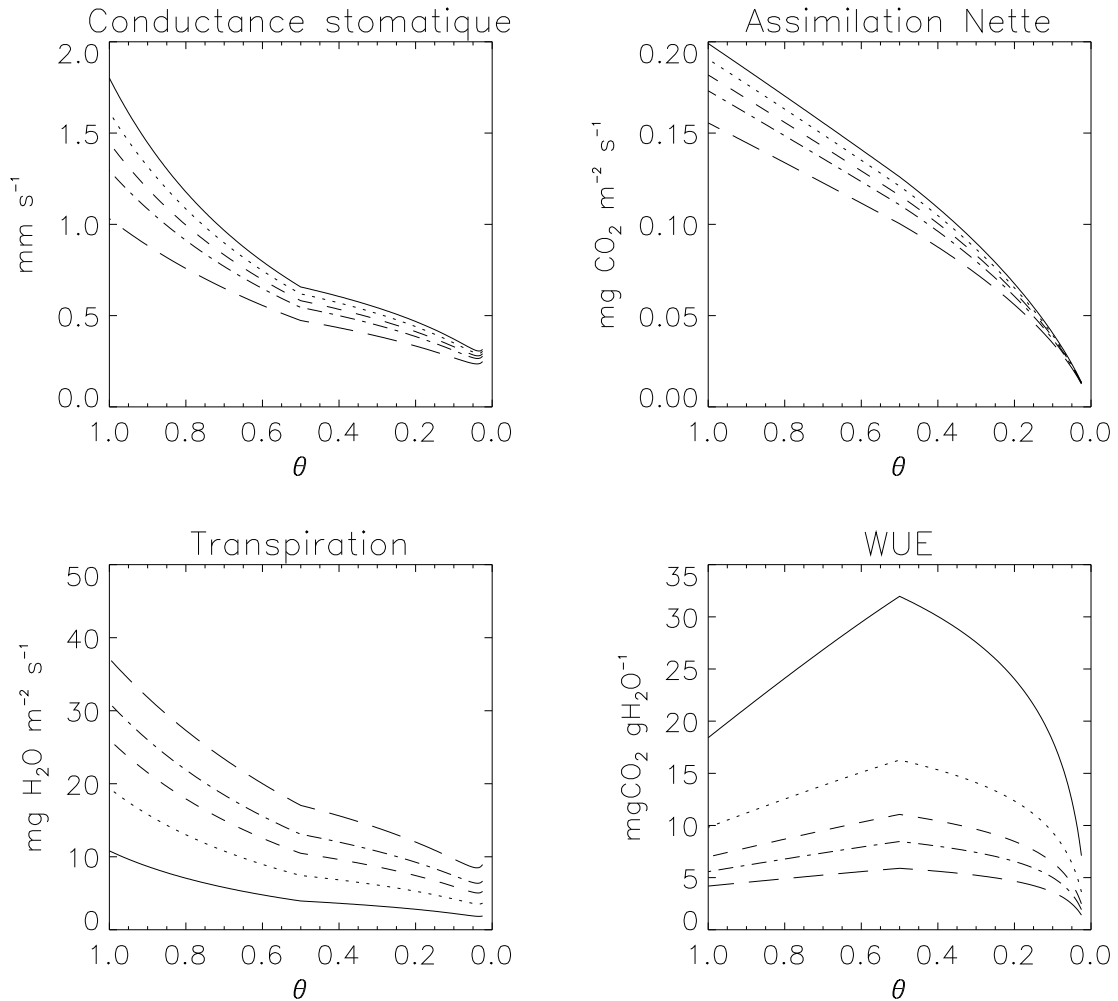


Figure II-15 : Evolution des paramètres de conductance stomatique, d'assimilation nette, de transpiration et d'efficacité d'utilisation de l'eau en fonction de θ propre à la **stratégie défensive des ligneux**. Les simulations ont été effectuées avec des paramètres f_0^* et g_m^* en condition non stressé respectivement de 0.7 et 0.8. $D_{max} = 100 \text{ g kg}^{-1}$ et $g_c = 0.05 \text{ mm s}^{-1}$ correspondant aux paramètres de la Figure II-14, avec une température de $T_s = 20^\circ\text{C}$, une concentration atmosphérique en CO_2 de 350 ppm, un rayonnement incident global de 800 W m^{-2} . Les simulations sont présentées pour différentes valeurs de déficit hydrique de l'air (D_s) : 5, 10, 15, 20 et 30 g kg^{-1} (trait plein, traits pointillés, tiretés, tiretés alternés, tiretés longs).

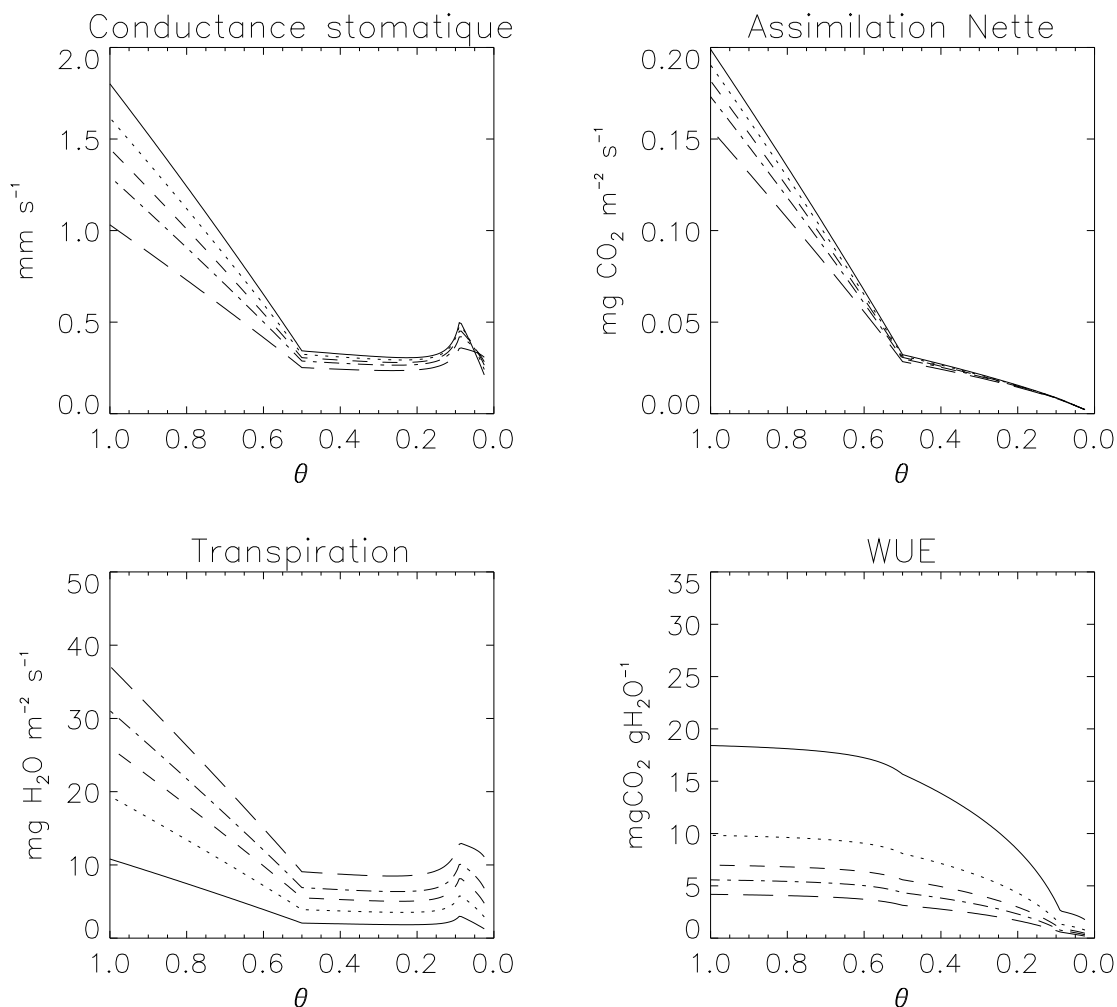


Figure II-16 : Evolution des paramètres de conductance stomatique, d'assimilation nette, de transpiration et d'efficacité d'utilisation de l'eau en fonction de θ propre à la **stratégie offensive des ligneux**. Les simulations ont été effectuées avec des paramètres f_0^* et g_m^* en condition non stressé respectivement de 0.7 et 0.8. $D_{max} = 100 \text{ g kg}^{-1}$ et $g_c = 0.05 \text{ mm s}^{-1}$ correspondant aux paramètres de la Figure II-14, avec une température de $T_s = 20^\circ\text{C}$, une concentration atmosphérique en CO_2 de 350 ppm, un rayonnement incident global de 800 W m^{-2} . Les simulations sont présentées pour différentes valeurs de déficit hydrique de l'air (D_a) : 5, 10, 15, 20 et 30 g kg^{-1} (trait plein, traits pointillés, tiretés, tiretés alternés, tiretés longs).

III. 6 Paramètres de *Pinus Pinaster* et *Quercus Petraea*

La paramétrisation du stress hydrique développée pour les couverts ligneux augmente sensiblement le nombre de paramètres à renseigner lors de l'initialisation du modèle *ISBA-A-g_s*. Les paramètres les plus importants pour une espèce donnée restent la conductance mésophyllienne en condition non stressée (g_m^*) dont f_0^* est lié par la relation (II-12) et la réserve utile normalisée critique (θ_c). Cette valeur de stress hydrique critique est importante puisqu'elle définit le stress hydrique maximum à partir duquel le comportement de photosynthèse et de transpiration est modifié par rapport aux premiers stades du stress. Ce paramètre a pu être estimé à 0.4 sur des couverts forestiers indépendamment de l'espèce (Granier *et al.*, 1999). Cependant, les optimisations réalisées sur les mesures de Picon *et al.* (1996) présentent une grande différence entre le Pin et le Chêne (Figure II-13). Cette différence ne peut être attribuée à la texture du sol qui est identique dans l'étude de Picon, mais plutôt au type d'enracinement de l'espèce. En effet, le Pin Maritime dispose d'un système racinaire

Chapitre II : Stress hydrique

pivotant et traçant tandis que le Chêne Sessile a un système racinaire développé avec une racine pivotante très profonde. Pour prendre en compte le fait que les paramètres du Pin évoluent très peu sur la relation stressée, nous proposons de prendre une valeur faible de θ_c (Tableau II-9). Pour le Chêne, l'évolution des paramètres sur la relation stressée se fait dans les premiers stades du stress pour des valeurs de θ voisines de 0.7.

Paramètres	<i>Pinus Pinaster</i>	<i>Quercus Petraea</i>
Stratégie	Défensive	Offensive
f_o^*	0.606 $I_{C99} = [0.54, 0.67]$ $I_{C90} = [0.57, 0.65]$	0.460 $I_{C99} = [0.36, 0.54]$ $I_{C90} = [0.41, 0.51]$
g_m^* (mm s ⁻¹)	1.58 $I_{C99} = [1.0, 2.7]$ $I_{C90} = [1.2, 2.2]$	4.39 $I_{C99} = [2.4, 8.0]$ $I_{C90} = [3.1, 6.6]$
D_{max}^* (g kg ⁻¹)	100	100
g_c (mm s ⁻¹)	0	0.15
θ_c	0.01	0.70

Tableau II-9 : résumé des paramètres A-gs en condition de non stress hydrique pour les espèces du Pin Maritime et du Chêne Sessile. Ces valeurs ont été déterminées par optimisation à partir des données de Picon et al. (1996). Les intervalles de confiance à 99 % (I_{C99}) et 90 % (I_{C90}) sont présentés.

IV Résumé et conclusion sur le stress hydrique

Une méta-analyse du comportement stomatique des végétaux herbacés et ligneux a permis de progresser dans la compréhension et la modélisation des effets du stress hydrique sur le comportement de la végétation, notamment, la transpiration et l'assimilation carbonée. Deux comportements distincts du fonctionnement de la végétation en réponse au stress hydrique ont été révélés et une approche de modélisation a été proposée. Ces deux comportements ont été nommés "offensif" et "défensif" et se distinguent l'un de l'autre par :

- Comportement **offensif** : ce comportement reflète une certaine tolérance vis-à-vis du stress hydrique du sol. L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) reste quasiment constante dans les premières étapes du stress. Ce comportement peut être associé à des végétaux dont le système racinaire est bien développé ou dont le cycle de vie est court.
- Comportement **défensif** : ce comportement reflète plutôt un évitement du stress hydrique par le végétal qui se traduit dès les premières phases du stress par une augmentation importante du WUE. Le végétal limite ses pertes en eau en fermant ses stomates. Le comportement défensif caractérise ainsi des végétaux dont la réponse stomatique est forte.

Ainsi, ces deux comportements ont été modélisés dans ISBA- $A-g_s$. Cependant, en accord avec les observations, des paramétrisations distinctes selon le caractère herbacé ou ligneux du couvert ont été étudiées et introduites dans ISBA- $A-g_s$.

La nouvelle version d'ISBA- $A-g_s$ est plus complexe mais améliore les simulations des flux de surface pendant les périodes sèches. Les paramétrisations proposées, offensive et défensive, en fonction du caractère herbacé ou ligneux de la végétation, s'ajoutent ainsi au module physiologique $A-g_s$ du schéma ISBA- $A-g_s$ et ont été mises en place dans le code sous forme d'options résumées dans le Tableau II-10.

La paramétrisation du stress telle qu'elle vient d'être présentée n'a pu être testée et validée sur le seul cas de la jachère herbacée de MUREX (Calvet, 2000). Une validation sur les couverts forestiers est l'objet de la suite de ce mémoire.

Chapitre II : Stress hydrique

Nom	Option	Caractéristiques	Référence
ISBA <i>Standard</i>	" NON "	résistance stomatique : R_{smin} Stress hydrique : standard LAI : imposé	Noilhan et Planton (1989)
ISBA <i>A-g_s-Standard</i>	" AGS "	résistance stomatique: g_m^* , (f_0 , D_{max}) Stress hydrique : standard LAI : imposé	Calvet <i>et al.</i> (1998b)
ISBA <i>A-g_s-Standard</i> Interactif	" LAI "	résistance stomatique : g_m^* , (f_0 , D_{max}) Stress hydrique : standard LAI : interactif (α_B , τ_M , LAI_{min})	Calvet <i>et al.</i> (1998b)
ISBA <i>A-g_s-Stress</i>	" AST "	résistance stomatique : g_m^* , (f_0^* / D_{max}^*) Stress hydrique : détaillé (ligneux / herbacé) LAI : imposé	Rivalland et al., article soumis
ISBA <i>A-g_s-Stress</i> Végétation interactive	" LST "	résistance stomatique : g_m^* , (f_0^* / D_{max}^*) Stress hydrique : détaillé (ligneux / herbacé) LAI : interactif (α_B , τ_M , LAI_{min})	

Tableau II-10 : récapitulatif de synthèse listant les différentes versions du modèle ISBA citées dans ce manuscrit. Trois points les caractérisent: 1) le calcul de la conductance stomatique, 2) le calcul ou non de l'indice foliaire, 3) la prise en compte du stress hydrique.

Chapitre III :

Application aux couverts forestiers

modélisation des échanges de masse

et d'énergie

Les forêts qu'elles soient tempérées, boréales, tropicales ou autre, sont des écosystèmes pérennes riches en biodiversité, dont le rôle écologique est important. Elles peuvent contribuer au changement du climat mondial en influençant le cycle du carbone. En effet, elles emmagasinent de grandes quantités de carbone dans la végétation et le sol, en favorisant l'échange entre la terre et l'atmosphère. Elles sont des sources de carbone atmosphérique lorsqu'elles sont perturbées, en deviennent des puits et se régénèrent lorsqu'elles ne le sont plus.

La compréhension du fonctionnement de la forêt repose sur la connaissance des mécanismes qui régissent les flux d'énergie et de matière au sein de l'écosystème et leur interaction avec le milieu environnant. Les flux carbonés et les flux hydriques constituent les principaux régulateurs de ce fonctionnement. L'intensité des flux de dioxyde de carbone et de vapeur d'eau entre l'atmosphère et le couvert forestier est régie par les processus de la photosynthèse, de la respiration et de l'évapotranspiration. Le feuillage joue un rôle privilégié dans ces mécanismes car il se trouve à l'interface entre l'atmosphère et la plante.

La modélisation du couvert forestier et de ses échanges avec l'atmosphère vise à reproduire les mécanismes qui contrôlent les échanges entre la forêt et l'atmosphère ou le sol, de l'échelle de la feuille à celle du couvert, du pas de temps horaire à celui de l'année.

Le modèle ISBA- $A-g_s$ permet d'aborder ce type de travail, et la base de données EUROFLUX a été utilisée à cet effet.

I Données et sites expérimentaux

Dans le but de disposer de données représentatives des flux de CO₂ et H₂O entre les divers écosystèmes forestiers et l'atmosphère à l'échelle locale et régionale, plusieurs grands programmes nationaux ou internationaux ont été lancés en Europe (EUROFLUX et MEDEFLEX, puis CARBOEUROFLUX), aux USA (AMERIFLUX), au Japon (JAPANNET) et en Amérique du Sud (EUSTACHE-LBA, CARBONSINK-LBA). Ces programmes, fédérés sous l'appellation FLUXNET, s'appuient sur des sites fortement instrumentés, mettant en œuvre la méthode des corrélations turbulentes. Grâce à une méthodologie commune et à un effort de mesure continu, les différents membres du programme FLUXNET sont à même de fournir à la communauté scientifique des bases de données complètes pour l'étude du fonctionnement de la végétation et des échanges de surface. Ce type de base de données est d'un intérêt majeur pour la validation des modèles TSVA et permet, grâce aux mesures du flux net de CO₂ associé à diverses mesures physiologiques, de tester les modèles de fonctionnement de la végétation.

Les mesures expérimentales utilisées dans cette étude pour la détermination des paramètres de surface et la validation des simulations des flux de masse et d'énergie du modèle *ISBA-A-g*, sont issues de 3 parcelles expérimentales du réseau EUROFLUX :

- le site de "Hesse" dans les Vosges représentatif d'une forêt tempérée de feuillus décidus,
- le site du "Bray" dans les Landes représentatif d'une forêt tempérée de conifères et
- le site de "Loobos" aux Pays-Bas également représentatif du type forêt tempérée de conifères, choisi par le GLASS (*Global Land Atmosphere System Study*) pour l'exercice international d'intercomparaison des modèles TSVA concernant la modélisation du cycle du carbone (PILPS-C1).

I.1 EUROFLUX

Le programme européen EUROFLUX a débuté en juin 1996 (Aubinet *et al.*, 2000). Ce programme expérimental avait pour principaux objectifs de :

1 / caractériser les flux de CO₂ et H₂O des couverts forestiers, leur variabilité temporelle, et leur contribution aux cycles globaux ;

2 / préciser la contribution de l'écosystème forestier européen au puits de carbone biosphérique ;

3 / préciser l'impact des contraintes environnementales sur le bilan de carbone, notamment lors d'événements extrêmes et de limitations par le stress, afin de fournir des paramètres pertinents aux modélisateurs du climat régional et global ;

4 / analyser la contribution des différents compartiments (sol, sous-étage et canopée) de l'écosystème au stockage et au flux d'eau, d'énergie et de carbone.

La réalisation de ces objectifs dépend d'un suivi continu sur plusieurs années des flux de carbone entre la biosphère et l'atmosphère dans différents écosystèmes forestiers européens. Les sites sont regroupés au sein du réseau EUROFLUX et sont stratégiquement répartis dans les forêts européennes. Pour remplir les objectifs fixés, les organisateurs du projet ont adopté une méthodologie commune à tous les sites afin de faciliter l'intercomparaison et l'échange des données (Dolman *et al.*, 2002). Ainsi, depuis les premières analyses et publications des résultats, la communauté scientifique et notamment les modélisateurs ont bénéficié d'un suivi intensif sur le long terme des échanges (flux turbulents et radiatifs) de masse (CO₂, H₂O) et d'énergie entre divers sites forestiers d'Europe Occidentale et l'atmosphère.

Le programme EUROFLUX s'intègre dorénavant dans le programme mondial FLUXNET.

I. 2 Bilan énergétique

La végétation et son environnement échangent en permanence de l'énergie par le biais des flux turbulents, radiatifs et de conduction. Ces échanges sont essentiellement gouvernés par les rayonnements solaire et atmosphérique, les caractéristiques de l'air en surface et l'état hydrique du sol et de la végétation. Le bilan d'énergie d'un système représente la résultante des flux entrant et sortant de ce système. Dans le cas d'un milieu naturel, un tel bilan s'applique à toutes les échelles temporelles (heure, jour, année) et spatiales (feuille, couvert, parcelle, bassin versant...). En modélisation, les équations de masse et d'énergie sont conservatrices à toutes les échelles de temps et d'espace. Or, sur le plan expérimental, il est beaucoup plus difficile d'accéder à ce bilan d'énergie sans aboutir à une incertitude significative sur la plupart des termes et un problème d'équilibre de ce bilan. Ces incertitudes sur les termes du bilan énergétique sont plus ou moins grandes, en fonction de l'échelle de temps considérée, du type de couvert et du mode de mesure.

Après avoir présenté les différents aspects et difficultés de la mesure de terrain des composantes du bilan énergétique, je m'attacherai à présenter les problèmes liés à la fermeture expérimentale de ce bilan et les conséquences sur la validation des modèles numériques.

I. 2. 1 Mesures

La technique de mesure adoptée et mise en place sur le réseau EUROFLUX est celle de la corrélation turbulente (*EC* pour Eddy Correlation). Cette méthode directe permet de mesurer en continu les flux d'eau, de CO₂ et d'énergie à une altitude de référence (z_{ref}) au-dessus du couvert. La surface d'intégration de cette technique est de l'ordre de 50 à 100 ha. Les récents progrès méthodologiques (fiabilité de l'appareillage, anémomètres 3D, analyseurs de gaz, etc.) ont conduit à rendre cette technique plus fiable, et autorisent de ce fait un suivi des flux sur le long terme. Cette fiabilité de la mesure des différents flux d'énergie, qui vont caractériser les échanges de masse et de chaleur entre le sol, la végétation et l'atmosphère, est toutefois dépendante d'un dispositif expérimental conséquent dans le cas d'un couvert forestier. En effet, pour ce dernier type de couvert, il est indispensable de disposer d'une tour dépassant la végétation et d'appareils de mesures à différents niveaux dans le couvert et dans le sol. Les capteurs disposés sur la tour permettent de faire les mesures des différents flux entrant et sortant à un niveau de référence (z_{ref}) supérieur à la hauteur maximale du couvert. Des mesures permettent d'accéder au flux de conduction dans le sol. Les mesures à différents niveaux dans la végétation, depuis le sol jusqu'au niveau de référence, permettent de déterminer les termes de stockage et d'estimer le fonctionnement radiatif de la végétation sous la canopée. Ces mesures concernent également le bilan hydrique et permettent d'estimer les différents termes de contenu en eau, d'interception foliaire, de ruissellement et d'évapotranspiration.

Ainsi, toutes les composantes du bilan d'énergie entre un niveau de référence (z_{ref}) et le sol sont disponibles pour un couvert végétal et se décomposent de façon à toujours vérifier (III-1) :

$$H + LE = R_n - G - S - Q \quad (\text{W m}^{-2}) \quad (\text{III-1})$$

Cette équation de bilan énergétique est importante dans toute analyse climatique, bioclimatique ou météorologique car elle permet de décrire la façon dont l'énergie gagnée ou perdue par un système se répartit au sein de celui-ci.

Nous allons en décrire les composantes :

◇ R_n est le rayonnement net en surface, il est mesuré par un radiomètre placé au-dessus du couvert et correspond à l'énergie disponible en surface. Il peut être décomposé en flux de chaleur sensible (H), flux de chaleur latente (LE), flux de conduction dans le sol (G), stockage thermique au travers de la végétation (S), et tous les autres termes de puits et de source d'énergie de l'environnement (Q).

◇ Le terme Q est considéré comme négligeable à l'échelle de temps et d'espace considérée.

◇ Le stockage d'énergie (S) au niveau de la végétation est en général négligeable pour les couverts bas, mais sa prise en compte est nécessaire dans le cas des forêts, surtout à l'échelle journalière (Lamaud *et al.*, 2001). Le terme de stockage (S) peut être décomposé en 4 termes dont les mesures physiques sont indépendantes (Diawara *et al.*, 1991) :

$$S = J_h + J_v + J_w + J_p \quad (\text{W m}^{-2}) \quad (\text{III-2})$$

J_h est le stockage de chaleur sensible dans l'air contenu au sein de la végétation, J_v est le stockage de chaleur sensible par la végétation elle-même, J_w est le stockage de chaleur latente dans l'air contenu au sein de la végétation et J_p est l'énergie fixée par photosynthèse, ce dernier terme peut être négligé (Dolman *et al.*, 2002). La température caractérise le bilan d'énergie et son évolution dans le temps. Elle intervient au niveau de chacune des composantes et varie en fonction des caractéristiques de la surface et des conditions ambiantes. La formulation respective des termes de stockage de chaleur dans l'air, la végétation et le sol est donnée par les équations (III-3) à (III-4) et (III-6) :

◇ Stockage de chaleur sensible dans l'air :

$$J_h = \int_0^{z_{ref}} \rho C_p (\delta T / \delta t) dz \quad (\text{W m}^{-2}) \quad (\text{III-3})$$

◇ Stockage de chaleur latente dans l'air contenu au sein de la végétation :

$$J_w = \int_0^{z_{ref}} (\rho C_p / \gamma) (\delta e / \delta t) dz \quad (\text{W m}^{-2}) \quad (\text{III-4})$$

◇ Stockage dans la végétation :

$$J_v = \int_0^h \rho_v C_v (\delta T_v / \delta t) dz \quad (\text{W m}^{-2}) \quad (\text{III-5})$$

◇ Le flux de conduction dans le sol (G) est basé sur la loi de Fourier. La densité de flux de conduction de chaleur est proportionnelle au gradient de température dans le sol. Les transferts de chaleur s'effectuent de la source chaude vers la source froide et tendent à réduire le gradient de température local. Dans le cas d'une couche superficielle de sol de profondeur maximale z_n , le flux G est défini par :

$$G = \int_0^{z_n} \rho_s C_s (\delta T_s / \delta t) dz \quad (\text{W m}^{-2}) \quad (\text{III-6})$$

où C_p , C_v et C_s sont, respectivement, les conductivités thermiques de l'air, de la végétation et du sol (en $\text{W m}^{-1} \text{K}^{-1}$). T , T_v et T_s sont, respectivement, les températures de l'air, de la végétation

et du sol (en °K) au niveau z (en m). ρ , ρ_v et ρ_s sont, respectivement, les densités de l'air, de la végétation et du sol (en kg m^{-3}). Le symbole γ représente la constante psychométrique (en Pa K^{-1}) et e la pression de vapeur (en Pa). h est la hauteur du couvert et z_n la profondeur à laquelle le stockage dans le sol est négligeable (en m).

Les flux turbulents :

Quelle que soit la variable microclimatique ξ considérée, ses variations dans le temps et l'espace sont très rapides. Les fluctuations de cette variable fournissent une information sur l'évolution et l'intensité des transferts (Brunet *et al.*, 1995). La quantification de ces échanges passe par la décomposition de toute valeur instantanée ξ en sa valeur moyenne $\bar{\xi}$ et une fluctuation ξ' . Il s'agit de la décomposition de Reynolds :

$$\xi = \bar{\xi} + \xi' \quad (\text{III-8})$$

L'approche turbulente ne considère que les flux verticaux, l'advection est par conséquent négligée. La densité moyenne de flux vertical associée à la variable ξ , s'écrit alors :

$$\begin{aligned} \overline{\Phi_\xi} &= \overline{w\xi} = \overline{(\bar{w} + w')(\bar{\xi} + \xi')} = \overline{w'\xi'} \\ &\text{en supposant } \bar{w} = 0 \text{ et } \bar{\xi'} = \overline{w'} = 0 \end{aligned} \quad (\text{III-10})$$

Cette approche conduit à exprimer les flux de chaleur et d'humidité de la façon suivante :

◇ Le flux associé au transfert vertical de chaleur par convection entre la surface et l'air est le flux de chaleur sensible (H). La mesure de H est dérivée d'une covariance entre les fluctuations de la vitesse verticale du vent et de la température de l'air (III-12).

$$H = C_p \overline{w'T_a'} \quad (\text{III-12})$$

où w est la vitesse verticale du vent (m s^{-1}), T_a la température de l'air ($^{\circ}\text{C}$). Les primes et la barre correspondent respectivement, à la moyenne temporelle et aux fluctuations à la moyenne.

◇ Le flux de chaleur latente ou évapotranspiration est le flux associé au transfert d'humidité spécifique de l'air par convection turbulente. La mesure de flux convectif de chaleur latente est dérivée d'une covariance entre la fluctuation de la vitesse verticale du vent et de l'humidité spécifique (III-25).

$$LE = \rho L_v \overline{w'q_a'} \quad (\text{III-13})$$

où w est la vitesse verticale du vent (m s^{-1}), q_a l'humidité spécifique de l'air (g kg^{-1}). Les primes et la barre correspondent respectivement, aux fluctuations à la moyenne et à la moyenne temporelle.

I. 2. 2 Fermeture du bilan

L'une des méthodes pour évaluer indépendamment les estimations des flux scalaires et des flux issus de mesures turbulentes, est de vérifier la fermeture du bilan d'énergie, c'est-à-dire vérifier la réalisation de l'équation (III-1) aux échelles de temps annuelle, mensuelle et horaire. Wilson *et al.* (2002) a mené une étude concernant plus de 50 sites du réseau FLUXNET afin de tester le degré de fermeture du bilan d'énergie en lien avec le climat et le type de végétation, et

en tirer une relation éventuelle avec les estimations de bilan net de carbone associées. Cette étude a révélé qu'aucune base de données issue des sites expérimentaux ne permettait de fermer complètement le bilan énergétique à l'échelle de temps annuelle. Une moyenne sur l'ensemble des sites fait apparaître une différence de l'ordre de 20 % entre le cumul annuel des flux de chaleur latente, sensible, convectif et de stockage, et celui (plus grand) du rayonnement net, avec une amplitude de ce pourcentage de fermeture allant de 11 à 90 %. Ce résultat a été trouvé sur tous les types de végétation et pour des climats allant de méditerranéen à tempéré et arctique. L'analyse des données qui en a été faite suggère une sous-estimation du flux turbulent de chaleur latente et/ou une surestimation de la mesure de rayonnement net disponible pour le couvert. En effet, la somme des flux turbulents $LE+H$ est en général sous-estimée de 10 à 30 % par rapport à l'estimation de l'énergie disponible R_n-G-S . Cette conclusion s'avère en accord avec les résultats d'estimations indirectes d'évapotranspiration établies en additionnant l'estimation de la transpiration par mesures de flux de sève et l'estimation de l'interception de l'eau par le feuillage (Granier *et al.*, 2000a). Cette estimation indirecte de l'évaporation donne des valeurs d'évaporation totale de l'ordre de 10 % supérieures aux estimations par mesures turbulentes.

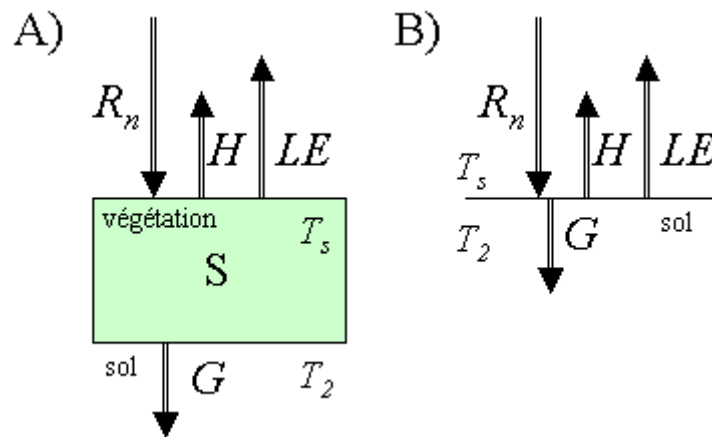


Figure III-1 : Schéma simplifié de la répartition des termes du bilan d'énergie en surface pour une surface de sol couverte de végétation (A) et pour une surface de sol nu (B).

Bien sûr, cette non-fermeture du bilan d'énergie va avoir des implications sur la façon dont les flux mesurés vont être interprétés, notamment par les physiologistes et les modélisateurs. Des méthodes de filtrage de ces données existent (Lamaud *et al.*, 2001), mais réduisent fortement le nombre de données disponibles et cassent la continuité temporelle de l'information.

Concernant l'affectation du degré de fermeture du bilan d'énergie sur les estimations de flux de carbone, il semblerait que l'assimilation nette et la respiration de l'écosystème soient inférieurs sur les sites dont l'erreur sur la fermeture est la plus importante (Wilson *et al.*, 2002).

I. 3 Bilan carboné

De nombreuses études sont menées actuellement pour comprendre les mécanismes d'assimilation et de respiration d'un grand nombre d'écosystèmes. De nombreux modèles ont vu le jour et tentent par une représentation des processus biogéochimiques de reproduire les différentes sources et puits de carbone d'un écosystème. Il apparaît sur le terrain que la variabilité des mécanismes d'assimilation et surtout de respiration est telle, qu'il est nécessaire de développer des schémas complexes pour tenter de reproduire la réalité.

Ce paragraphe présente le contexte et la nécessité d'étudier l'évolution des termes du bilan de carbone dans un écosystème, particulièrement forestier, ainsi que les différentes approches pour le modéliser.

I. 3. 1 Préambule

L'augmentation de la concentration atmosphérique en gaz à effet de serre (GES) induite par les activités humaines, est considérée de plus en plus unanimement comme responsable du changement climatique. Le protocole de Kyoto, qui pourrait entrer en vigueur cette année, vise à limiter cette évolution par la réduction des émissions de GES. En ce qui concerne le gaz carbonique, reconnu comme le principal GES, le protocole a admis l'utilisation d'une solution complémentaire qui consiste à accroître sa séquestration naturelle par la végétation. En effet, grâce à la photosynthèse, la végétation prélève du CO₂ dans l'atmosphère et crée de la biomasse, qui stocke le carbone absorbé. De plus, cette séquestration naturelle continue lors de la décomposition de cette biomasse par le processus de minéralisation, qui alimente en carbone le compartiment sol. Ce stockage varie de quelques mois pour les cultures à quelques siècles pour certaines forêts, voire beaucoup plus dans le cas des tourbières.

De nombreuses études ont montré que l'augmentation du CO₂ atmosphérique va introduire, en plus d'un réchauffement lié à l'effet de serre, des conséquences sur le fonctionnement métabolique de la végétation. En météorologie, il apparaît crucial de modéliser ces perturbations, puisqu'elles affecteront la résistance stomatique et l'indice foliaire du couvert végétal. En effet, ces deux variables régissent l'évapotranspiration des couverts végétaux et par conséquent les bilans hydrique et énergétique de la surface. A plus grande échelle, une perturbation de la végétation peut avoir un effet sur la circulation générale (Douville et Royer 1997 ; Polcher 1995). C'est pourquoi la communauté scientifique s'attache à introduire une représentation assez complète du cycle du carbone dans les modèles globaux, notamment au travers d'une végétation interactive, cela afin d'explorer des scénarios climatiques à forte concentration en CO₂ et de mieux décrire la variabilité inter-annuelle de nos prochains siècles.

Parmi les principaux résultats expérimentaux obtenus récemment en milieu tempéré, il apparaît que le bilan net de carbone (*NEP*) est soumis à une forte variabilité inter-annuelle (Valentini *et al.*, 2000). Sur certains sites ce bilan est tantôt négatif (puits de carbone) tantôt positif (source de C). Ceci est à mettre en relation avec les conditions climatiques, eau et température en particulier, et aussi avec la gestion sylvicole. Si le bilan net de carbone dépend directement de l'assimilation brute de carbone par les arbres et de la respiration de l'écosystème (*R_{eco}*), c'est ce dernier terme qui semble présenter les variations temporelles et spatiales les plus fortes (Valentini *et al.*, 2000). Le terme de respiration du sol, qui représente à lui seul entre 60 et 70 % de *R_{eco}* (Epron *et al.* 1999 ; Granier *et al.* 2000b) apparaît être particulièrement crucial à quantifier de ce point de vue.

Les relations entre le bilan net de carbone et l'accroissement en biomasse de l'écosystème sont complexes. En effet, des travaux récents, notamment certains menés sur les sites EUROFLUX, montrent un désaccord entre la quantité de carbone incorporé annuellement dans l'écosystème et l'accroissement en carbone des arbres sur le même pas de temps, même si l'on prend en compte la partie souterraine (Granier *et al.*, 2000b). Ceci est très probablement à relier avec les variations inter-annuelles du stock de carbone dans l'écosystème. Or, la précision des estimations de ce stock de carbone total est de l'ordre de grandeur des flux de carbone annuels.

I. 3. 2 Glossaire : cycle du carbone dans l'écosystème

Une présentation des différents termes du bilan de carbone d'un écosystème de type forestier va être faite dans cette section.

La convention de signe veut que les termes entrant dans le système soient négatifs, et les termes sortants soient positifs. Dans la section ci-dessous, les différents termes sont exprimés en valeur absolue.

L'étude du cycle du carbone doit être faite en considérant la végétation comme partie prenante d'un écosystème, que l'on va considérer comme l'ensemble des êtres vivants ou non d'un système ouvert délimité géographiquement.

Cet écosystème possède deux parties au fonctionnement complémentaire, le souterrain et l'aérien. La végétation quant à elle, est soit considérée dans son ensemble, soit divisée en trois parties distinctes que sont : la biomasse active (B), la biomasse de structure (B_s) et la biomasse racinaire (B_{s2}).

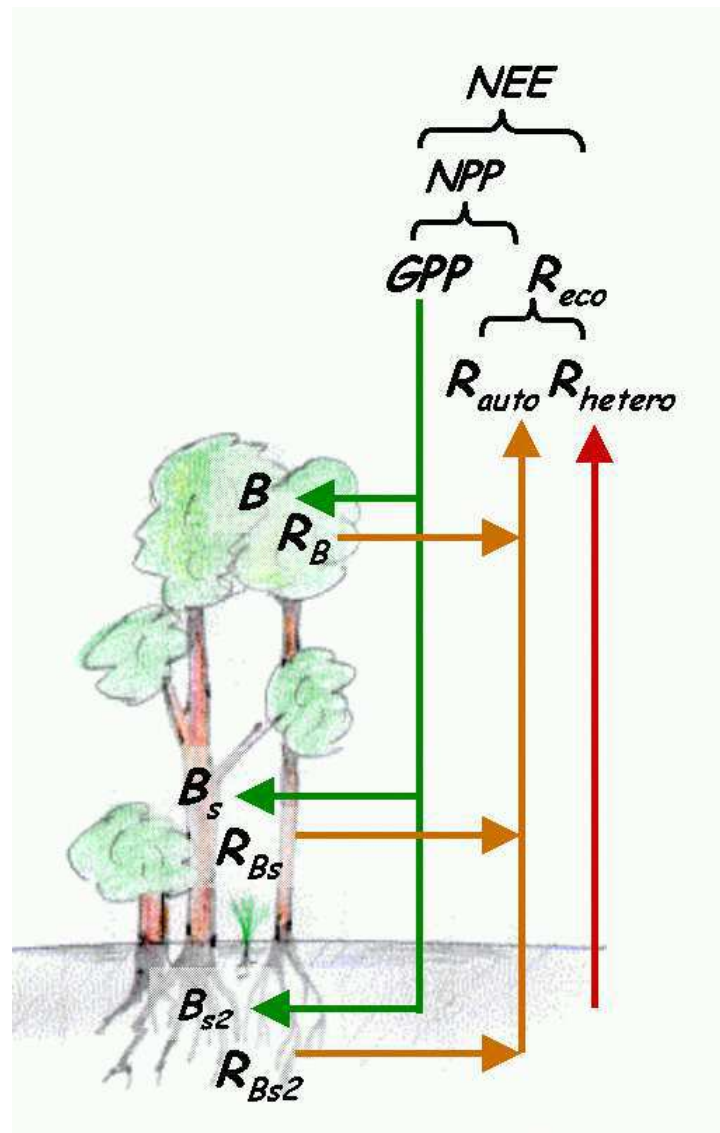


Figure III-2 : Schéma simplifié des termes du bilan carboné d'un couvert végétal de type forestier

La Figure III-2 représente de façon schématique les différents termes du bilan carboné que nous allons définir ci-après.

○ **GPP : la Production Primaire Brute (PPB)** de l'écosystème, elle correspond à l'assimilation brute de glucides par photosynthèse, en un temps donné. Cette assimilation va essentiellement être répartie dans les trois compartiments de la végétation B , B_s et B_{s2} et va contribuer à l'accroissement en biomasse de l'écosystème.

Cependant, une partie des glucides produits par la photosynthèse est consommée (oxydation) par respiration pour assurer les besoins énergétiques des tissus non photosynthétiques pendant la nuit. Cette respiration dite "*autotrophe*" parce qu'elle est liée à l'activité végétale, absorbe de l'oxygène et dégage du gaz carbonique.

○ **R_{auto} : la Respiration autotrophe** liée à l'activité végétale, elle est la somme des respirations des différentes parties du végétal. Elle se décompose selon,

R_B : Respiration des cellules végétales aériennes (feuilles) liée à la photosynthèse, **respiration dite de maintenance de la biomasse active (R_d dans le modèle ISBA-A-g_s)**.

R_{Bs} : **Respiration de maintenance la biomasse aérienne de structure** (branche, tronc...).

R_{Bs2} : **Respiration de maintenance des racines** (rhizosphère).

R_{ag} : Respiration de maintenance de la biomasse aérienne, somme de R_B et R_{Bs} .

$$R_{auto} = R_B + R_{Bs} + R_{Bs2} \quad (III-14)$$

Note : Lebaude et al., (2000) propose les relations $R_B = 0.25 \times R_{ag}$ et $R_{Bs2} = 0.56 \times R_{soil}$.

NPP : la Production Primaire Nette (PPN) de l'écosystème, elle correspond à la production de biomasse attribuée à la seule végétation. C'est la différence entre la production primaire brute et la respiration autotrophe.

$$PPN = PPB - R_{auto} \quad (III-15)$$

○ **R_{hetero} : la Respiration hétérotrophe** est la respiration liée à l'activité des animaux et des micro-organismes du sol qui tirent leur source d'énergie de la consommation de matière organique (microfaune, insectes décomposeurs mais aussi champignons...).

NEP : la Production Nette de l'Ecosystème (PNE), mesurée par covariance turbulente au-dessus du couvert. Représente le bilan des échanges nets de CO₂ mesurés au-dessus d'un couvert végétal en un temps donné, correspondant à la différence entre production primaire brute et respiration.

$$PNE = PPB - R_{auto} - R_{hetero} \quad (III-16)$$

○ **R_{eco} : la Respiration de l'écosystème** dans sa globalité, elle correspond à la somme des respirations autotrophe et hétérotrophe du système.

$$R_{eco} = R_{auto} + R_{hetero} \quad (III-17)$$

○ **R_{soil} : la Respiration du sol**, elle est la somme des respirations racinaire R_{Bs2} et hétérotrophe R_{hetero} .

$$R_{soil} = R_{hetero} + R_{Bs2} \quad (III-18)$$

○ **NEE : L'échange carboné net de l'écosystème avec l'atmosphère (Net Ecosystem Exchange)**. C'est le bilan carboné total net de l'écosystème sur une période donnée. Il correspond au PNE réduit de la quantité de carbone exportée C_{exp} du système par drainage ou

récolte. Dans le cas d'une forêt non entretenue, il est courant de supposer $C_{exp} = 0$ et $NEE = -PNE$. Cette valeur donne une indication sur l'évolution du stock total de carbone de l'écosystème d'une année à l'autre.

$$NEE = GPP - R_{eco} - C_{exp} \quad (III-19)$$

Il faut retenir que le flux net de carbone d'un écosystème forestier non exploité, résulte de la somme de deux termes de signes opposés. D'une part la production brute, et d'autre part la respiration (autotrophe et hétérotrophe).

I. 3. 3 La respiration

La respiration de l'écosystème est une composante essentielle du bilan carboné : entre 50 et 90% du carbone assimilé par les plantes (GPP) retourne dans l'atmosphère par respiration (Janssens *et al.*, 2000). L'expérimentation EUROFLUX (CARBOEUROPE) a montré que la variabilité du bilan de carbone des différents sites européens était expliquée en grande partie par le flux de respiration de l'écosystème qui varie fortement spatialement, tandis que la part attribuée à la photosynthèse reste assez stable sur une latitude donnée (Valentini *et al.*, 2000). La respiration de l'écosystème est la somme de plusieurs composantes (III-17) : la respiration des feuilles, du tronc, des branches, des racines et la respiration hétérotrophe (micro et macro faune). La respiration du sol (racine et respiration hétérotrophe) est influencée par de nombreux facteurs, comme la quantité de biomasse vivante ou morte dans le sol, la richesse de cette biomasse au travers de son rapport carbone/azote (C/N), la température et l'humidité de surface (Lloyd et Taylor, 1994). La respiration aérienne des feuilles et des troncs est également dépendante de la température mais très étroitement liée au taux de photosynthèse. Ces différents termes peuvent être mesurés individuellement en chambres (analyseurs CO_2). Cependant ces données sont rarement disponibles et l'utilisation de cette seule technique ne permet donc pas d'estimer la respiration totale de l'écosystème.

La nuit, l'assimilation carbonée n'a pas lieu (pas de photosynthèse), les flux nocturnes de CO_2 correspondent donc uniquement aux rejets de la respiration des différents compartiments de l'écosystème (R_{eco}). Les mesures par covariance turbulente (EC) nocturne (après correction de la turbulence) permettent ainsi d'accéder à une estimation nocturne de cette respiration. La respiration totale diurne, ou respiration de l'écosystème, est estimée par extrapolation de ces flux nocturnes à la journée. Les régressions utilisées (exponentielle ou Q_{10}) ont généralement pour variables la température du sol ou de l'air et parfois l'humidité du sol. En général, la température du sol explique 50 % de la variabilité de la respiration alors que la température de l'air ou l'humidité n'en expliquent respectivement que 20 et 30 %.

A l'heure actuelle, il n'existe que peu de modèles généraux permettant l'estimation du flux de respiration. Des modèles de respiration du sol existent mais restent relativement complexes. Le modèle CENTURY (Parton *et al.*, 1987) par exemple, prend en compte séparément l'influence des différents compartiments sol, racine, litière, animaux et gère les cycles complexes et liés du carbone et de l'azote. Un modèle comme PACTIS (Fang et Moncrieff, 1999) apparaît moins complexe puisqu'il gère de façon simple la dégradation des composantes de la litière, mais nécessite la connaissance ou l'étalonnage d'un grand nombre de facteurs déterminants dans l'évaluation de la respiration des différents composants sol, racine, litière et animaux.

Dans ISBA, aucun module indépendant de respiration n'existe pour le moment. L'une des voies choisies, pour estimer à chaque pas de temps la respiration, consiste à utiliser une fonction semi-empirique dépendante de la température du sol simulée par le modèle (III-24).

I. 3. 3. 1 *Respiration du sol*

La respiration du sol représente entre 50 et 80 % de la respiration de l'écosystème (Janssens *et al.*, 2001 ; Epron *et al.*, 1999). Ce flux de CO₂ en provenance du sol a deux sources principales : la décomposition de la matière organique (respiration hétérotrophe) et la respiration des racines vivantes (respiration autotrophe). La contribution des diverses sources est difficile à estimer, en effet, selon les auteurs, la contribution de la respiration des racines par rapport à la respiration totale du sol en milieux forestier varie de 10 à 90 % (Valentini, 2002).

Dans Calvet *et al.* (1998b), le modèle de respiration du sol utilisé dans l'étude de cas, est un modèle empirique proposé par Norman *et al.* (1992) et déterminé à partir de mesures en chambre effectuées lors de l'expérience FIFE (Sellers *et al.*, 1992) sur une prairie du Kansas. Cette estimation de la respiration du sol (R_{soil}) est une fonction en Q_{10} de la température (I-36), avec un $Q_{10}=2$ et une valeur de respiration à 25°C donnée par :

$$R_{soil} = R_{soil25} \times Q_{10}^{\left(\frac{T_2-25}{10}\right)} \quad (III-20)$$

$$R_{soil25} = 0.44 \times (0.135 + 0.054 \times LAI) \times w_g \quad (III-21)$$

où w_g est l'humidité de surface du modèle (m³ m⁻³) et T_2 la température profonde simulée par le modèle. R_{soil} est exprimé en mg CO₂ m⁻² s⁻¹. L'estimation du flux net pour le couvert était alors (III-22).

$$\begin{aligned} F_c &= A_g - R_B - R_{soil} \\ NEE &= GPP - R_{ag} - R_{soil} \end{aligned} \quad (III-22)$$

Où A_g est l'assimilation brute calculée par le modèle et R_B la respiration de maintenance de la biomasse active, simplement estimée comme le 1/9^{ème} de l'assimilation maximale journalière (I-46).

Bien sûr ce modèle est fortement dépendant du site expérimental et du type de végétation qui le composait, notamment de son enracinement. Des variables comme le type de sol, son aération, la quantité de carbone et d'azote qu'il contenait vont également jouer un rôle important. L'expression (III-21) va donc rapidement se trouver inadapté pour estimer les flux de carbone d'un autre type de couvert et sur un autre type de sol.

I. 3. 3. 2 *Respiration de l'écosystème*

Pour pouvoir estimer les flux nets du couvert sans pour autant connaître les différentes valeurs de respiration des compartiments sol, tronc, feuille et hétérotrophe, la solution de regrouper tous les termes de respiration dans un seul et même terme de respiration de l'écosystème apparaît simple et robuste. De plus, la mesure de covariance turbulente nocturne permet d'estimer ce terme de façon directe. Un grand nombre d'auteurs proposent des ajustements de ce terme par rapport à la température du sol, sur les sites du réseau FLUXNET.

Le choix d'utiliser ce terme de respiration pour les forêts s'est imposé et a simplement nécessité d'effectuer un ajustement du paramètre de respiration à 25°C et de Q_{10} pour chaque site. Le flux net de l'écosystème s'écrit alors :

$$\begin{aligned} F_c &= A_g - R_{eco} \\ NEE &= GPP - R_{eco} \end{aligned} \quad (III-23)$$

Où A_g est l'assimilation brute du couvert végétal et R_{eco} le flux de respiration de l'écosystème exprimé selon une fonction en Q_{10} :

$$R_{eco} = R_{e25} \times Q_{10}^{\left(\frac{T_2-25}{10}\right)} \quad (\text{III-24})$$

R_{e25} est la valeur de la respiration de l'écosystème à 25°C et T_2 la température de sol profond du modèle.

Cette paramétrisation est bien adaptée à la prédiction des flux journaliers comme on le verra plus loin. Cependant, il faut souligner le caractère empirique de cette modélisation, qui ne peut pas être transposée d'un site à un autre.

I. 4 Sites expérimentaux

Dans cette section nous présentons en détail les sites expérimentaux qui ont fait l'objet de mon travail de thèse.

I. 4. 1 Forêt de "Hesse" – Hêtre

Les données du site de Hesse ont été acquises par l'INRA de Nancy (unité écologie et écophysio­logie forestière de Champenoux) sous la responsabilité d'André Granier. Le site fait partie du réseau EUROFLUX-CARBOEUROFLUX depuis 1996.

I. 4. 1. 1 Site

La forêt de Hesse se situe dans les Vosges (48°40'N, 7°05'E) sur la commune de Sarrebourg (Moselle). Son altitude est de 300 m dans un secteur relativement plat. Elle est peuplée à 90 % par le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) de la famille des fagacées, dont l'établissement est naturel dans ce secteur (Granier *et al.*, 2000b). Les espèces secondaires sont de façon exhaustive : le chêne (*Quercus petraea* Matt.), le charme (*Carpinus betulus* L.), le bouleau (*Betula pendula* Roth) et le mélèze (*Larix deciduas* Mill.), toutes des espèces à feuilles caduques. Ce peuplement, âgé de 35 ans en 2000, est haut en moyenne de 13 m et développe une surface foliaire (*LAI*) maximum en juillet (entre 6 et 7 m²m⁻² selon les années). Le sous-bois y est dispersé et sera considéré en modélisation comme négligeable.

Le site expérimental est une placette de 0.6 ha situé au centre d'une zone de 65 ha composée en grande partie de jeunes hêtres. La tour utilisée pour la mesure des flux de covariance turbulente et des variables météorologiques a été installée en 1996 et est haute de 18 m, soit 5 m au-dessus du sommet de la canopée (Granier *et al.*, 2000a).

I. 4. 1. 2 Climat et microclimat

Le site bénéficie d'un climat tempéré continental avec des températures moyennes négatives l'hiver et un régime de pluie régulier dont les maxima sont en été et en hiver. La température moyenne des deux années de forçage utilisées (1997 et 1998) est de 9.7°C et le cumul de précipitations est de 871 et 974 mm pour 1997 et 1998, respectivement (Figure III-3).

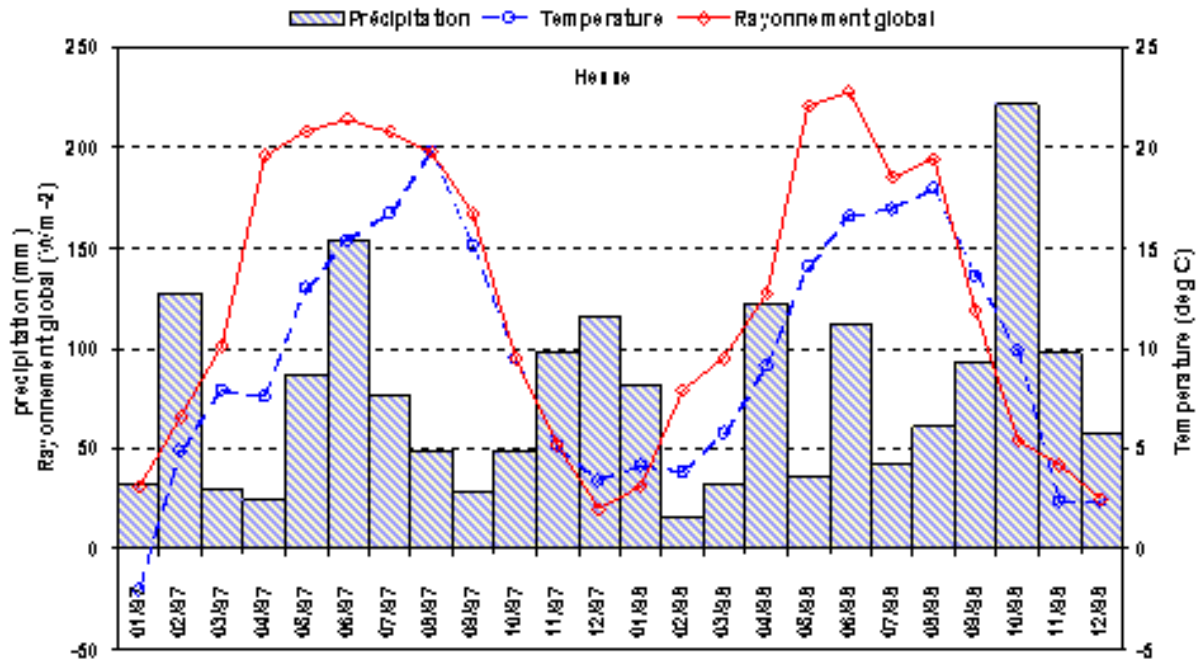


Figure III-3 : Évolution des variables climatiques moyennées du site de "Hesse" sur la période d'étude ; précipitations (mm), température ($^{\circ}C$) et rayonnement global ($W m^{-2}$).

La plupart des mesures énergétiques turbulentes et climatiques ont été effectuées depuis la tour de 18 m. Les mesures de stockage de chaleur et de température ont été effectuées à différents niveaux dans le couvert et dans le sol (Granier *et al.*, 2000b). Chaque variable climatique et micro-climatique est acquise sur un pas de temps de 30 min.

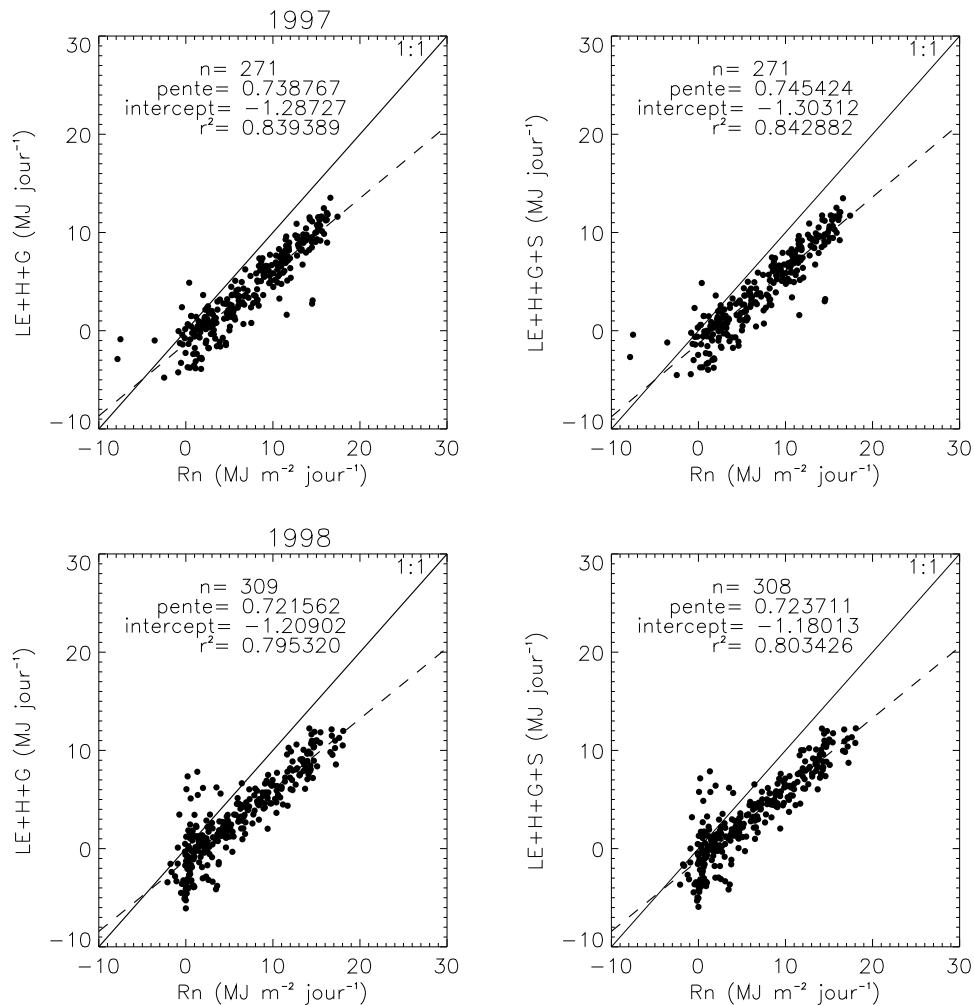


Figure III-4 : Fermeture du bilan énergétique journalier à partir des mesures semi-horaires de 1997 et 1998. Le terme de rayonnement net est comparé à la somme des flux d'évapotranspiration (LE), de flux de chaleur sensible (H), de conduction dans le sol (G) et de stockage dans l'air et la végétation (S). Le nombre de points utilisés (n), la pente, l'interception à l'origine et le coefficient de corrélation sont indiqués. Les journées considérées sur cette figure sont celles où 75% minimum des données étaient disponibles.

La Figure III-4 présente la fermeture du bilan énergétique pour les deux années 1997 et 1998 en comparant les mesures de rayonnement net à la somme des flux turbulents de conduction de la chaleur et de stockage. La pente inférieure à 1 de la régression représente un défaut dans la fermeture du bilan énergétique. A partir des valeurs disponibles, on peut constater que la somme annuelle des flux de surface ne correspond qu'à 58 % de celle de rayonnement net en 1997 et 53 % en 1998.

I. 4. 1. 3 Végétation

La capacité d'estimer en continu les paramètres de la végétation, notamment la surface foliaire totale (LAI), est importante à plusieurs titres. Dans un premier temps, cet indice nous permet de calibrer le plus correctement possible les paramètres du modèle. En effet, cette surface foliaire influence de façon proportionnelle la modélisation de l'évapotranspiration, de l'interception des précipitations par le feuillage et de la productivité primaire nette du couvert. Dans un second temps l'évolution de cette surface foliaire va nous servir de référence pour

ajuster les paramètres du modèle de croissance (α_B et τ_M) en vue d'une modélisation du *LAI* interactif.

Sur le site de Hesse, des mesures optiques (DEMON) ponctuelles (Granier *et al.*, 2000b), associées à des mesures surfaciques effectuées en automne par récolte des feuilles mortes, ont permis d'évaluer le coefficient d'extinction de la lumière ($k=0.4$) relatif à la loi de Beer-Lambert dans un couvert stratifié. En appliquant ce coefficient à la différence entre le rayonnement global mesuré au-dessus et en-dessous du couvert, il est possible d'avoir accès à une évolution relativement continue de l'indice de surface couvrante du couvert ou *SAI* (Surface Area Index). Ce *SAI* n'est différent du *LAI* que par l'inclusion des éléments branches et tronc dans sa mesure. En première estimation, la surface foliaire pourrait être égale à $LAI = SAI - SAI_{hiver}$, or il s'avère qu'au maximum de feuillaison, les surfaces boisées ne sont plus apparentes (recouvertes par les feuilles), on considère alors que $SAI = LAI$. Les observations présentent une augmentation brutale du *SAI* qui atteint très rapidement sa valeur maximale (Figure III-5). Dans notre démarche d'estimation du *LAI* à partir des mesures de *SAI*, nous avons jugé réaliste de définir une croissance linéaire du *LAI* à partir des dates de débourrement connues (Granier *et al.*, 2000a) (environ 28 au 30 avril) et, de la même façon, une décroissance linéaire jusqu'à la date de perte totale des feuilles, également connue.

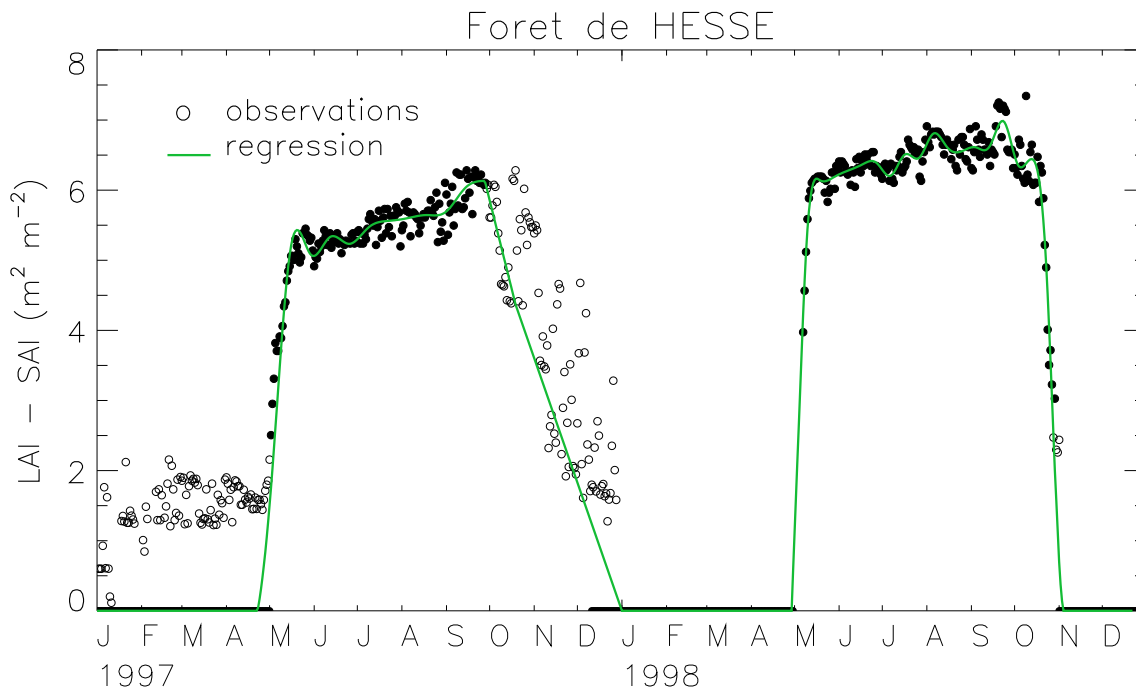


Figure III-5 : Mesures indirectes du *SAI* (par différences de rayonnement global entre le sommet et la base du couvert) et régression indiquant le *LAI* utilisé en forçage. Les ronds vides sont les mesures exclues de l'ajustement multilinéaire.

Le forçage continu de *LAI* (Figure III-5) a donc été créé en ne considérant que les valeurs de $SAI > 2.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ postérieures au débourrement des feuilles et en considérant une décroissance linéaire de ce *LAI* à partir du LAI_{max} et à compter de la date des premières pertes de feuilles. En période hivernale, le *LAI* est nul sur ce type de couvert (absence totale de feuilles). Du fait de la densité importante de population du site ($3480 \text{ arbres ha}^{-1}$) et des valeurs élevées de *LAI*, nous avons imposé une couverture végétale de 100 % (*veg*) toute l'année. Cette hypothèse est d'autant plus justifiée que la couche de feuilles mortes qui recouvre le sol à l'automne et en hiver fait effet de barrière à l'évaporation (effet *Mulch*) et réduit à zéro les surfaces apparentes de sol nu.

A l'étage inférieur, le sous-bois reste très dispersé sur le site et peut être négligé en terme de modélisation, comme nous l'avons fait.

Symboles	Définition	Valeurs	Source
h	Hauteur moyenne de la végétation	13 m	Mesures (Lebaude <i>et al.</i> , 2000)
veg	Couverture de la végétation	100 %	Prescrit
α	Albédo	0.2	(Granier, communication personnelle)
ε_s	Emissivité	0.98	Prescrit
C_v	Coefficient thermique	$1.1 \times 10^{-5} \text{ K m}^{-2} \text{ J}^{-1}$	Calibré
z_0	Longueur de rugosité	1.04 m	Estimé (0.08 h)
$\ln(z_0/z_{0h})$	Terme de kB^{-1}	7	Calibré
d	Hauteur de déplacement	10.4 m	Estimé (0.8 h)
LAI_{min}	LAI minimum	$0.3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$	Prescrit

Tableau III-1 : Paramètres de la végétation de surface dans ISBA-A-g, propres au site de Hesse, extrait de Rivalland *et al.* (2003).

Les paramètres de rugosité dynamique, thermique et hauteur de déplacement ont été soit calibrés, soit estimés à partir de formulations empiriques simples (Tableau III-1). Les paramètres calibrés seront discutés par la suite.

I. 4. 1. 4 Sol et contenu en eau

Le type de sol du site est général à un sol de sous-bois forestier de feuillus, c'est à dire un luvisol aéré avec une forte matière organique dans les premiers horizons. La composition en argile varie selon la profondeur de 25 à 35 % dans le premier mètre et prend des valeurs plus fortes au-delà.

Des mesures régulières d'humidité volumique ont été réalisées jusqu'à 2.60 m (Figure I-1). On peut constater qu'au-delà de 1.60 m, aucune évolution du contenu en eau du sol n'a lieu, cette valeur a donc été considérée comme profondeur racinaire dans ISBA (paramètre d_2).

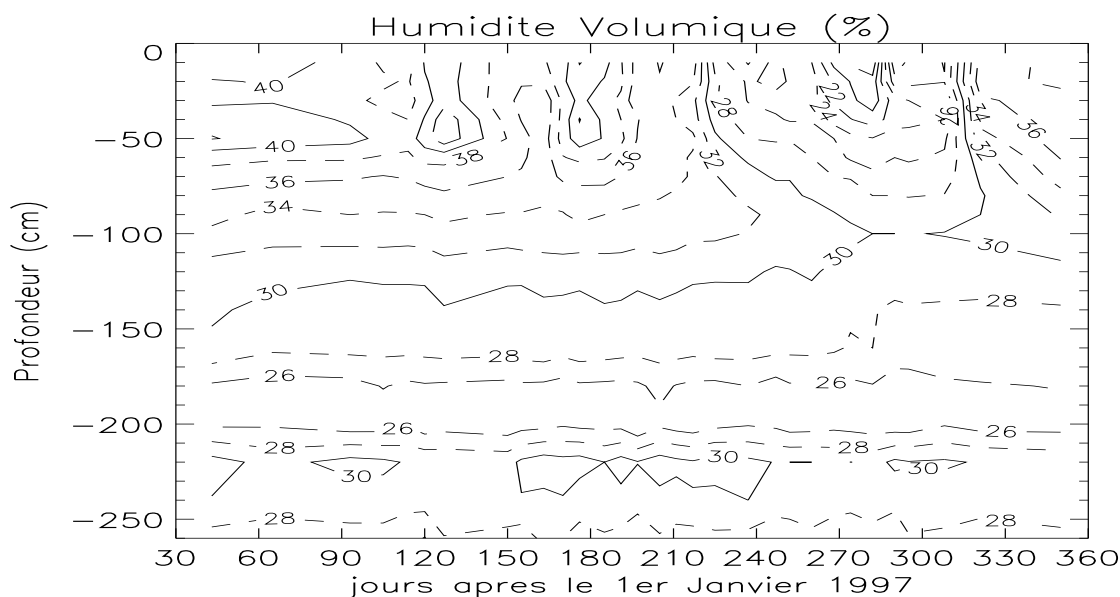


Figure III-6 : Évolution de l'humidité volumique sur 2.60 m pour l'année 1997. Aucune évolution significative n'apparaît en dessous de 1.60 m, valeur considérée comme la profondeur maximum de prélèvement racinaire.

Etant donné les caractéristiques du sol, la végétation dispose d'une réserve utile maximale de 180 mm (Tableau III-2) souvent atteinte en hiver. Les Figure III-7 et Figure III-8 présentent l'évolution du contenu en eau volumique mesuré par des humidimètres neutroniques dans la zone racinaire sur une période allant de 1996 à 2000 et pour les deux années étudiées 1997 et 1998.

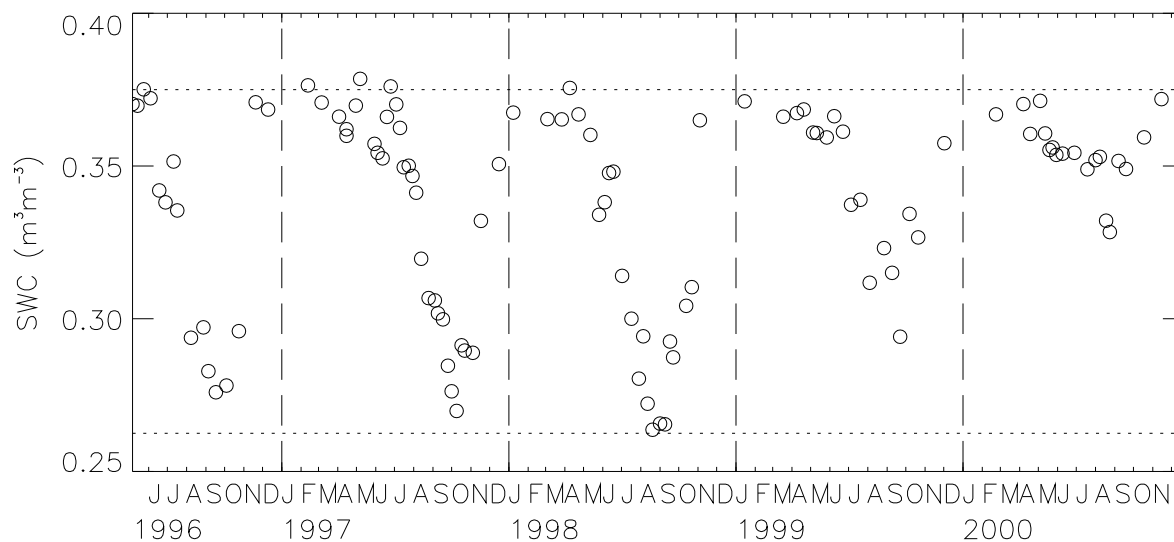


Figure III-7 : Evolution sur 4 ans, du contenu en eau volumique du sol. Mesures sur 1.6 m de profondeur par humidimètres neutroniques.

On peut constater que les deux années d'étude 1997 et 1998 sont des années particulièrement sèches où le contenu en eau du sol atteint pratiquement le point de flétrissement.

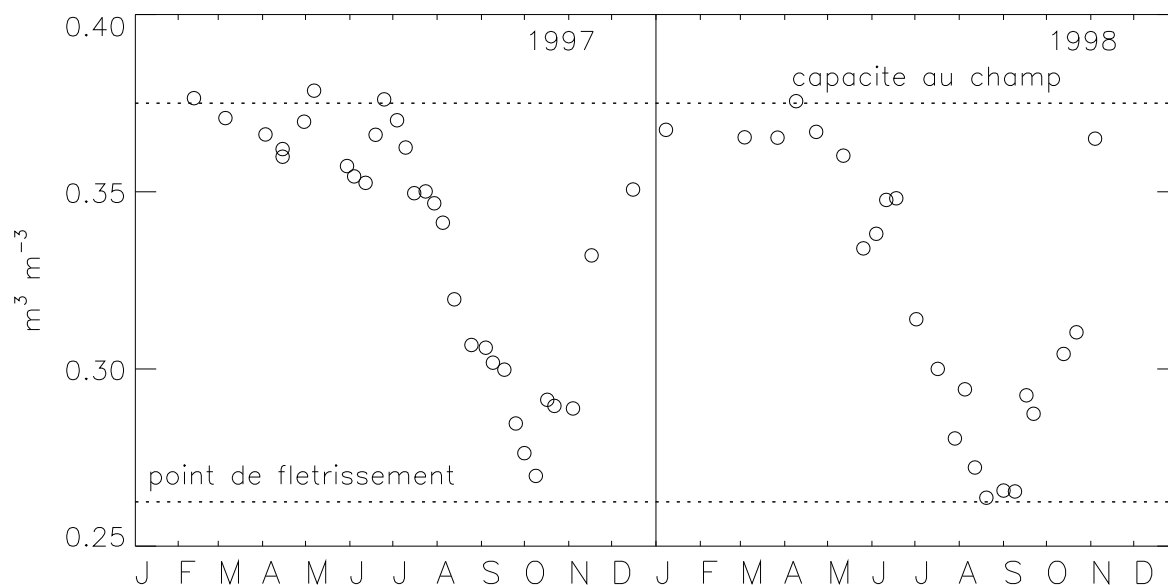


Figure III-8 : Evolution du contenu volumique du stock hydrique du sol pendant l'année 1997-1998. Mesures par humidimètres neutroniques sur 1.6 m.

Le Tableau III-2 reprend les différents paramètres caractérisant le sol dans ISBA utilisés pour les simulations. Les valeurs ont été prises dans la littérature, calibrées ou calculées par le modèle.

Symboles	Définition	Valeurs	Source
d_2	Profondeur racinaire	1.6 m	Mesures (Granier et al., 2000a)
$CLAY$	Fraction d'argile	30 %	Mesures (Granier et al., 2000a)
$SAND$	Fraction de sable	5 %	Mesures (Lebaude et al., 2000)
w_{wilt}	Point de flétrissement	$0.26 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	Mesures
w_{fc}	Capacité au champ	$0.37 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	Mesures
w_{sat}	Porosité	$0.49 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	ISBA
C_3	Coefficient de drainage	1.453	Calibré

Tableau III-2 : paramètres caractéristiques du sol du site de Hesse utiles à la modélisation dans ISBA, extrait de Rivalland et al. (2003).

I. 4. 1. 5 Forçage atmosphérique

La majeure partie des paramètres climatiques utiles au modèle ISBA était disponible dans la base de données EUROFLUX fournie par l'INRA de Nancy.

Les valeurs manquantes ou aberrantes de température et d'humidité spécifique (respectivement, 0.1 et 1 %) ont été remplacées par les mesures équivalentes de la station automatique Météo-France la plus proche (Nancy – 48°58'N, 5°96'E) avec laquelle une bonne corrélation dans les mesures a été établie (coefficient de corrélation r^2 de 0.96 sur la température

de l'air). Les valeurs manquantes de vitesse horizontale de vent (seulement 0.8 %) et de concentration atmosphérique en CO₂ (2 %) ont été remplacées par une valeur moyenne annuelle. Seul le rayonnement de grande longueur d'onde descendant, non mesuré sur le site, a dû être recomposé complètement. Pour cela, nous avons utilisé la formule de Staley et Jurica (1972) déjà utilisée par Calvet *et al.* (1999) sur MUREX :

$$R_{at} = \left\{ \sigma_c + 0.67 \times (1 - \sigma_c) (1670 q_a)^{0.08} \right\} \sigma T_a^4 \quad (\text{III-25})$$

où le facteur entre crochets est la paramétrisation de l'émissivité de l'air proposée pour un ciel clair ($\sigma_c = 0$) avec σ_c la fraction de couverture nuageuse de la station Météo-France de Nancy.

Ce forçage de grande longueur d'onde reste sensible à l'estimation de fraction de couverture nuageuse qui varie de 1 à 8 et reste suggestive. Toutefois, ce forçage permet de reproduire fidèlement le rayonnement net sur le site (*cf.* § validation).

Deux ans de forçage continu, sur les années 1997 et 1998, ont ainsi été mis en place pour tester le modèle.

I. 4. 2 "Le Bray" – Pin maritime

Dans le domaine des échanges avec l'atmosphère, la forêt landaise a fait l'objet depuis une dizaine d'années d'une attention soutenue de la part de la communauté scientifique. A la suite des premières expériences comme ATILA (Lopez *et al.*, 1988), dévolue aux émissions de composés volatils, et HAPEX-MOBILHY (Gash *et al.*, 1989), consacrée aux bilans énergétiques et hydriques, un site atelier (site du Bray) a été aménagé en 1988. Depuis, de nombreux équipements y ont été installés, et les flux d'énergie et de CO₂ y sont mesurés en continu depuis 1996, dans le cadre du programme EUROFLUX. Le site est sous la responsabilité de l'INRA de Bordeaux (unité de bioclimatologie).

I. 4. 2. 1 Site

Le site dit "Le Bray" est une parcelle de 16 ha de Pin maritime (*Pinus pinaster*) cultivée en forêt des Landes de Gascogne. Ce site est situé à 20 km au sud-ouest de la ville de Bordeaux (44°42'N, 0°46'W), à une altitude de 62 m. Au moment de l'acquisition des mesures utilisées dans cette étude, les pins étaient âgés de 28 ans (1998). Le sol de la parcelle d'étude est recouvert d'un sous-bois herbacé essentiellement (90 % de l'indice foliaire), composé de molinie (*Molinia coerulea* L. Moench). Le sous-bois de molinie est caractéristique de la lande humide, sa hauteur varie entre 0 et 1 m selon la saison.

I. 4. 2. 2 Climat et microclimat

Le climat du site est doux et humide, caractéristique des climats de type océanique. La moyenne annuelle des températures est de 12.5°C et 930 mm pour les précipitations (moyenne climatique entre 1951 et 1990). Les précipitations se répartissent toute l'année avec des maxima en automne et en hiver (Figure III-9).

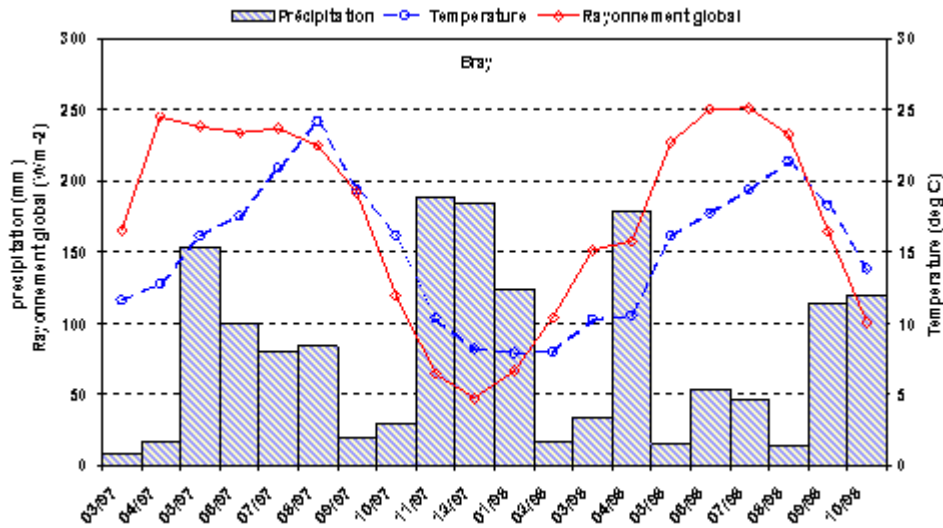


Figure III-9 : Évolution des variables climatiques moyennées du site du "Bray" sur la période d'étude: précipitations (mm), température (°C) et rayonnement global ($W m^{-2}$).

Sur le site, une tour de 40 m est venue remplacer en 1998 la précédente tour de 25 m. Les mesures de flux turbulents et radiatifs dont nous avons disposé ont été acquises à 25 m sur la première tour. Les flux turbulents sont mesurés par la méthode des corrélations. Le vent, sa direction et la température de l'air sont mesurés à l'aide d'un anémomètre sonique à trois composantes (Solent R2, Gill). Les teneurs en CO_2 et vapeur d'eau sont mesurées à l'aide d'un analyseur spectrométrique rapide (LICOR 6262). Toutes les procédures d'acquisition, de traitement et de correction des données sont décrites en détail dans Aubinet *et al.* (2000). En complément, un certain nombre de mesures pour estimer les termes de stockage ont été faites (Ogée *et al.*, 2001). Comme on peut le constater Figure III-10, la corrélation est très bonne entre rayonnement net et somme des flux turbulents, de conduction et de stockage de chaleur dans la végétation. Le bilan énergétique est fermé à 88 % en 1997 et 78 % en 1998. En hiver, le défaut sur la fermeture du bilan est plus important qu'en été (Berbigier *et al.*, 2001), ce qui a été retrouvé pour la plupart des sites EUROFLUX.

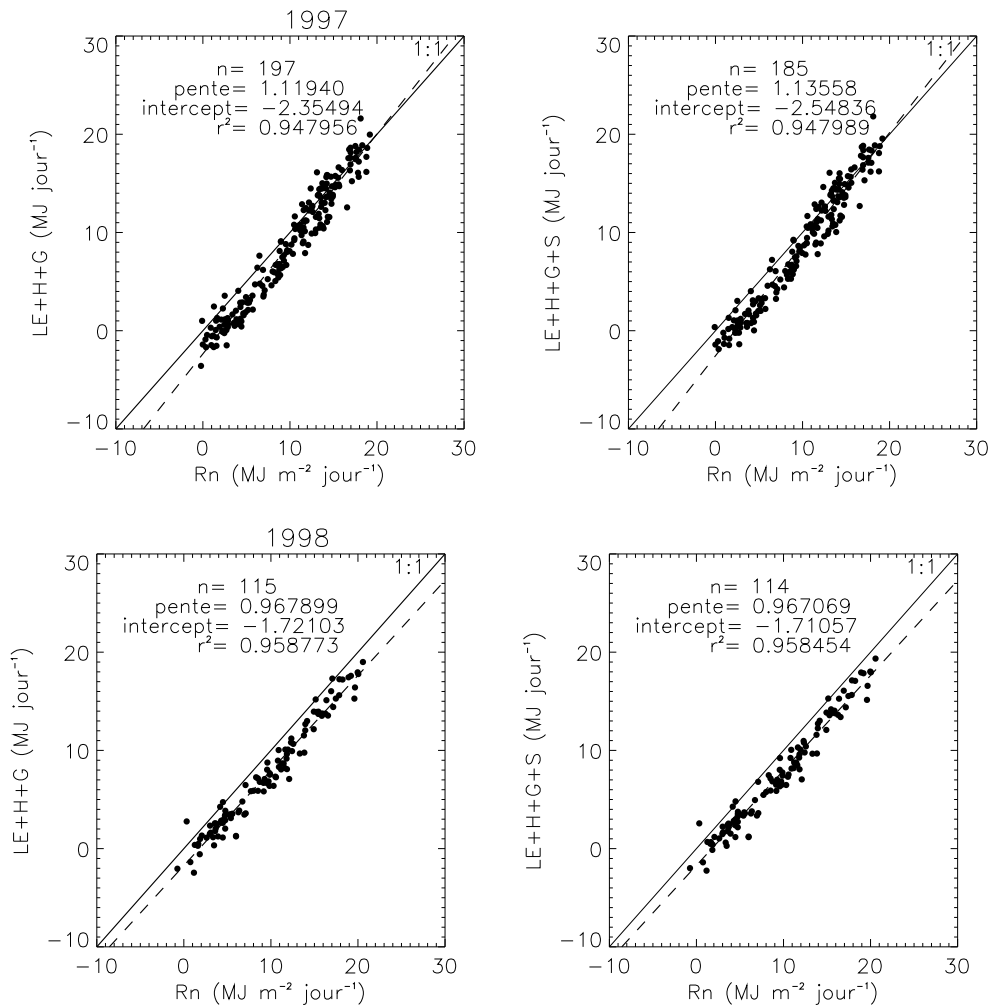


Figure III-10 : Fermeture journalière du bilan énergétique mesuré sur le site du Bray – pour les années 1997 et 1998. Les journées considérées sur cette figure sont les journées où 75% minimum des données étaient disponibles. H: chaleur sensible, LE: chaleur latente, G: stockage dans le sol, S: stockage dans l'air et la végétation, Rn: le rayonnement net.

Le forçage atmosphérique complet était disponible pour la période de mars 1997 à novembre 1998 et a fait l'objet d'un travail de correction (Ogée *et al.*, 2001).

I. 4. 2. 3 Végétation

Le pin maritime ou pin des Landes est l'arbre caractéristique du massif forestier des Landes, dans le sud-ouest de la France. Implanté dans cette région depuis l'antiquité, ce résineux fut cultivé de manière intensive à partir du milieu du XIX^{ème} siècle afin d'enrayer le phénomène d'ensablement des côtes landaises et d'assainir les zones marécageuses. Aujourd'hui, il recouvre près de 1 000 000 ha et constitue l'une des essences forestières les plus importantes de France.

Le site du Bray, représentatif de la lande humide, est caractérisé par ses deux strates de végétation : la strate arborescente et la strate herbacée.

◇ Les pins maritimes alignés en rangs réguliers espacés de 4 m sont issus d'un semis de 1970. L'indice foliaire du pin est au maximum de 3 m² m⁻² (Diawara *et al.*, 1991).

◇ La molinie est une graminée à rhizome dont le cycle annuel végétatif comprend : une phase de développement, une phase de reproduction (montaison, floraison, épiaison) à laquelle succède la fanaison automnale. Cette herbacée est annuelle et développe une surface foliaire de $1.45 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ à la fin de l'été. Du point de vue énergétique, le sous-bois prend une part non négligeable dans le bilan du couvert. Tandis que 20 % du rayonnement net incident atteint le sous-bois, 31 % de l'évapotranspiration totale du couvert provient de la molinie (Valentini *et al.*, 2000).

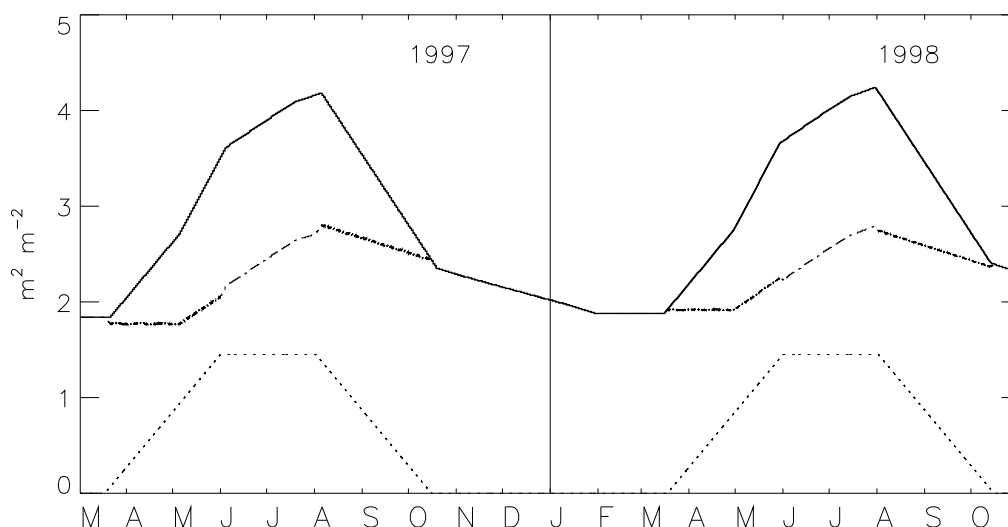


Figure III-11 : Evolution continue du LAI utilisé en forçage sur le site.
Le LAI total (trait plein) correspond à la somme du LAI du pin (trait alterné) et du LAI de la molinie (trait tiré).

Entre le sous-bois très couvrant et le pin persistant, la couverture végétale (*veg*) a été considérée égale à 100 % (Norman *et al.*, 1992). Le LAI résultant de la somme des deux couverts est compris entre $1.8 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ en hiver et $4.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ en été (Porté, 1999). La valeur maximale de LAI est atteinte en août. Durant cette période, le LAI du sous-bois représente 1/3 du LAI total (Figure III-11).

Pour construire un forçage continu du LAI du couvert incluant sous-bois et canopée, nous avons eu recours à des modèles empiriques de croissance basés sur des mesures phénologiques menées sur site entre 1988 et 1995 (Porté, 1999, Desprez-Loustau et Dupuis, 1994, Loustau et Cochard, 1991). De tels modèles fonctionnent à une échelle journalière avec comme paramètres clés, la date d'émergence des feuilles de l'année, et sont calibrés sur les sites d'étude. (*cf* Annexes A1). Ces modèles utilisés avec une paramétrisation propre au site permettent de reproduire de façon synthétique mais réaliste l'amplitude et la dynamique du LAI du sous-bois et du pin maritime. La somme de ces deux surfaces foliaire a constitué le LAI de forçage utilisé pour le site (Figure III-11).

Symboles	Définition	Valeurs	Source
h	Hauteur moyenne de la végétation	18 m	Mesures (Berbigier <i>et al.</i> , 2001)
veg	Couverture de la végétation	100 %	Prescrit
α	Albédo	0.11	Mesures (Berbigier <i>et al.</i> , 2001)
ε_s	Emissivité	0.98	Prescrit
C_v	Coefficient thermique	$1.2 \times 10^{-5} \text{ K m}^{-2} \text{ J}^{-1}$	Calibré
z_0	Longueur de rugosité	2.0 m	Mesures (Ogée <i>et al.</i> , 2003)
$\ln(z_0/z_{0h})$	Terme de kB^{-1}	3	Mesures (Lagouarde <i>et al.</i> , 1994)
d	Hauteur de déplacement	16.6 m	Mesures (Ogée <i>et al.</i> , 2003)
LAI_{min}	LAI minimum	$0.3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$	Prescrit

Figure III-12 : paramètres de végétation propres au site du Bray

L'albédo dans le visible du site a été évalué par Berbigier *et al.* (2001), égal en moyenne à 0.11, avec une amplitude saisonnière allant de 0.1 au printemps à 0.14 en hiver.

Les hauteurs de déplacement et longueurs de rugosité ont été estimées par Ogée *et al.* (2003), respectivement à 16.6 m et 2.0 m.

I. 4. 2. 4 Sol et contenu en eau

Le sol de la parcelle du Bray est commun à la "lande humide", unité écologique régionale caractérisée par :

- un sol sableux (98 %) de type podzol humique, cendreux et acide (horizon A1),
- une couche de sable indurée appelé "alios" et située entre 0.3 et 0.8 m de profondeur (horizon Bh) (El Hadj Moussa, 1996). Cette couche est le résultat d'une longue accumulation et cimentation de sesquioxydes métalliques amorphes. Cet alios limite physiquement et chimiquement l'extension en profondeur de racines des végétaux, et représente, par sa texture compacte, un frein au drainage gravitaire (Ogée et Brunet, 2002).
- Une nappe phréatique dont la profondeur fluctue annuellement entre 0 et 1.5 m, ce qui donne au sol ses caractéristiques hydromorphes (sol riche en eau et en oxydes de fer réduits).

Des fossés de drainage situés autour de la parcelle constituent la seule installation culturale. Ils permettent d'éviter la formation de zones marécageuses (Figure III-13), du fait du faible relief et d'un drainage gravitaire freiné par l'alios.

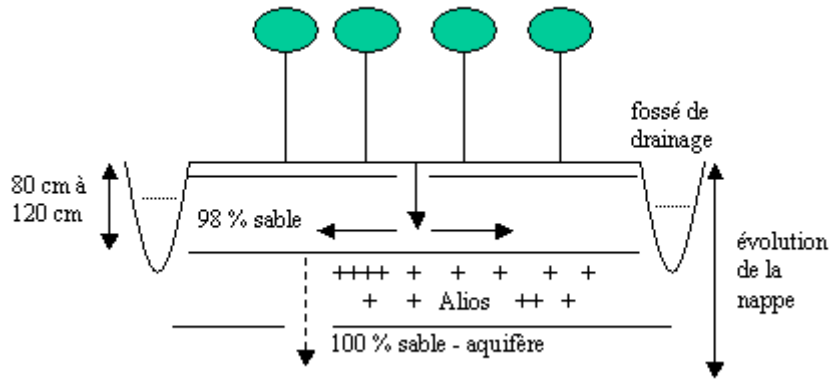


Figure III-13 : schéma simplifié des écoulements de drainage sur le site.

Les mesures de profil d'humidité, au-dessus de la couche d'aliôs, ont été réalisées entre 0.05 m et 0.8 m de profondeur, à l'aide de sondes à neutrons puis avec des guides de type TDR (Time Domain Reflectometer) (Figure III-15). Pour plus de détails, se référer à Ogée (2000).

On peut constater Figure III-14 et Figure III-15 que le contenu en eau du sol varie dans une gamme d'amplitude maximale et généralement dans tout le profil en même temps. Du fait de la faible conductivité hydraulique de la couche d'aliôs qui réduit fortement le drainage vertical (Ogée et Brunet, 2002), le contenu en eau du sol mesuré excède la capacité au champ en hiver et en automne, pour quasiment atteindre la saturation. A la fin de l'été, malgré une réserve utile de 115 mm, le contenu en eau du sol descend pratiquement au point de flétrissement.

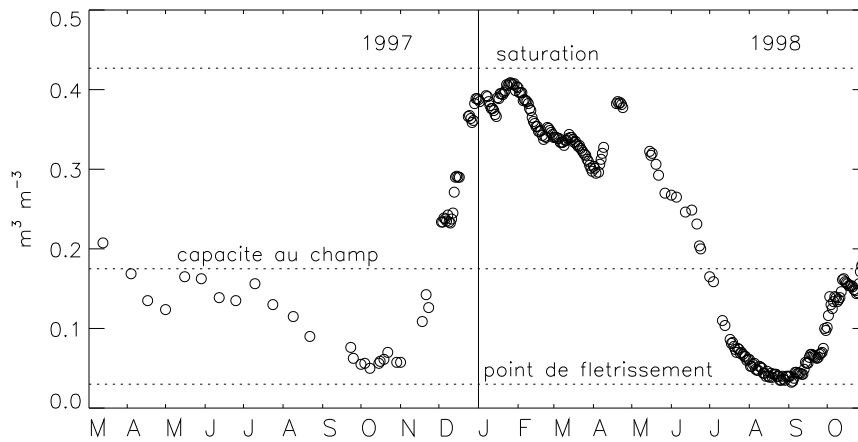


Figure III-14 : évolution volumique du stock hydrique pendant l'année 1997-1998. Mesures par sondes à neutrons et TDR sur 0.80 m.

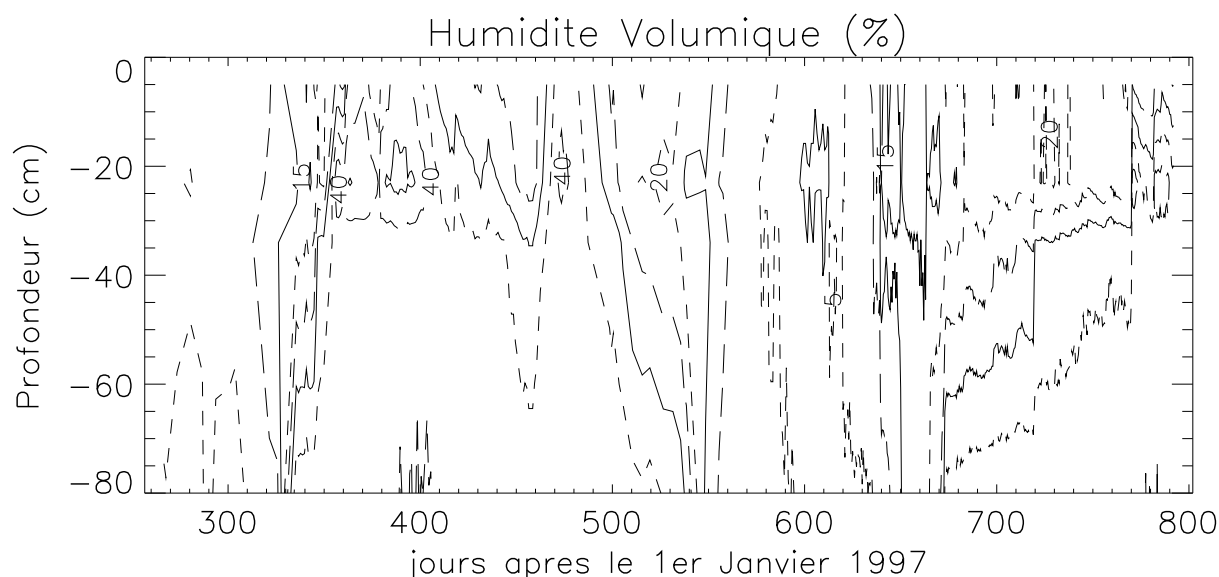


Figure III-15 : Évolution de l'humidité volumique sur les 80 cm de sol pour les années 1997-1999. On constate une forte évolution temporelle du contenu en eau volumique notamment au printemps avec un fort assèchement, ainsi qu'en hiver avec une forte réhumectation.

Une grande part des paramètres caractéristiques du sol du Bray ont été imposés au modèle et sont référencés Tableau III-3. La réserve utile du sol, en considérant une profondeur de 0.8 m, est relativement faible, soit 112 mm, mais atteint 320 mm si l'on considère la réserve jusqu'à la saturation.

Symboles	Définition	Valeurs	Source
d_2	Profondeur racinaire	0.8 m	Mesures (Ogée <i>et al.</i> , 2003)
$CLAY$	Fraction d'argile	2 %	Mesures (Ogée <i>et al.</i> , 2003)
$SAND$	Fraction de sable	98 %	Mesures (Ogée <i>et al.</i> , 2003)
w_{wilt}	Point de flétrissement	$0.03 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	Mesures (Loustau <i>et al.</i> , 1990)
w_{fc}	Capacité au champ	$0.17 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	Mesures (Loustau <i>et al.</i> , 1990)
w_{sat}	Porosité	$0.43 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	Mesures (Berbigier <i>et al.</i> , 2001)
C_3	Coefficient de drainage	0.012	Calibré (Ogée et Brunet, 2002)

Tableau III-3 : Paramètres caractéristiques du sol du Bray utilisés dans les différentes simulations d'ISBA.

I. 4. 3 Forêt de "Loobos" – Pin sylvestre

I. 4. 3. 1 *PILPS-C1*

Le travail mené sur le site de Loobos a été réalisé dans le cadre du programme d'intercomparaison *PILPS* (Project for Inter-comparison of Land Surface Parameterisation Schemes) organisé par le GLASS (Henderson-Sellers *et al.*, 1993). La première intercomparaison spécifique au cycle du carbone *PILPS-C1* a été menée par le LSCE (CNRS Paris) sous la responsabilité de Nicolas Viovy. Le site choisi de Loobos aux Pays-Bas fait partie du réseau CARBOEUROPE / EUROFLUX et a été spécialement choisi pour pouvoir effectuer des simulations de 100 ans avec la possibilité de comparer un certain nombre de composantes du bilan carboné à travers le siècle.

Toutes les références concernant l'expérience sont disponibles sous l'url suivante : <http://hydro.iis.u-tokyo.ac.jp/GLASS/Doc/2002/pilpsc1-galss.pdf>

Les résultats et les détails de l'expérience seront discutés §V.

I. 4. 3. 2 *Site*

Le site (52°10'00"N / 5°44'38"E) est situé aux Pays-Bas. Il est représentatif d'une forêt tempérée de conifères : pins sylvestres (*Pinus sylvestris*). La forêt possède un sous-bois herbeux (*Deschampsia flexuosa*) qui peut atteindre 50 cm (Dolman *et al.*, 2002), négligeable d'un point de vue hydrique et énergétique (10 % seulement du rayonnement incident atteignent le sous-bois, E. Moors communication personnelle). Historiquement, les pins sylvestres ont été plantés sur ce site au début du 20ème siècle sur des dunes de sable dans le but de les fixer, ce qui explique les caractéristiques sableuses de texture du sol. Selon Dolman *et al.* (2002), l'horizon organique qui s'est accumulé depuis la plantation est de l'ordre de 10 cm (humus podzol).

I. 4. 3. 3 *Climat*

Le climat du site est plutôt froid et humide avec une température moyenne de 10°C et un régime hydrique de 800 mm/an. Comme on peut le constater Figure III-16, les précipitations sont réparties uniformément sur l'année, avec toutefois un hiver 1998 plus arrosé que la normale.

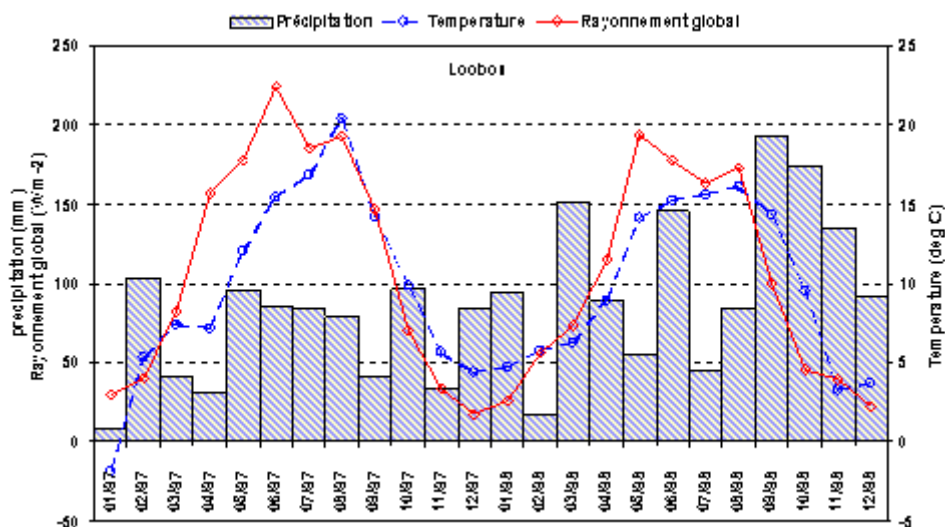


Figure III-16 : Évolution des variables climatiques moyennées du site de "Loobos" sur la période d'étude: précipitation (mm), température (°C) et rayonnement global (W m⁻²).

I. 4. 3. 4 Végétation

Le Pin sylvestre est une essence rustique, pionnière et de pleine lumière, elle est particulièrement utilisée pour les reboisements sur sols peu fertiles, car elle s'accommode de conditions de sol médiocres et affectionne les terrains siliceux comme celui du site de Loobos.

La végétation du site est composée de pins sylvestres d'une centaine d'année et d'un sous-bois herbacé de *Deschampsia flexuosa*.

Le nombre restreint des paramètres de surface fournis aux participants de l'exercice d'intercomparaison, devait placer chaque modélisateur dans une configuration de simulation à grande échelle. La plupart des paramètres de végétation ont donc été prescrits avec une connaissance à priori limitée.

Le *LAI* faisant évidemment parti des paramètres non disponibles dans la première phase, nous avons utilisé la base de référence ECOCLIMAP (Masson *et al.*, 2002) du CNRM, pour y extraire l'évolution du *LAI* correspondant à la classe de végétation du site : forêt tempérée de conifères. Ce forçage présenté Figure III-17, sera appliqué aux 2 années (1997-1998).

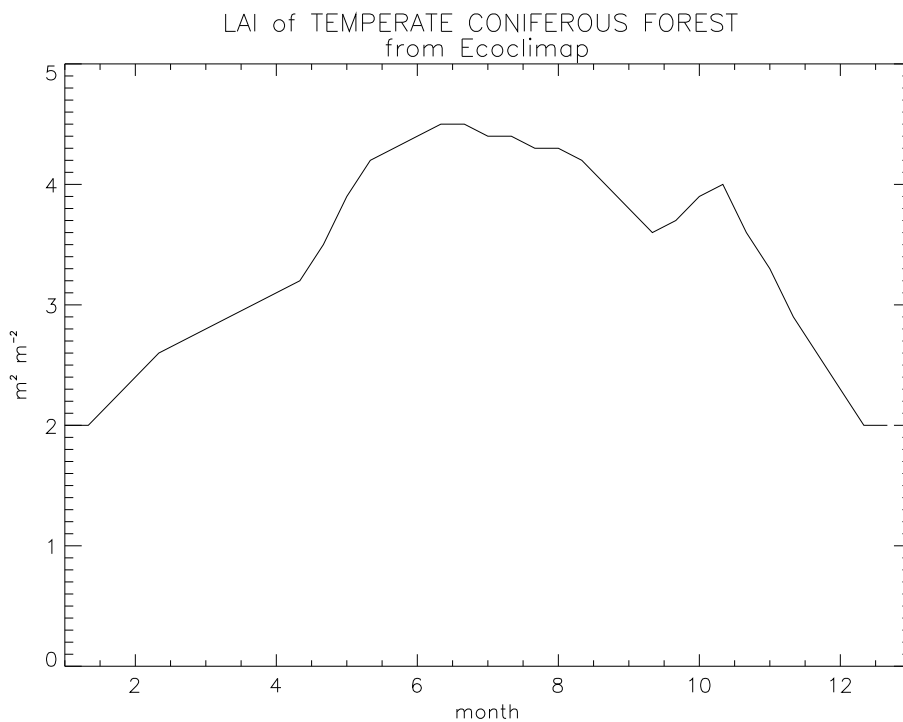


Figure III-17 : évolution annuelle du LAI de la classe "forêt de conifère tempérée" extraite de la base ECOCLIMAP (Masson *et al.*, 2002).

Les paramètres décrivant la surface dans ISBA ont été trouvés dans la littérature ou prescrits sur la base d'expériences passées. Le Tableau III-4 reprend ces différents paramètres et leurs références.

Symboles	Définition	Valeurs	Source
h	Hauteur moyenne de la végétation	15.1 m	Dolman et al., (2002)
veg	Couverture de la végétation	100 %	Prescrit
α	Albédo	0.11	Berbigier <i>et al.</i> , (2001)
ε_s	Emissivité	0.98	Prescrit
C_v	Coefficient thermique	$1.2 \times 10^{-5} \text{ K m}^{-2} \text{ J}^{-1}$	Delire et al., (1997)
z_0	Longueur de rugosité	1.5 m	Dolman et al., (1998)
$\ln(z_0/z_{0h})$	Terme de kB^{-1}	3	Lagouarde <i>et al.</i> , (1994)
d	Hauteur de déplacement	8.1 m	Steenveld, (2002)
LAI_{min}	LAI minimum	$1.0 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$	Prescrit

Tableau III-4 : Paramètres de surface utilisés dans ISBA pour l'exercice d'intercomparaison de modèles PILPS-C1, sur le site de Loobos.

Concernant les paramètres de végétation propres au modèle ISBA-*standard* et *A-g_s*, nous sommes basés sur les valeurs utilisées dans les travaux les plus récents sur l'essence forestière que nous supposons se rapprocher le plus du pin sylvestre : le pin maritime. Le Tableau III-5 détaille ces paramètres.

ISBA standard

Résistance stomatique minimale	$R_{s_{min}}$	$150. \text{ s m}^{-1}$	Hapex Landes
--------------------------------	---------------	-------------------------	--------------

ISBA-A-g_s ligneux stress défensif

Conductance mésophyllienne à 25°C	$g_m^*(25^\circ\text{C})$	0.81 mm s^{-1}	Tableau II-6
Optimum du rapport C_s/C_i	f_0^*	0.7	Eq. (II-14)
Déficit de saturation maximum	D_{max}	$100. \text{ g kg}^{-1}$	Calvet et al., 2003
Fraction de réserve utile critique	θ_c	0.01	Rivalland et al., 2003
Conductance cuticulaire	g_c	0.05 mm s^{-1}	Calvet, 2000

Tableau III-5 : Paramètres de végétation dans ISBA-*standard* et *A-g_s*.

Le pin sylvestre a été considéré, dans la paramétrisation *A-g_s*, comme répondant à la stratégie défensive au même titre que le pin maritime.

I. 4. 3. 5 Sol

Les paramètres principaux de texture du sol ont été proposés dans la fiche du programme PILPS-C1 de façon à ce que tous les participants aient les mêmes conditions de sol. Le Tableau III-6 résume ces paramètres.

Symboles	Définition	Valeurs	Référence
d_2	Profondeur racinaire	3 m	PILPS-C1
CLAY	Fraction d'argile	1 %	PILPS-C1
SAND	Fraction de sable	56 %	PILPS-C1
w_{wilt}	Point de flétrissement	$0.04 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	ISBA
w_{fc}	Capacité au champ	$0.09 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	ISBA
w_{sat}	Porosité	$0.4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$	ISBA
C_3	Coefficient de drainage	5.327	ISBA

Tableau III-6 : Paramètres décrivant le sol utilisés dans ISBA pour l'exercice d'intercomparaison de modèles PILPS-C1, sur le site de Loobos

I. 4. 3. 6 Bilan énergétique

La relation entre les mesures de flux de chaleur latente, de flux de chaleur sensible, du stockage dans l'air, la végétation et le sol d'une part et le rayonnement net de l'autre est bonne ($r^2=0.83$, Figure III-18). La somme $H+LE+G+S$ correspond en 1997 à 81% de celle R_n . La fermeture du bilan énergétique sur ce site est tout à fait comparable à celle obtenue sur la plupart des sites du réseau EUROFLUX.

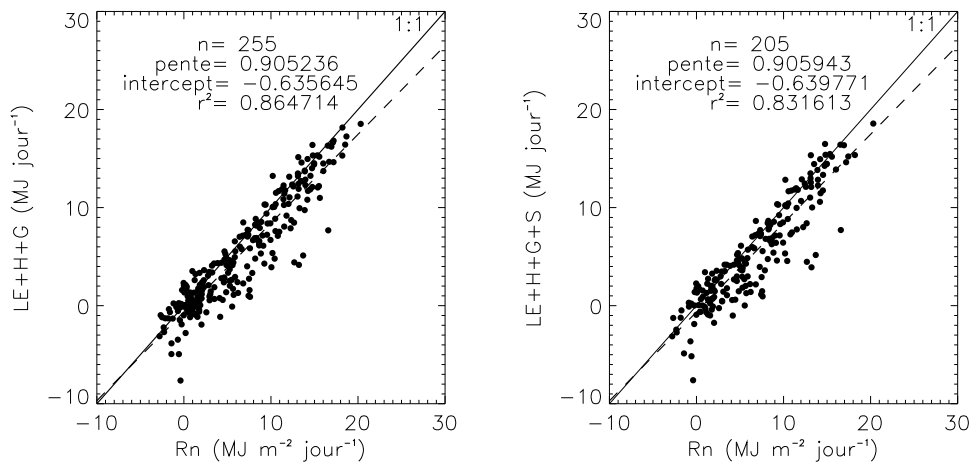


Figure III-18 : Fermeture journalière du bilan énergétique mesuré sur le site de Loobos - année 1997. Les journées considérées sur cette figure sont les journées où 75% minimum des données étaient disponibles. H le flux de chaleur sensible, LE le flux de chaleur latente, G le stockage dans le sol et S le stockage dans l'air et la végétation, R_n le rayonnement net.

I. 4. 4 Synthèse

Le Tableau III-7 reprend de façon résumée les caractéristiques des trois sites précédemment détaillés dans ce travail.

Site	Le Bray Bordeaux - France	Hesse Sarrebouurg - France	Loobos - Pays-Bas
Localisation	(44°42'N, 0°46'W)	(48°40'N, 7°05'E)	(52°10'N, 5°44'38"E)
Altitude	62 m	300 m	25 m
Climat	Océanique	Tempéré - continental	Tempéré
Précipitation moyenne	900 mm	820 mm	800 mm
Température moyenne	13.5°C	9.2°C	10.3°C
Type de végétation	Pin maritime (<i>Pinus Pinaster</i> Aït) / Molinie (<i>Molinia coerulea</i> L. Moench)	Hêtre (<i>Fagus sylvatica</i> L.), (<i>Quercus petraea</i> Matt., <i>Carpinus betulus</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth)	Pin sylvestre (<i>Pinus sylvestris</i>) / Canche flexueuse (<i>Deschampsia flexuosa</i> L.)
Hauteur de végétation	18-19 m / 0.7 m	12.7 m	14 m / 0.5 m
Age	30 ans / annuelle	30 ans	80 ans / annuelle
LAI (min./max.)	1.8 / 2.8 m ² m ⁻² 0 / 1.45 m ² m ⁻²	0 / 6.9 m ² m ⁻²	1.9 / 2.2 m ² m ⁻² 0 / 1.1 m ² m ⁻²
Densité	600 arbres / ha ⁻¹	4000 arbres / ha ⁻¹	620 arbres / ha ⁻¹
Type de sol	Podzolique sableux - humus	Terreau argilo-limoneux	Podzolique sableux - humus
Profondeur d'enracinement	0.8 m	1.6 m	0.5 m Fonction topographie
Années de mesures	1997 - 1998	1997 - 1998	1997 - 1998
Particularités	Nappe phréatique affleurante en hiver, présence de l'alias	Sol drainant en surface	Anciennes dunes de sable

Tableau III-7 : Caractéristiques principales des sites.

II Application à la forêt de Hesse

Cette section présente l'application du modèle ISBA- $A-g_s$ incluant la paramétrisation du stress hydrique à un couvert de feuillus tempérés : la forêt de Hesse.

II.1 Critères statistiques

Plusieurs critères statistiques sont utilisés pour quantifier les performances d'un modèle : le biais moyen (ϵ_B), l'écart quadratique moyen (ϵ_{RMS}), le carré du coefficient de corrélation (ϵ_{r2}) et le critère de Nash (ou "efficacité" du modèle ϵ_E), respectivement (III-26) à (III-29).

$$\epsilon_B(X) = \frac{\sum_i^{Nobs} (x_{i\text{sim}} - x_{i\text{obs}})}{N_{obs}} \quad (\text{III-26})$$

$$\epsilon_{RMS}(X) = \sqrt{\frac{\sum_i^{Nobs} (x_{i\text{obs}} - x_{i\text{sim}})^2}{N_{obs}}} \quad (\text{III-27})$$

$$\epsilon_{r2}(X) = \frac{\left(\frac{1}{N_{obs}} \sum_i^{Nobs} x_{i\text{sim}} \cdot x_{i\text{obs}} \right) - \bar{x}_{i\text{sim}} \cdot \bar{x}_{i\text{obs}}}{\frac{1}{N_{obs}} \left(\sum_i^{Nobs} (x_{i\text{obs}} - \bar{x}_{i\text{obs}}) \cdot \sum_i^{Nobs} (x_{i\text{sim}} - \bar{x}_{i\text{sim}}) \right)} \quad (\text{III-28})$$

$$\epsilon_E(X) = 1 - \frac{\sum_i^{Nobs} (x_{i\text{obs}} - x_{i\text{sim}})^2}{\sum_i^{Nobs} (x_{i\text{obs}} - \bar{x}_{i\text{obs}})^2} \quad (\text{III-29})$$

Où x_i représente la valeur observée (*obs.*) ou simulée (*sim*) au temps i du champ X et N_{obs} le nombre de pas de temps pris en compte. Pour le critère de Nash, une valeur proche de 1 correspond à des simulations identiques aux observations, et des valeurs négatives indiquent que le modèle n'est pas en mesure de quantifier correctement le processus étudié.

Par la suite, dans notre démarche d'étalonnage des paramètres du modèle, nous serons amenés à utiliser la fonction coût précédemment employée par Calvet *et al.* (1998a) et définie comme suit :

$$\epsilon_{RMS}(X_1, X_2, \dots, X_n) = \frac{\sum_{i=1}^n \epsilon_{RMS}(X_i)}{n} \quad (\text{III-30})$$

Cette fonction coût donne un poids identique aux différents champs X_n .

Note : Le traitement des simulations et des observations ainsi que l'ensemble des optimisations des paramètres du modèle, les tracés et le calcul des scores, ont été réalisés avec le logiciel PV-WAVE (Visual Numerics) sous environnement UNIX.

II. 2 Etalonnage

L'objet de cette section est de présenter les différentes démarches d'ajustement des paramètres du modèle, afin de pouvoir prétendre à la meilleure simulation par le modèle des flux de surface comparée aux observations in situ. Cette démarche est connue de tous les modélisateurs *TSVA* et s'appuie en grande part sur la confiance que l'on accorde aux mesures. Les paramètres sont souvent ajustés dans un ordre bien précis et des itérations sur les optimisations sont souvent indispensables du fait des fortes interactions entre les paramètres clef de la surface.

II. 2. 1 Bilan hydrique

La modélisation de l'état de surface passe par une bonne estimation du bilan hydrique du sol et de la végétation. En effet, comme nous l'avons vu dans la section concernant le stress hydrique, l'état hydrique du sol va conditionner en partie l'intensité des échanges d'énergie et de masse entre la surface et l'atmosphère (*cf.* Chap. II). Un assèchement du réservoir de sol va se traduire par un stress de la végétation et un changement dans le comportement vis-à-vis de l'évaporation et de la photosynthèse (Arnoeth *et al.*, 1998). Ces changements vont entraîner également, une modification dans l'estimation de la température de surface, et vont donc modifier la répartition de l'énergie en surface, notamment le stockage de chaleur par conduction et le flux de chaleur sensible.

Dans le cas du site de Hesse, nous disposions a priori de mesures de l'évolution du contenu en eau du sol et des informations sur la texture de celui-ci. Les valeurs caractéristiques du sol ont donc été imposées au modèle (Tableau III-2) afin de reproduire le plus fidèlement possible les observations de terrain. L'épaisseur de sol (ou zone racinaire) retenue correspond à la zone de plus grande évolution du contenu en eau, sa valeur est de $d_2 = 1.6$ m. La capacité au champ w_{fc} qui conditionne le drainage, et le point de flétrissement w_{wilt} qui conditionne la réserve utile, ont été imposés respectivement à 0.37 et 0.26 $m^3 m^{-3}$, en accord avec les observations (Figure III-8). Des valeurs du même ordre de grandeur auraient pu être retrouvé par ISBA (I-8) à (I-10) en supposant un sol à 60 % d'argile. Une différence entre les valeurs estimées par ISBA et les observations de terrain concernant les paramètres physiques du sol est fréquente, étant donné le caractère empirique des relations (I-8) à (I-10) données par Noilhan et Mahfouf (1996).

Notons de plus, une grande hétérogénéité spatiale dans les réserves utiles du sol allant de 130 à 185 mm selon l'emplacement pour 1.6 m de sol (Granier *et al.*, 2000a).

Le paramètre C_3 (I-7), déterminant le drainage au-dessus de la capacité au champ, a également été imposé après étalonnage, de façon à reproduire le fort drainage des 50 premiers centimètres de sol. En effet, le sol du site est riche en matière organique et se trouve très aéré par la microfaune (A. Granier, communication personnelle). Cette structure de surface poreuse, limite les dépassements du contenu en eau par rapport à la capacité au champ. Cette caractéristique de l'évolution du contenu en eau du sol est prise en compte par une augmentation du paramètre C_3 . Une valeur de 1.453 a donc été étalonnée, cette valeur est d'un ordre de grandeur supérieur à la valeur calculée par ISBA en considérant la teneur en argile du site.

La modélisation de l'interception n'a pas été modifiée par rapport à la version initiale d'ISBA (I-25) et (I-26). La contenance maximale du réservoir d'interception en période de végétation est $0.2 \times LAI$ en considérant comme c'est le cas, une couverture végétale totalement couvrante ($veg=1$). Ainsi pour un LAI maximum de $7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, le réservoir d'interception vaut $Wr_{max}=1.4 \text{ mm}$. Ce choix est en accord avec les mesures de Chassagneux et Choissel (1986) qui proposent des valeurs de réservoir d'interception pour le hêtre de $Wr_{max}=1.9 \text{ mm}$.

<i>Année</i>	<i>PP (saison)</i>	<i>E (saison)</i>	<i>E_{tr} (saison)</i>	<i>E_i (saison)</i>	<i>E_i/PP (saison)</i>	<i>Référence</i>
1996	458	338	256	116	25.3 %	Granier <i>et al.</i> , 2000a
1997	466	351	253	125	26.8 %	Granier <i>et al.</i> , 2000a
	438	376	286	90	20.5 %	ISBA-AST
	438	374	282	92	21.0 %	ISBA-LST
1998	444	313	257	107	24.1 %	Granier <i>et al.</i> , 2000a
	444	393	283	110	24.8 %	ISBA-AST
	444	366	258	108	24.3 %	ISBA-LST

Tableau III-8 : Valeurs saisonnières des termes du bilan hydrique végétation-atmosphère. La saison correspond à la période de végétation et est définie à compter du débourrement (2 mai) jusqu'à la perte totale des feuilles (27 octobre). Sont présentées les valeurs mesurées par Granier *et al.* (2000a) et simulés par le modèle ISBA-A-gs en mode végétation LAI prescrit (AST) et dynamique (LST) des cumuls en millimètres des précipitations (PP), de l'évapotranspiration (E), de transpiration (E_{tr}) et d'évaporation de l'interception par le feuillage (E_i). Les valeurs E_{tr} et E_i observées, sont issues respectivement de mesures de flux de sève et de mesures EC. Le rapport E_i/PP représente le pourcentage d'eau précipitée interceptée par la végétation.

II. 2. 2 Paramètres de végétation

Un nombre limité de paramètres sont utiles à la description de la surface pour établir une simulation avec ISBA-*standard* ou ISBA-A-gs. Ces paramètres s'ils ne sont pas connus a priori nécessitent d'être déterminés. Cette détermination est généralement le résultat d'une optimisation visant à réduire un critère statistique choisi dont le but est toujours de se rapprocher des observations disponibles. L'objet de cette section est la détermination des principaux paramètres caractérisant la végétation du site de Hesse.

II. 2. 2. 1 Résistance stomatique minimale : Rs_{min}

Le paramètre de résistance stomatique minimale Rs_{min} est le principal paramètre à étalonner dans la version standard du modèle. Ce paramètre bien connu est bien référencé, cependant un étalonnage de sa valeur est indispensable dans une étude ponctuelle. Pour cela, on utilise la fonction de coût (III-30) utilisée dans la plupart des études de cas pour ajuster ISBA (Calvet *et al.* 1999 ; Calvet *et al.* 1998a). Nous minimisons la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$: cette fonction fournit un minimum absolu qui définit la valeur de Rs_{min} propre au type de couvert du site. La Figure III-19 présente les résultats de l'optimisation. Une valeur de 315 s m^{-1} a été trouvée dans le cas de Hesse. Notons que cette valeur est plutôt grande par rapport aux valeurs habituellement associées aux couverts forestiers.

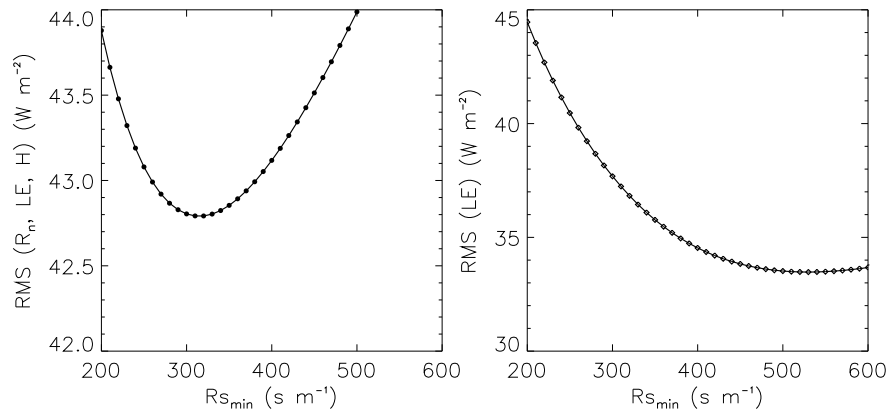


Figure III-19 : Résultats de l'optimisation du paramètre de résistance stomatique minimale dans la version ISBA-standard. Les résultats présentent les valeurs de $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$ et $\epsilon_{RMS}(LE)$.

Il est intéressant de constater qu'une optimisation sur le seul critère d'évaporation $\epsilon_{RMS}(LE)$ donne des valeurs de $R_{s_{min}}$ près de deux fois plus grandes (550 s m⁻¹).

II. 2. 2. 2 Rugosité thermique : z_{0h}

Le paramètre de longueur de rugosité thermique z_{0h} est généralement associé à la longueur de rugosité dynamique au travers d'un terme sans dimension nommé kB^{-1} (I-34). Ce terme caractérise les échanges turbulents dans la couche limite de surface. Contrairement à la longueur de rugosité dynamique qui est un paramètre assez bien connu et relativement facile à évaluer à partir de la hauteur de la végétation ou du profil de vent dans la couche limite, le paramètre de rugosité thermique est plus difficile à appréhender et fait appel à des notions de turbulence à des échelles d'espace très fines. Un étalonnage de ce paramètre est une solution pratique pour en déterminer sa valeur moyenne. Pour cela, on minimise la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$. On constate au travers des résultats d'optimisation (Figure III-20) que la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$ est pilotée en grande partie par le flux de chaleur sensible H . En effet, une augmentation du rapport z_0/z_{0h} diminue le coefficient d'échange C_H (I-16) et diminue H (Giordani *et al.* 1996 ; Verhoeff *et al.* 1997).

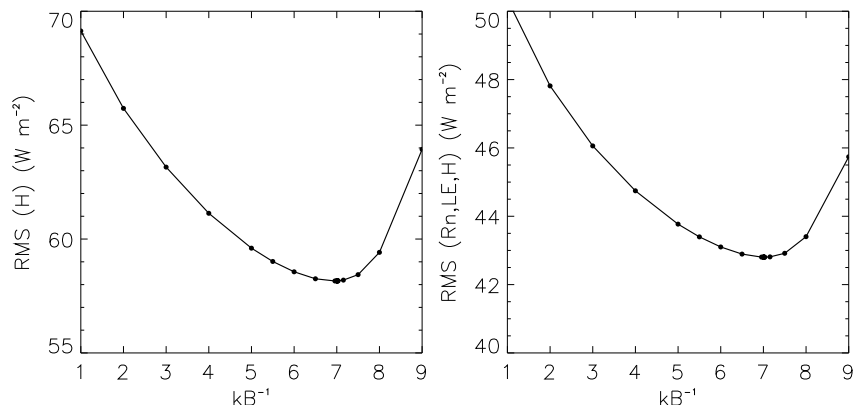


Figure III-20 : Résultats de l'optimisation du paramètre kB^{-1} . Les résultats présentent les valeurs de $\epsilon_{RMS}(H)$ et $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$.

Finalement une valeur de $kB^{-1} = 7.01$ est obtenue. En considérant une hauteur de rugosité dynamique de 1.04 m estimée à partir de la hauteur du couvert (h) par la relation empirique

$z_0 = 0.08 \times h$ (Tableau III-1), on obtient une longueur de rugosité thermique voisine du millimètre soit 9.4×10^{-4} m.

II. 2. 2. 3 Coefficient thermique de la végétation : C_v

Le coefficient thermique de la végétation prend part dans l'équation d'évolution de la température de surface (I-1). Il intervient dans le calcul du coefficient thermique de la surface C_T qui décompose la part d'inertie thermique attribuée au sol (C_g) et à la végétation (C_v) selon (I-6). Le cas d'un couvert végétal totalement couvrant comme la forêt ($veg = 1$) est particulier puisque $C_T = C_v$. Cette hypothèse forte revient à assimiler le sol et la végétation à un seul compartiment dont le coefficient thermique C_v reste constante dans le temps.

L'optimisation du paramètre C_v se fait par la minimisation de la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n-LE-H)$. Dans cette approche nous rejoignons les travaux de Delire *et al.* (1997) effectués sur un site de forêt tropicale dans le Rondônia. Nous avons préféré comparer le flux G_{isba} à la différence $Rn_{obs}-LE_{obs}-H_{obs}$, plutôt qu'à $G_{obs}+S_{obs}$ au vu des problèmes de fermeture du bilan énergétique sur le site (Figure III-4).

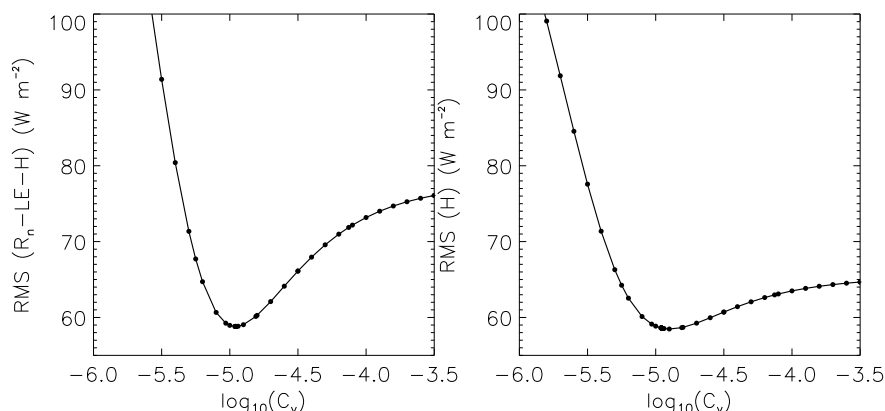


Figure III-21 : Résultats de l'optimisation du paramètre de capacité thermique de la végétation. Les résultats présentent les valeurs de $\epsilon_{RMS}(R_n-LE-H)$ et $\epsilon_{RMS}(H)$ en fonction du logarithme décimal de C_v .

Les résultats de l'optimisation présentés Figure III-21 sont très voisins de ceux obtenu par Delire *et al.* (1997). La valeur de $C_v = 1.1 \times 10^{-5} \text{ K m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ est trouvée sur Hesse, proche de la valeur de $1.2 \times 10^{-5} \text{ K m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ trouvée pour la forêt tropicale et très inférieure à la valeur de $2.5 \times 10^{-5} \text{ K m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ généralement utilisée pour la biomasse végétale.

II. 2. 2. 4 Paramètres $A-g_s$

Dans la version ISBA- $A-g_s$, en considérant une végétation imposée et le stress de type ligneux, le nombre de paramètres à ajuster est au nombre de 3.

Ces paramètres sont :

- la **conductance mésophyllienne en condition non stressée (g_m^*)**, à laquelle est associé par la relation de stress (II-14), le paramètre f_0^* ,
- la **réserve en eau extractible normalisée critique (θ_c)** qui définit le degré de sécheresse du sol à partir duquel le comportement de la végétation vis-à-vis du stress change,
- le **déficit de saturation de l'air maximum toléré par la végétation (D_{max}^*)**.

Le paramètre de conductance cuticulaire (g_c) peut également faire l'objet d'un étalonnage si aucune valeur n'est connue pour le type de couvert considéré. Dans le cas du hêtre, nous nous référons à la valeur moyenne des mesures de Kerstiens (1996) réalisées sur *Fagus sylvatica*, soit 0.05 mm s^{-1} .

Les paramètres cités ci-dessus ne sont pas connus pour le hêtre (*Fagus sylvatica*) puisqu'il ne fait pas partie de la méta-analyse (détaillée chapitre III § III). De plus, les mesures effectuées sur le site de Hesse ne comprennent pas la mesure de température de surface radiative que l'on rapproche généralement de la température de surface simulée par ISBA. Cette température de surface est essentielle pour estimer le déficit de saturation de l'air en surface équivalent à l'échelle du couvert (D_s') donné par (II-2). Cette absence nous interdit de pouvoir faire une analyse $g_s'-D_s'$ malgré l'accès aux termes de flux de surface, de température de l'air et de contenu en eau.

Une approche par optimisation classique est donc recommandée. Cependant le nombre et les rétroactions importantes entre les paramètres rendent cette optimisation plus délicate. Plusieurs itérations successives sont nécessaires pour finalement aboutir au triplet proposant la meilleure simulation. Le critère de coût utilisé est un choix important que nous allons discuter. Finalement le flux de carbone sera pris en compte et va permettre de valider le choix du jeu de paramètre $A-g_s$.

Etape 1 :

En premier lieu, déterminer le type de stress offensif ou défensif est une priorité.

Pour cela, toute la gamme des paramètres est explorée et comparée au travers des différentes fonctions coût $\epsilon_{\text{RMS}}(R_n, LE, H)$, $\epsilon_{\text{RMS}}(LE)$, $\epsilon_{\text{RMS}}(R_n, LE, H, R_n-H-LE)$. Cette première étape nous permet de déterminer le caractère **offensif** du hêtre sur le site qui donne clairement de meilleurs résultats.

Etape 2 :

La deuxième étape va consister à déterminer les valeurs des paramètres g_m^* , D_{max}^* et θ_c qui vont permettre de réaliser la meilleure simulation en terme de scores. Cette étape est itérative et a posé le problème du choix du critère de coût dans l'optimisation. En effet, les résultats d'optimisation, en considérant les critères des coûts généralement utilisés $\epsilon_{\text{RMS}}(R_n, LE, H)$, $\epsilon_{\text{RMS}}(R_n, LE, H, R_n-H-LE)$ ont abouti à des résultats très médiocres sur les flux d'évapotranspiration et de CO_2 , considérés d'intérêt principal dans ce travail. Des valeurs de g_m^* voisines de 5 mm s^{-1} sont trouvées mais débouchent sur une surestimation importante des cumuls d'évaporation et de carbone.

Une solution acceptable a finalement été trouvée en considérant les seules fonctions coût $\epsilon_{\text{RMS}}(LE)$, $\epsilon_{\text{RMS}}(F_c)$ et $\epsilon_{\text{RMS}}(LE, F_c)$. Les paramètres $A-g_s$, comme on a pu l'expliquer chapitre I et II, déterminent en premier lieu la valeur de l'assimilation brute et en second, la valeur de la conductance stomatique, elle-même directement liée à l'estimation de la transpiration de la végétation. Ainsi en toute logique, comme nous le montre l'étude de sensibilité de la Figure III-22, les résultats de simulation sur les flux LE et F_c sont fortement liés aux valeurs de g_m^* et évoluent dans le même sens. La minimisation sur ces deux flux aboutie à des valeurs très proches. Des valeurs voisines de 0.68 mm s^{-1} sont trouvées pour g_m^* en considérant une valeur θ_c optimale de 0.1 et un D_{max} de 50 g kg^{-1} .

Le fait que les minima obtenus, en considérant alternativement les fonctions coût $\epsilon_{\text{RMS}}(LE)$ et $\epsilon_{\text{RMS}}(F_c)$, soient très voisins est rassurant en terme de modélisation. En effet, ce résultat indique

que les flux F_c et LE sont étroitement liés dans le modèle et que les paramétrisations du modèle photosynthèse-respiration et transpiration sont bien ajustées et correctement couplées.

Etape 3 :

La troisième étape concerne l'ajustement des paramètres du terme de respiration de l'écosystème et doit être reprise plusieurs fois avec l'étape 2. Cet ajustement fait l'objet du prochain paragraphe.

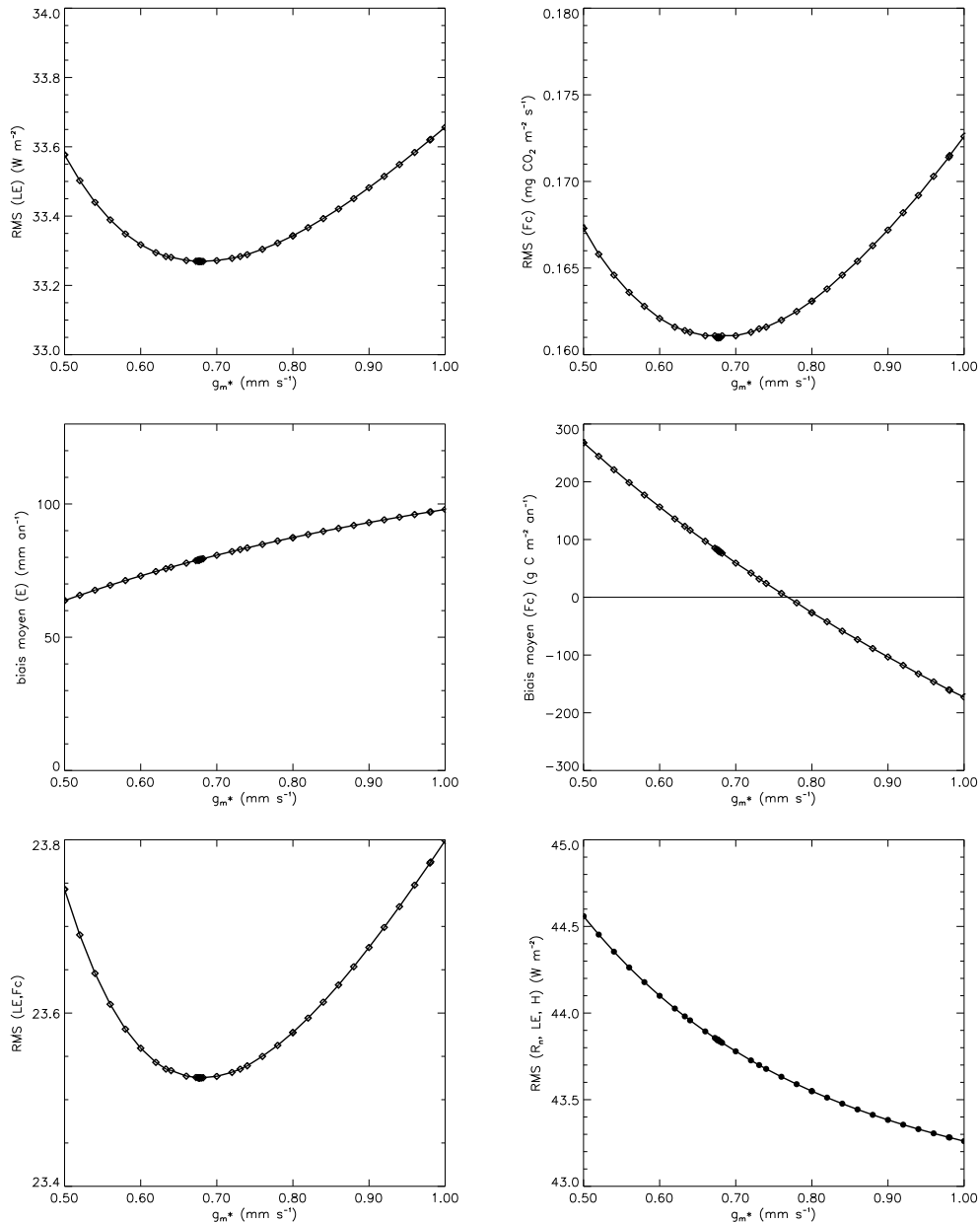


Figure III-22 : Sensibilité des résultats de simulation en terme de flux d'évaporation et de CO₂ aux variations du paramètre g_m^* . Les simulations sont réalisées avec les paramètres $A-g_s$ du Tableau III-9, autres que g_m^* . Sont présentés de gauche à droite et de haut en bas la sensibilité à g_m^* de la fonction coût $\epsilon_{RMS}(LE)$, $\epsilon_{RMS}(F_c)$, le biais annuel moyen sur LE et sur F_c , la fonction $\epsilon_{RMS}(LE, F_c)$ et $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$.

Les résultats de l'optimisation présentent un minimum absolu voisin des fonctions coût $\epsilon_{\text{RMS}}(LE)$, $\epsilon_{\text{RMS}}(F_c)$ et $\epsilon_{\text{RMS}}(LE, F_c)$. Sur la Figure III-22 sont également présentés la sensibilité des biais annuels moyens concernant le flux d'évaporation et le cumul de carbone net. On constate que, pour une valeur de g_m^* minimisant les fonctions coût $\epsilon_{\text{RMS}}(LE)$ et $\epsilon_{\text{RMS}}(F_c)$, le biais moyen sur ces flux n'est pas nul. Le flux d'évaporation est surestimé par le modèle tandis que le stockage de carbone net est sous-estimé (compte-tenu du signe inverse de F_c).

Les valeurs finalement choisies qui permettent d'estimer le mieux le cumul de carbone sont présentées Tableau III-9.

g_m^* (mm s ⁻¹)	f_0^*	D_{max}^* (g kg ⁻¹)	g_c (mm s ⁻¹)	θ_c	Type de stress
0.74	0.71	50	0.05	0.1	Offensif

Tableau III-9 : Paramètres A-g_s étalonnés sur le site de Hesse, extrait de Rivalland et al. (2003).

II. 2. 2. 5 Végétation interactive

Utiliser le modèle sans avoir à forcer la végétation au travers de la surface foliaire est l'une des motivations premières du développement de la version A-g_s d'ISBA (Calvet *et al.*, 1998b). Des tests ont permis de démontrer une amélioration des simulations hydrologiques en utilisant le modèle dans sa version végétation interactive (Voirin *et al.*, 2001). Cette version nécessite un étalonnage de deux paramètres qui vont piloter l'évolution du LAI.

Ces paramètres sont :

- **l'espérance de vie maximale τ_M ,**
- **le rapport entre biomasse "active" et LAI, α_B** (cf. chapitre I. III.7).

La méthode préconisée pour l'étalonnage des paramètres α_B et τ_M consiste à ajuster ces paramètres de façon à ce que le LAI simulé par le modèle soit le plus proche possible du LAI "standard" (Voirin *et al.*, 2001). Pour cela, nous faisons évoluer les paramètres α_B et τ_M jusqu'à minimiser la fonction coût $\epsilon_{\text{RMS}}(LAI)$. Seule une contrainte sur le LAI minimum (LAI_{min}) est requise pour tenir compte de la persistance des feuilles en conditions atmosphériques défavorables. Cette contrainte impose aussi au modèle la conservation d'un minimum de biomasse en période non-végétative afin de lui permettre de relancer la croissance dès que les conditions sont de nouveau favorables. En effet, étant donné le formalisme simple de la conversion de biomasse en surface foliaire (I-69), une biomasse ou un LAI nul annule toute assimilation nette, donc toute évolution de la végétation. Une valeur de 0.3 m² m⁻², permettant un "redémarrage" de la croissance au printemps, a été retenue dans le cas des hêtres de Hesse en accord avec les travaux de Voirin-Morel (2003).

Une gamme de valeurs de τ_M allant de 150 à 250 jours permet, en optimisant le rapport B/LAI , d'obtenir des valeurs minima de la fonction coût $\epsilon_{RMS}(LAI)$ proches. En considérant ces minima, la valeur de α_B associée à τ_M augmente dans le même sens que τ_M . Autrement dit, pour minimiser la fonction coût $\epsilon_{RMS}(LAI)$, nous pouvons considérer différentes espérances de vie τ_M , mais plus nous allons considérer une espérance de vie longue de la biomasse "active", plus le rapport entre biomasse et LAI devra être grand, nous simulerons alors des feuilles plus épaisses (Figure III-23).

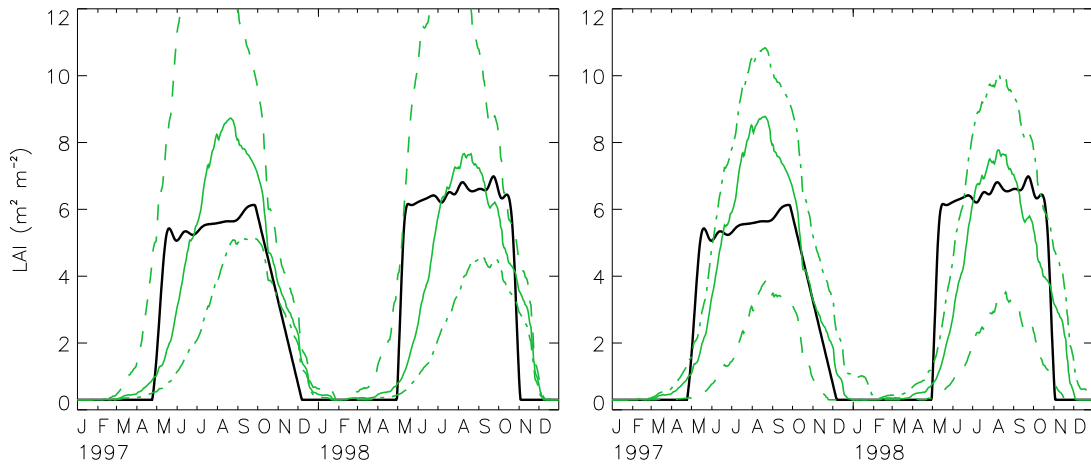


Figure III-23 : Sensibilité de la simulation du LAI dynamique aux paramètres α_B et τ_M . A gauche, pour une valeur de $\tau_M=180$ jours, trois simulations sont présentées avec des valeurs de α_B de 0.05 (trait tireté), 0.1 (trait plein) et $0.15 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ (traits alternés). A droite, pour une valeur de $\alpha_B=0.09 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ trois simulations sont présentées avec des valeurs de τ_M de 50 (traits tiretés), 150 (trait plein) et 250 jours (traits alternés).

Une valeur d'espérance de vie de 180 jours a été retenue. Elle correspond à la saison de végétation définie selon Granier *et al.* (2000b), débutant au débournement des bourgeons (premiers jours de mai) et s'achevant à la chute des feuilles (fin octobre), soit 6 mois. Les résultats de l'étalonnage de α_B , en considérant cette valeur d'espérance de vie sont présentés Figure III-24.

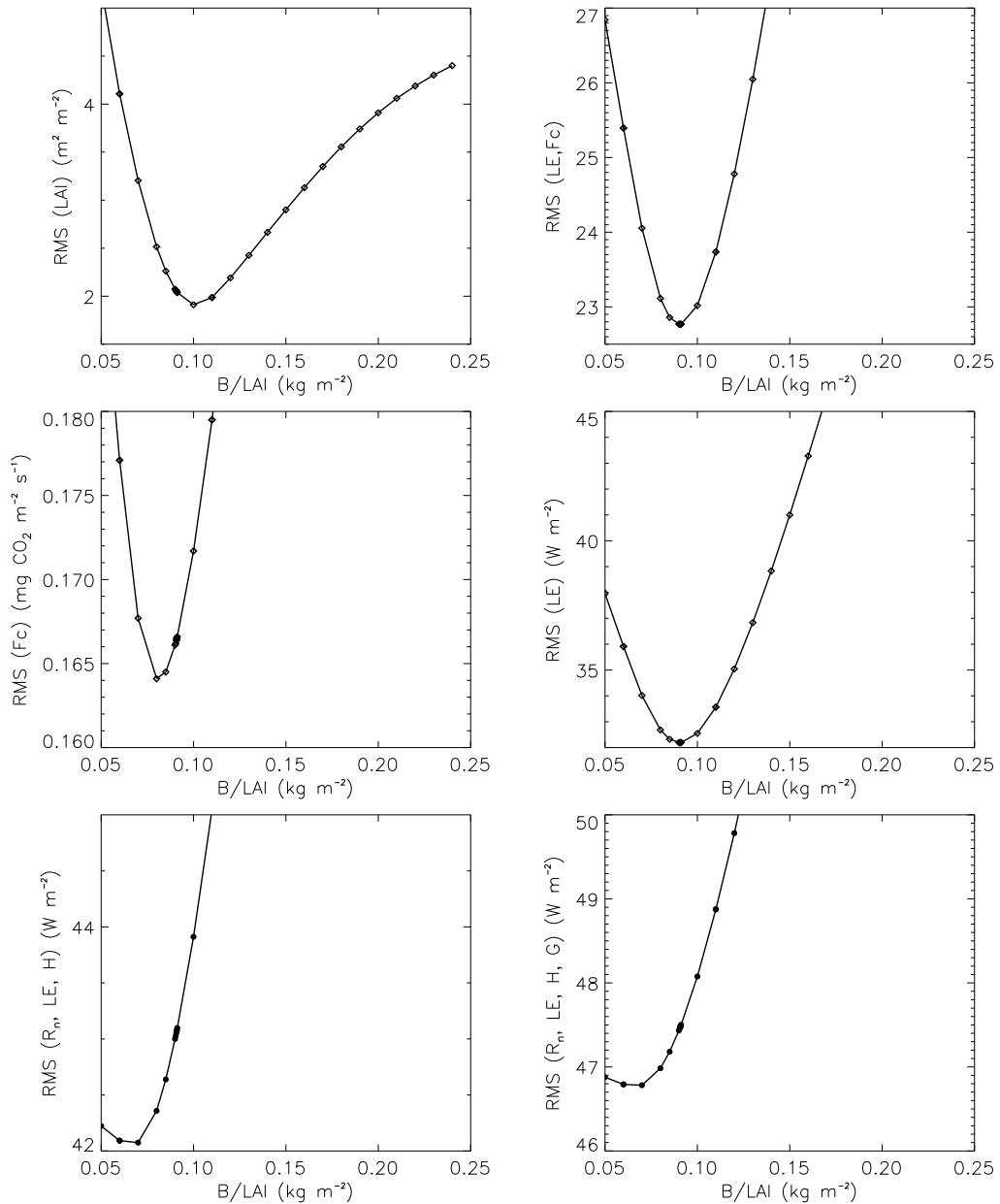


Figure III-24 : Sensibilité de différentes fonctions coût au paramètre α_B . Les résultats sont présentés pour une valeur d'espérance de vie fixée à $\tau_M=180$ jours.

La Figure III-24 présente une comparaison de la sensibilité des différentes fonctions coût $\epsilon_{RMS}(LAI)$, $\epsilon_{RMS}(LE)$, $\epsilon_{RMS}(F_c)$, $\epsilon_{RMS}(LE, F_c)$ et $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H, G)$, au paramètre α_B . On constate que les valeurs de α_B qui minimisent $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H, G)$ et $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$ sont très différentes de celles qui minimisent $\epsilon_{RMS}(LAI)$, de l'ordre de 0.06 contre 0.1 kg m^{-2} , respectivement. D'autre part, les valeurs de α_B qui minimisent $\epsilon_{RMS}(LE)$, $\epsilon_{RMS}(F_c)$ et $\epsilon_{RMS}(LE, F_c)$ sont voisines mais inférieures à celles qui minimisent $\epsilon_{RMS}(LAI)$, de l'ordre de 0.09 contre 0.1 kg m^{-2} , respectivement.

Il apparaît que la simulation qui reproduit statistiquement le mieux le LAI de référence n'est pas celle qui simule le mieux les flux de surface. Il semble que les résultats des scores sur les flux soient améliorés lorsque les périodes d'émergence des feuilles et de perte de celles-ci sont correctement reproduites, alors qu'un dépassement dans les valeurs de LAI maximum est moins sensible. Un étalonnage des valeurs α_B et τ_M sur les flux d'évaporation et de CO_2 s'avère être

une solution aussi acceptable en terme de modélisation que d'essayer de reproduire le LAI de référence. La valeur finalement retenue est $\alpha_B = 90.9 \text{ g m}^{-2}$ (Tableau III-10), la simulation de l'évolution du LAI associée est présentée Figure III-25. Cette valeur est deux fois plus grande que la valeur que l'on obtiendrait en ne tenant compte que des mesures de terrain. Granier *et al.*, (2000b) ont mesuré une biomasse sèche des feuilles de 0.24 kg/m^2 de sol pour un LAI moyen de $5.6 \pm 0.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ce qui donne un rapport $\alpha_B = 43 \text{ g m}^{-2}$. Cette différence de rapport est due au fait que la biomasse "active" créée par ISBA est intégralement convertie en LAI sans tenir compte du compartiment de stockage à long terme que sont toutes les parties ligneuses. En effet, un rapport double signifie bien qu'à LAI équivalent nous avons deux fois plus de biomasse "active" dans le modèle.

α_B (g m^{-2})	τ_M (jours)	LAI_{min} ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$)
90.9	180.	0.3

Tableau III-10 : Paramètres $A-g_s$ de végétation dynamique après étalonnage sur le site de Hesse.

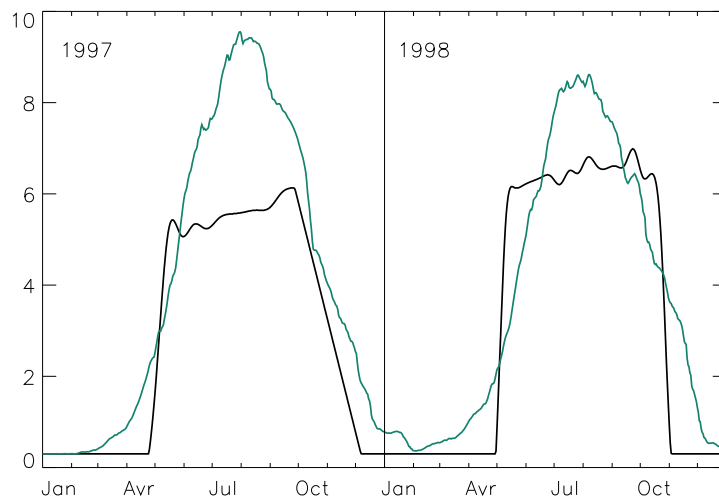


Figure III-25 : Evolution du LAI de référence (trait noir) et du LAI dynamique (trait vert) simulé par le modèle en considérant les paramètres du Tableau III-10.

Le LAI simulé de façon dynamique par le modèle et présenté Figure III-25, reproduit bien les périodes d'émergence des feuilles et de chute avec une croissance rapide. Par contre, la valeur maximale du LAI simulé est surestimée de 30 à 60 % selon les années et il est impossible sans contrainte du LAI_{max} de reproduire le plateau de LAI observé en référence. Ceci pourrait être expliqué par l'absence du compartiment bois dans ISBA- $A-g_s$, compartiment dans lequel est transféré le surplus de biomasse de synthèse chez les végétaux ligneux, pendant toute la période de végétation. C'est certainement pourquoi il est difficile de retrouver le rapport α_B à partir de mesures de surface et de matière sèche foliaire.

II. 2. 3 Respiration de l'écosystème

Nous avons décrit les composantes du bilan de carbone pour une forêt. Nous avons vu que l'estimation de la respiration de l'écosystème était un élément clef dans l'estimation du flux net de CO_2 au-dessus du couvert. Il conditionne largement le bilan net de l'écosystème et peut

même l'inverser. Disposer d'un modèle de respiration robuste est une condition sine qua non pour modéliser le flux net au-dessus du couvert.

Une estimation de cette respiration sur le site nous est donnée par Granier *et al.*, (2002) :

$$R_{eco} = 0.0422 \exp(0.105 T_{soil}) \quad (\text{III-31})$$

où T_{soil} est la température en °C du sol à 10 cm de profondeur mesurée sur site. R_{eco} est exprimé en $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Cette estimation est réalisée en ajustant les mesures des flux de CO_2 mesurés par covariance turbulente des seules nuits turbulentes ($u^* > 0.4$), aux mesures simultanées de températures de sol à 10 cm.

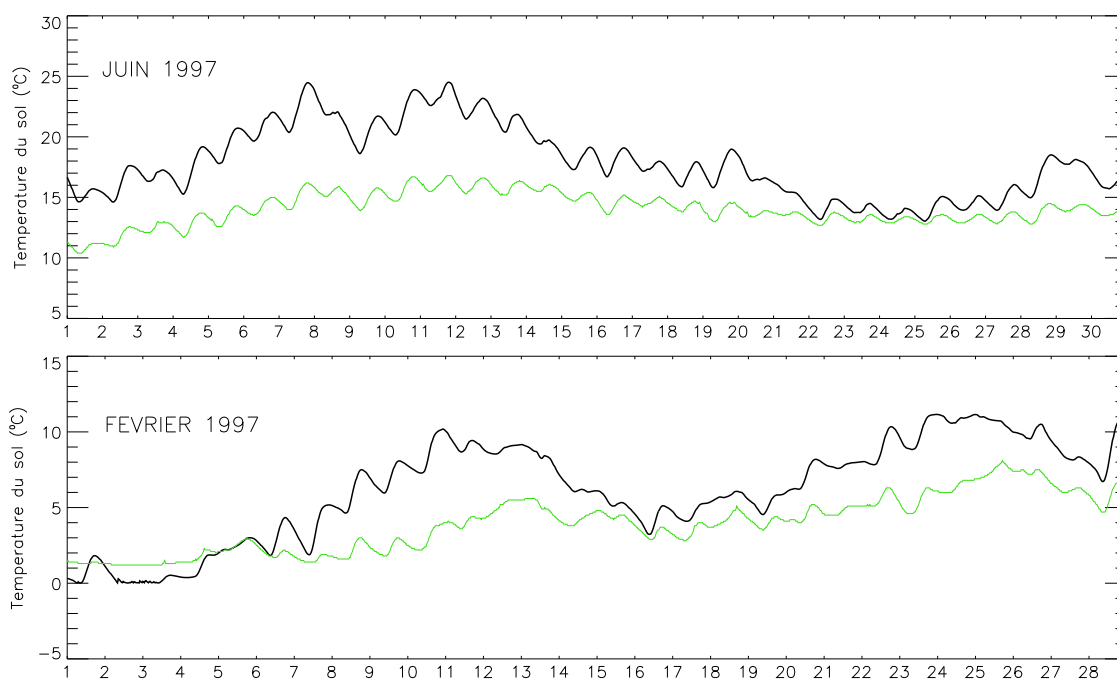


Figure III-26 : Evolution de la température du sol à 10 cm mesurée sur le site pour les périodes de juin 1997 et février 1997 (trait clair) et la simulation de température profonde T_2 du modèle (trait foncé).

Ce modèle de respiration n'est pas utilisé directement mais plutôt ajusté aux simulations de température T_2 du modèle ISBA et transformé sous la forme (III-24). Pour cela, nous minimisons l'écart quadratique moyen (RMSE) entre la respiration estimée avec (III-31) à la température de sol T_{soil} mesurée du site et la respiration du modèle (III-24) à la température T_2 simulé par ISBA. Le couple (R_{e25}, Q_{10}) qui propose la meilleure approximation est donné Tableau III-11.

R_{e25} ($\text{mg CO}_2 \text{ s}^{-1}$)	Q_{10}
0.282	2.38

Tableau III-11 : Paramètres du modèle de respiration de l'écosystème (III-24) ajusté au modèle de respiration propre au site. Extrait de Rivalland *et al.* (2003)

critère	T_2/T_{soil}	$R_{eco}(T_2)/R_{eco}(T_{soil})$
biais moyen	2.3°C	0.00160 mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
RMSE	3.8°C	0.02726 mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
critère de Nash	0.42	0.88
r^2	0.89	0.88

Tableau III-12 : Résultats statistiques de l'ajustement du modèle de respiration de l'écosystème et de la température du sol. T_2 est la température du modèle et T_{soil} celle du sol mesurée.

Notons qu'une erreur de 10 % sur la valeur de R_{e25} se retrouve sur l'estimation du cumul de respiration de l'écosystème et qu'une erreur sur la valeur de Q_{10} sera d'autant plus grande de répercussion sur le cumul de respiration que la température moyenne du sol est faible.

II. 3 Validation

Trois simulations correspondant à des options différentes du modèle ISBA ont été comparées et sont présentées dans cette section.

- o La version ISBA-Standard (option : NON), correspondant à la version de référence pour laquelle le LAI est imposé et le paramètre d'étalonnage principal est la résistance stomatique minimale $R_{s_{min}}$.
- o La version ISBA-A- g_s (option : AST), présentée dans ce manuscrit. Cette version utilise le formalisme de prise en compte du stress hydrique détaillé chapitre II. Dans la configuration AST, l'évolution du LAI est imposée au modèle.
- o La version ISBA-A- g_s (option : LST), présentée également dans ce manuscrit. Identique à la version AST, sauf par le calcul du LAI qui est rendu dynamique.

II. 3. 1 Flux de surface

Les scores des trois simulations sont détaillés dans le Tableau III-13. Les différents critères d'erreur quadratique moyenne (RMSE), de biais moyen et de critère de Nash sont présentés pour les flux de rayonnement net (R_n), d'évapotranspiration (LE), de chaleur sensible (H), de contenu en eau dans le sol (w_2), de température du sol (T_2) et de flux de CO₂ (F_c).

En général, les résultats sont similaires pour les 3 versions. Cependant, la version standard surestime l'évaporation par rapport à la version A- g_s en végétation dynamique (LST) ou non (AST), le biais moyen est de 10,5 contre 4,5 W m⁻² soit près de 75 mm par ans. Nous avons vu qu'une optimisation de la valeur de la résistance minimale sur la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$ aboutissait à une valeur plus petite de $R_{s_{min}}$ que lorsque $\epsilon_{RMS}(LE)$ est optimisé. Une valeur plus grande de $R_{s_{min}}$ aurait amélioré les scores sur l'évaporation mais dégradée les différents flux. Ce surplus d'évaporation se traduit dans la version standard par une température de sol plus froide du fait de la perte thermique, un réservoir qui s'assèche de façon plus importante et un flux de chaleur sensible plus faible.

Version d'ISBA	Scores 1997/1998	E	H	R_n	T_2	$w_2 \times d_2$	$F_c \text{ CO}_2$
obs.	moyenne obs.	31/29 W m ⁻²	13/5 W m ⁻²	78/71 W m ⁻²	0/1 W m ⁻²	269/257 mm	0.047/0.023 mg m ⁻² s ⁻¹
Standard ^a	rmse	37/33 W m ⁻²	59/58 W m ⁻²	25/31 W m ⁻²	3.5/3.9 °C	30/46 mm	-
	biais moyen	12/9 W m ⁻²	43/41 W m ⁻²	16/14 W m ⁻²	2.2/2.2 °C	21/36 mm	-
	critère de Nash	0.69/0.70	0.41/0.36	0.97/0.96	0.54/0.34	0.70/0.44	-
A-g _s AST ^b	rmse	33/31 W m ⁻²	64/62 W m ⁻²	24/31 W m ⁻²	3.7/4.0 °C	47/69 mm	0.161/0.207 mg m ⁻² s ⁻¹
	biais moyen	5/4 W m ⁻²	49/45 W m ⁻²	15/13 W m ⁻²	2.5/2.3 °C	35/56 mm	0.001/0.008 mg m ⁻² s ⁻¹
	critère de Nash	0.76/0.73	0.30/0.28	0.98/0.96	0.49/0.29	0.25/-0.28	0.67/0.60
A-g _s LST ^c	rmse	32/32 W m ⁻²	63/64 W m ⁻²	24/31 W m ⁻²	3.7/4.1 °C	40/68 mm	0.166/0.220 mg m ⁻² s ⁻¹
	biais moyen	6/3 W m ⁻²	48/46 W m ⁻²	15/13 W m ⁻²	2.4/2.3 °C	30/57 mm	0.000/0.000 mg m ⁻² s ⁻¹
	critère de Nash	0.77/0.70	0.32/0.23	0.98/0.96	0.49/0.26	0.46/-0.22	0.65/0.55

Tableau III-13 : Scores des simulations sur le site de Hesse. 3 versions d'ISBA sont présentées, la version standard, la version stress avec un LAI imposé et la version stress avec un LAI interactif.

^a ISBA-std, pas de représentation de la photosynthèse, résistance stomatique minimale $R_{s_{\min}} = 315 \text{ s m}^{-1}$

^b ISBA-A-g_s, paramétrisation offensive ligneuse du stress hydrique ($g_m^* = 0.74 \text{ mm s}^{-1}$, $D_{\max} = 50 \text{ g kg}^{-1}$

¹, $\theta_c = 0.1$), LAI imposé en forçage

^c ISBA-A-g_s, paramétrisation offensive ligneuse du stress hydrique ($g_m^* = 0.74 \text{ mm s}^{-1}$, $D_{\max} = 50 \text{ g kg}^{-1}$

¹, $\theta_c = 0.1$), LAI dynamique simulé par le modèle ($\alpha_B = 0.09 \text{ kg m}^{-2}$, $\tau_M = 180 \text{ jours}$)

Dans le même temps, les différentes versions du modèle surestiment de façon importante le flux de chaleur sensible, avec une erreur RMS importante (environ 60 W m^{-2}) visible sur le cycle diurne (Figure III-28) et sur la simulation des flux instantanés (Figure III-27). Plusieurs explications peuvent être avancées. Selon Calvet (2000) lorsqu'un mulch est présent, le modèle surestime les valeurs minimales de H , ce qui correspond à un sol dont le fonctionnement tend à surestimer le stockage de chaleur en journée et surestime les pertes la nuit. En effet, l'effet du mulch n'est pas traité explicitement dans le modèle. En travaillant sur les données de MUREX, Gonzalez-Sosa *et al.* (1999) a pu montrer une amélioration significative de la simulation du flux H , R_n et G dans le modèle SiSPAT (Braud *et al.*, 1995) après l'introduction dans celui-ci, d'une couche de mulch végétal. Dans le même temps, Boone (2000) est arrivé aux mêmes conclusions en modifiant les conductivités thermiques de la couche de surface dans la version ISBA-DF, ce qui a permis également de mieux reproduire les températures et l'humidité de surface. Il semblerait donc qu'il soit nécessaire dans le cas de Hesse de prendre en compte l'effet de la litière dans le calcul des flux de surface. D'autant plus qu'il semblerait qu'elle joue également un rôle d'écran vis-à-vis de la pénétration de l'eau dans le sol en fonctionnant comme un réservoir à

part entière. Granier *et al.* (2000a) affirme qu'en période humide une grosse part de l'évaporation vient du sol et de la litière, avec une contribution de ces compartiments à hauteur de 55 % de l'évaporation totale en période humide contre 23 % en période sèche.

Dans le cas de la forêt de Hesse, le problème est essentiellement lié à cette répartition de l'énergie entre conduction dans le sol et convection dans l'atmosphère. Nous avons montré que la capacité calorifique de la végétation avait du être étalonnée et revue à la baisse par rapport à la valeur généralement utilisée pour les couverts bas. Cependant une valeur constante pour l'année n'est certainement pas suffisante pour représenter la capacité de stockage de la végétation, étant donné les grandes variations de biomasse présentes lors d'un cycle annuel forestier. L'effet d'isolant de la litière n'est pas non plus pris en compte dans le modèle alors qu'il joue un rôle important (Lamaud *et al.*, 2001).

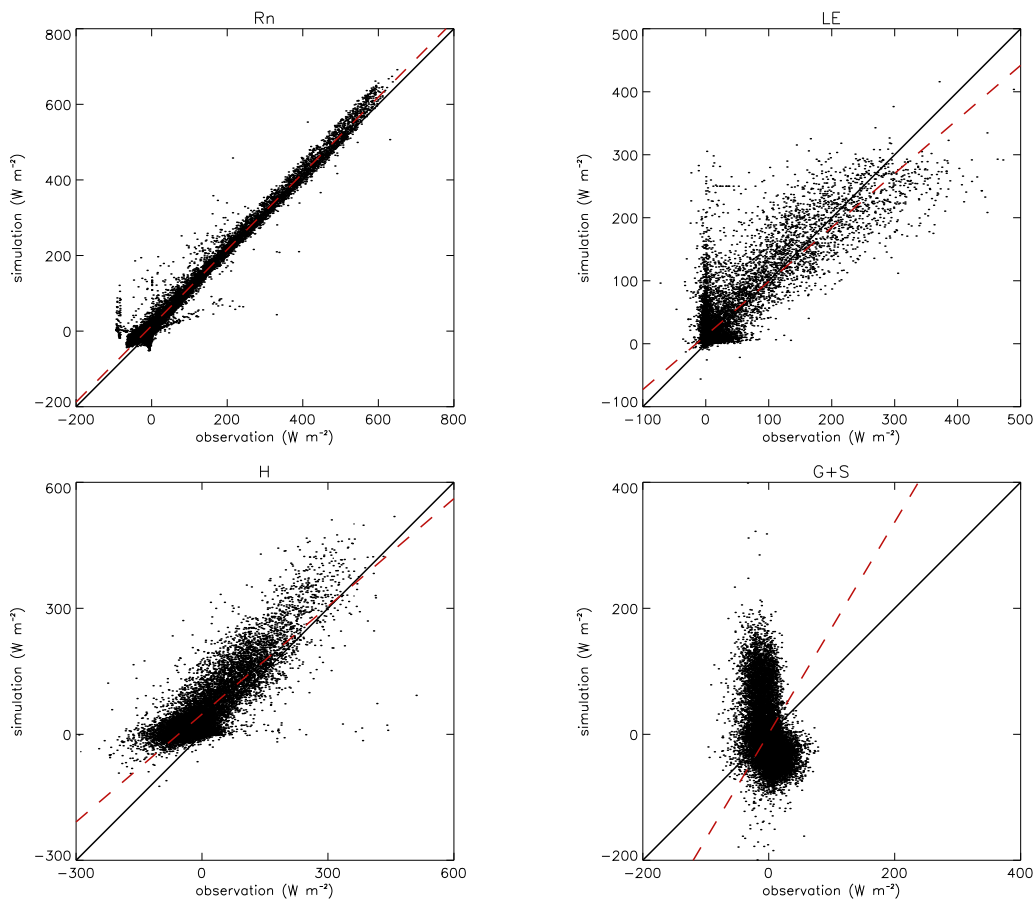


Figure III-27 : Comparaison entre les flux simulés par le modèle (version AST) et mesurés sur le site pour le rayonnement net (Rn), le flux de chaleur latente (LE), le flux de chaleur sensible (H) et le flux de conduction dans le sol + Stockage dans l'air (G+S).

Enfin il est important de rappeler que le bilan énergétique n'est pas bouclé sur ce jeu de données. En comparant le défaut de bilan des observations $G_{obs} = Rn_{obs} - LE_{obs} - H_{obs}$ aux simulations du flux de conduction du modèle (lui aussi défaut de bilan des flux simulés), on retrouve le biais positif sur H (Figure III-28).

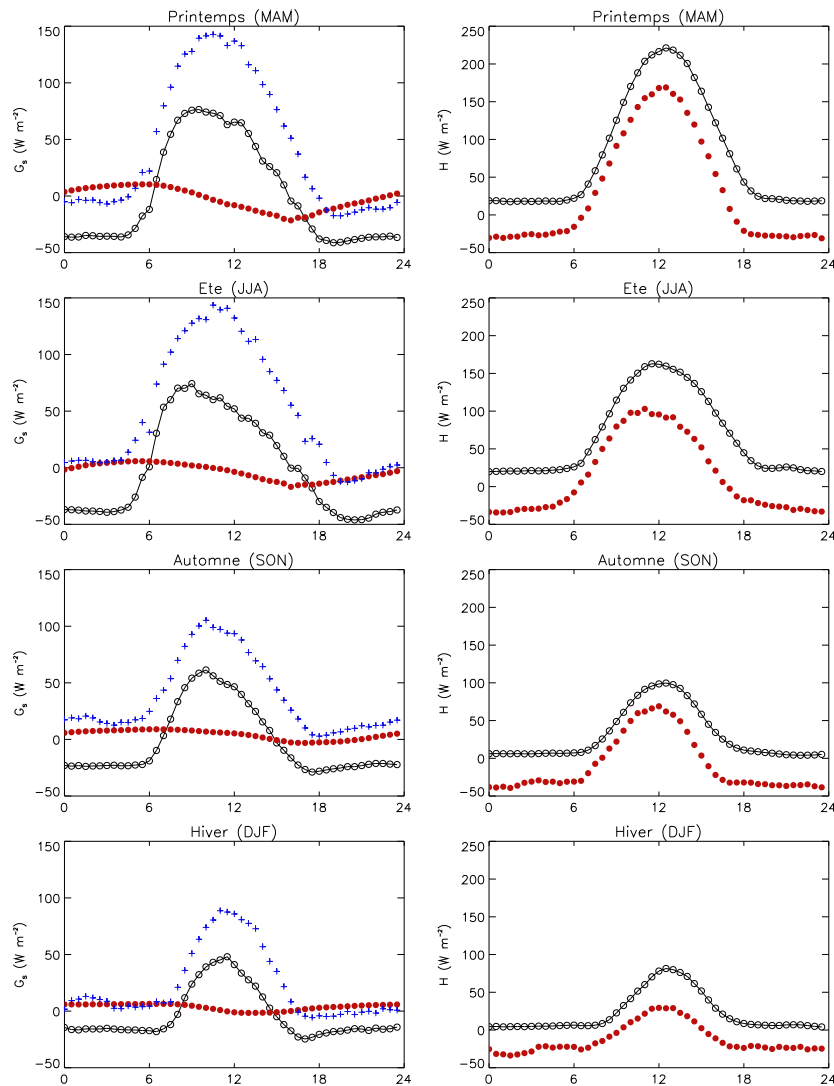


Figure III-28 : **A gauche**, cycle diurne du flux de conduction observé dans le sol (cercles pleins), résultant du défaut de bilan R_n-LE-H (croix) et simulé par le modèle dans sa version AST (cercles liés). **A droite** cycle diurne du flux de chaleur sensible observé (cercles pleins) et simulé (cercles liés).

II. 3. 2 Contenu en eau du sol

Les simulations $A-g_s$ améliorent en général les scores sur le flux d'évaporation mais dégradent les résultats sur le contenu en eau du sol, ce qui montre un problème dans la résolution du bilan hydrique dans la zone racinaire. Selon A. Granier (communication personnelle), le sol serait drainant dans les 50 premiers cm avec une légère pente. Une hypothèse possible est qu'une partie des précipitations est drainée latéralement sans humidifier le sol en profondeur (ruissellement de sub-surface), ce qui expliquerait les différences de contenu en eau (Figure III-29) malgré une surestimation générale de l'évaporation par le modèle. En considérant le bilan hydrique tel qu'il est mesuré, ces quantités de ruissellement de surface devraient atteindre 40 % des précipitations pour fermer le bilan annuel. Le rôle de la litière, qui n'est pas simulé explicitement par ISBA, est certainement non négligeable dans ce processus. En effet, elle agit comme un réservoir d'interception relativement imperméable en hivers après la chute des feuilles et limite la pénétration de l'eau dans le sol.

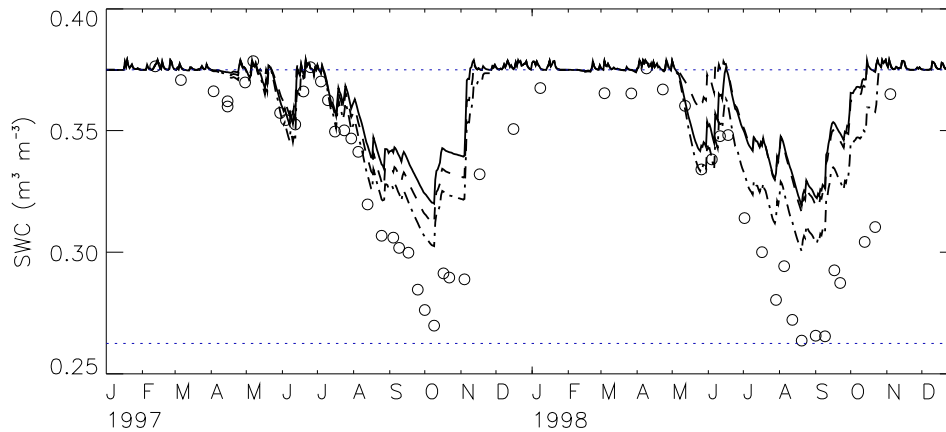


Figure III-29 : Simulations du contenu volumique en eau dans la colonne de sol ($d_2=1.6$ m) avec la version ISBA-Standard (traits alternés), la version ISBA-A-g_s, végétation imposée (AST, trait plein) et végétation dynamique (LST, trait tiretés). Les observations sont présentées (ronds) ainsi que la capacité au champ (w_{fc}) et le point de flétrissement (w_{wilt}) en pointillés.

II. 3. 3 Flux net de carbone

L'analyse des résultats de scores concernant les simulations du flux de CO₂ du modèle dans sa version A-g_s est présentée Tableau III-13. Cette analyse dénote des scores sur le critère de Nash de CO₂ similaires à ceux du flux *LE*. Comme on peut le voir sur la Figure III-30, les flux de dioxyde de carbone et d'eau sont correctement simulés en moyenne sur les deux années exploitées. Les moyennes glissantes montrent clairement le cycle saisonnier avec un fort stockage de carbone pendant la saison de végétation. Ce stockage est lié à une forte photosynthèse et une perte sensible de carbone après la chute des feuilles, correspondant à une forte respiration due à la dégradation des feuilles mortes. Le critère de Nash montre également ce cycle saisonnier de façon marquée pour les deux flux avec des valeurs négatives de novembre à mai. Ceci reflète l'incapacité du modèle à simuler les flux hivernaux faibles et entachés d'un bruit étranger à la végétation (évaporation et décomposition de la litière, par exemple).

Une perte importante de carbone est mesurée lors de l'hiver 1998 et n'est pas reproduite par le modèle. Elle est attribuée aux pluies fréquentes observées durant cette période qui, sur une litière riche en matière organique, déclenchent un mécanisme important de respiration en provenance du sol, que notre modèle simplifié de respiration de l'écosystème ne peut reproduire.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

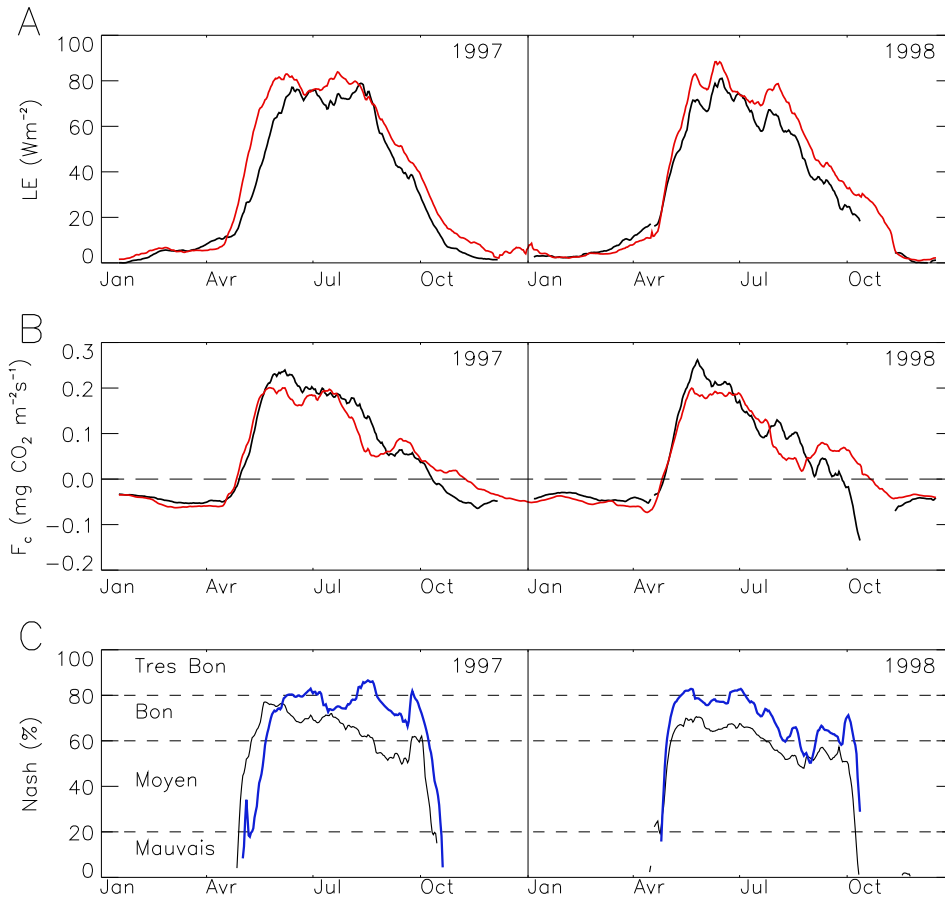


Figure III-30 : Moyenne glissante sur 30 jours des flux d'évapotranspiration (A) et de CO₂ (B), simulé (trait rouge) et observé (trait noir). Moyenne glissante sur 30 jours du critère de Nash sur le flux LE (trait épais bleu) et sur le flux de CO₂ (trait fin noir). Extrait de Rivalland et al. (2003).

En terme de cumuls annuels, comme on peut le constater sur le Tableau III-14, les différentes composantes du bilan carboné sont reproduites de façon très satisfaisante par les deux versions d'ISBA-*A-g_s*, *LAI* imposé et dynamique. Le modèle de respiration de l'écosystème reproduit en annuel les valeurs estimées par Granier *et al.* (2000) avec une légère sous-estimation. Le modèle de photosynthèse propose une assimilation brute de carbone (*GPP*) également sous-estimée. Elle est compensée par la respiration de l'écosystème et donne un bilan net annuel (*NEE*) très proche de celui estimé par Granier *et al.* (2000). La dynamique de ce dernier cumul présenté Figure III-31, montre que le modèle reproduit très bien en moyenne les observations.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

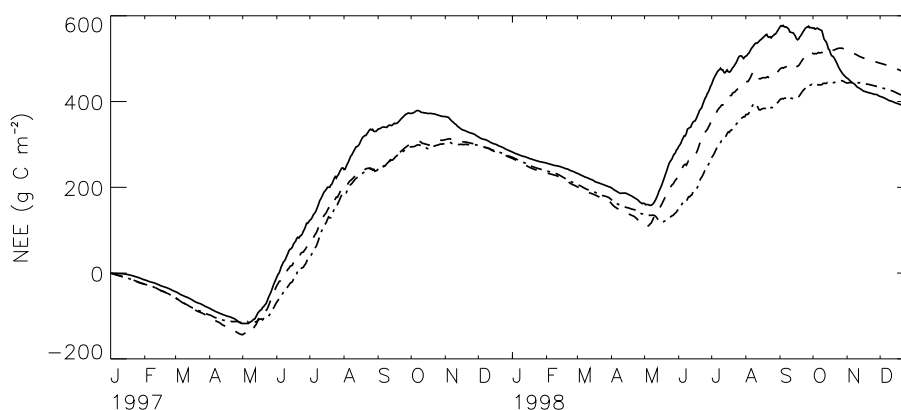


Figure III-31 : Evolution du cumul de NEE sur le site de Hesse observé (trait plein), simulé par ISBA-A-gs version AST (traits tiretés), et version LST (traits alternés).

Année		$A-g_s - AST$ (g C m ⁻² an ⁻¹)	$A-g_s - LST$ (g C m ⁻² an ⁻¹)	Observation (g C m ⁻² an ⁻¹)	Bibliographie (g C m ⁻² an ⁻¹)	Référence
1997	NEE	297	298	302	257±80	(Granier et al., 2000)
	GPP	1168	1165	-	1245±100	(Granier et al., 2000)
	R _{eco}	-871	-867	-	-988±100	(Granier et al., 2000)
1998	NEE	228	165	174	68±80	Communication personnelle
	GPP	1076	1018	-	1346±100	Communication personnelle
	R _{eco}	-848	-853	-	-1278±100	Communication personnelle

Tableau III-14 : Différents termes du bilan des flux de carbone entre la végétation et l'atmosphère. Les simulations du modèle ISBA-A-gs dans sa version LAI imposé (AST) et LAI dynamique (LST) sont comparées aux données de la base EUROFLUX (observation) et aux références bibliographiques pour les années 1997 et 1998.

En valeurs journalières, on peut constater une tendance du modèle à la sous-estimation du flux net de CO₂ simulé pour les fortes valeurs et une surestimation pour les faibles valeurs comme l'attestent les pentes inférieures à 1 des régressions de la Figure III-32. Il est difficile d'attribuer ce constat à une surestimation de R_{eco} nocturne ou à une sous-estimation de A_g en journée. Mais on peut affirmer que la perturbation apportée par le décalage dans le cycle de croissance de la version LAI dynamique dégrade, de façon non significative, la régression entre les flux observés et simulés.

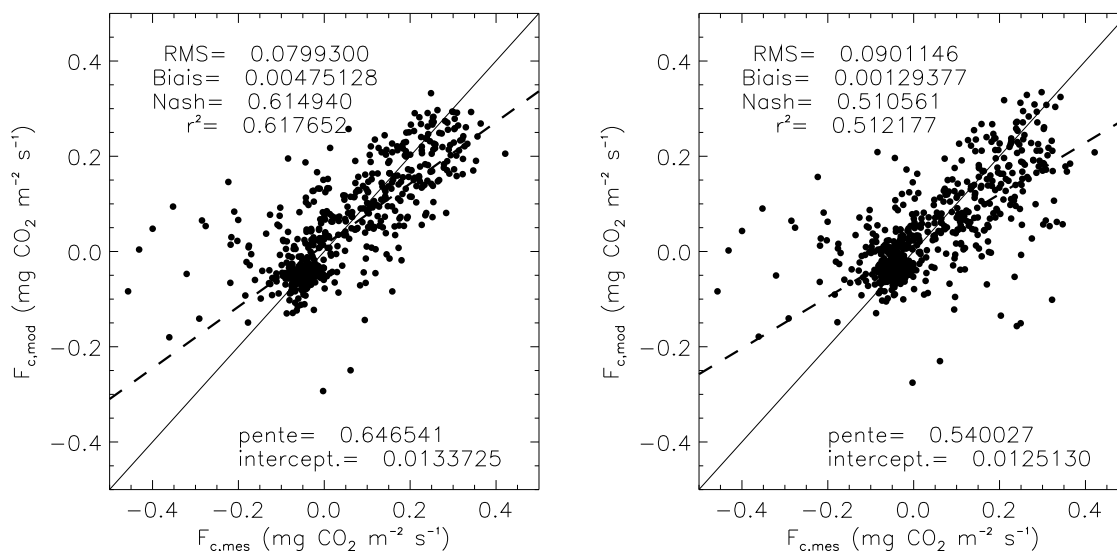


Figure III-32 : Comparaison des moyennes journalières du flux net de CO₂ observé et simulé par le modèle dans sa version AST (gauche) et LST (droite).

II. 4 Conclusion

Comme on peut le constater sur la Figure III-33, le modèle de photosynthèse reproduit de façon satisfaisante le comportement stomatique dans la régulation des pertes en eau ou du flux de CO₂ de la photosynthèse. Les bons résultats sur l'estimation du flux de carbone instantané et du cumul net ou *NEE* annuel sont à associer à une bonne estimation conjointe de l'assimilation brute par photosynthèse et du terme de respiration de l'écosystème (Tableau III-14).

Nous avons noté une surestimation systématique dans l'estimation du flux de chaleur sensible qui pourrait certainement être résolue en complexifiant l'estimation du terme de coefficient calorifique et/ou multiplier les réservoirs de stockages comme cela a été fait sur MUREX avec la version ISBA-DF par Boone, (2000). L'introduction d'une couche de litière pourrait résoudre le problème de déséquilibre entre répartition de chaleur sensible et de conduction dans le sol. Une couche de litière pourrait correspondre à un réservoir d'interception et de stockage de l'eau qui résoudrait les problèmes de pics d'évaporation après les pluies en hiver (non présenté dans ce travail), mais aussi le problème de surestimation de la réserve hydrique du sol.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

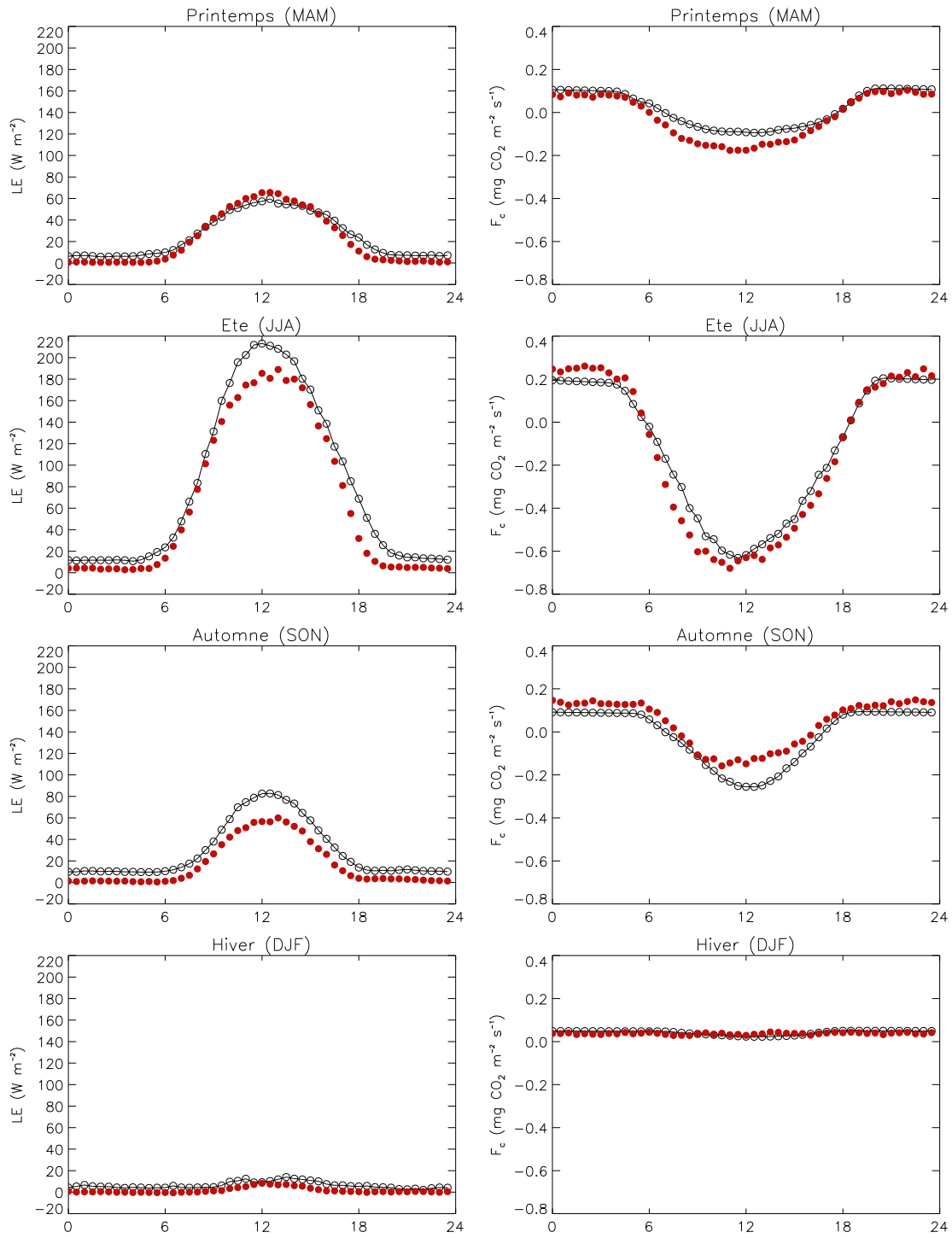


Figure III-33 : Cycle diurne du flux d'évapotranspiration et de CO₂ observé par EC (ronds pleins) et simulé par le modèle dans sa version LST (ronds vides liés). Les 4 saisons sont représentées.

III Application à la forêt des Landes : site du Bray

Lamaud *et al.*, (1996) ont montré que les différences dans les mesures de flux de masse et d'énergie entre deux couverts de pins de mêmes essences venaient à la fois de différences dans le *LAI* des pins mais aussi de la différence entre les variétés de sous-bois (herbacées ou fougères). De plus, la répartition des flux entre sous-bois et canopée, selon le gaz étudié (H_2O , CO_2 , O_3), pouvait être différente.

L'approche de modélisation de type "*big-leaf*" ne peut donner des résultats concluants que si les processus affectant le sous-bois et la canopée sont bien couplés. Or ce n'est pas toujours le cas (Baldocchi et Vogel, 1996).

III.1 Etalonnage

Cette section vise à présenter de façon synthétique les différents paramètres du modèle qui ont nécessité un ajustement propre au site d'étude.

III.1.1 Transferts hydriques dans le sol

Dans la description du site, nous avons abordé les caractéristiques particulières de son sol, en terme de transfert hydrique. En effet, le sol du site, comme une grande partie de la lande humide, présente à une profondeur d'environ 0.8 m, d'une couche indurée de sable aggloméré et d'épaisseur variable nommée "alios". Son caractère imperméable limite la circulation d'eau entre la zone racinaire et l'aquifère profond. Des estimations des flux et des vitesses de transfert ont été réalisées en conditions non saturées sur les différents horizons de ce type de sol et ont mis en évidence quantitativement le rôle de cet alios dans la vitesse de drainage (Delpech, 1996).

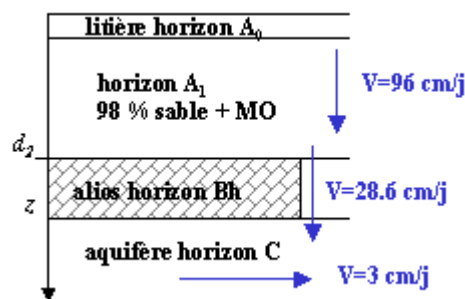


Figure III-34 : Vitesses de transfert dans les différents horizons du site du Bray. Extrait des travaux de Delpech (1996).

Il a été rapidement mis en évidence qu'il serait nécessaire de prendre en compte cette caractéristique de sol dans le modèle de drainage profond d'ISBA.

L'évolution du contenu en eau tel qu'il est décrit dans le modèle (I-4), considère une relation de proportionnalité entre le flux de drainage gravitaire et le surplus de stock hydrique au-dessus de la capacité au champ w_{fc} . Dans le cas contraire, le drainage est nul :

$$D_r = \begin{cases} \frac{C_3}{\tau} (w_2 - w_{fc}) & \text{si } w_{fc} \leq w_2 \leq w_{sat} \\ 0 & \text{si } 0 \leq w_2 \leq w_{fc} \end{cases} \quad (\text{III-32})$$

Où w_{sat} est le contenu en eau à la saturation et w_2 le contenu en eau dans la zone racinaire, tout excès d'eau à la saturation quittent le sol par ruissellement de surface. Le coefficient de proportionnalité ou paramètre de drainage gravitationnel C_3 est donné par Mahfouf et Noilhan (1996) comme une fonction de la texture du sol :

$$C_3 = \frac{5.32 X_{clay}^{-1.042}}{d_2} \quad (III-33)$$

où X_{clay} est la proportion d'argile dans le sol en % et d_2 l'épaisseur de sol de la zone racinaire en mètres.

Or il s'est avéré qu'en considérant la texture sableuse à 98 % des 0.8 m de sol disponibles aux racines, la paramétrisation du modèle ne permettait pas de reproduire la physique des transferts d'eau sur le site (Tableau III-15). En effet, les mesures d'évolution du contenu en eau du site montrent clairement des valeurs qui excèdent la capacité au champ une grande partie de l'année. Le flux de drainage dans la zone racinaire est limité par la vitesse d'écoulement au travers de l'aliol (Figure III-34). Delpech, (1996) donne une valeur de conductivité hydraulique à saturation de l'aliol de 0.29 m/jour qui caractérise un horizon peu perméable, tandis qu'en comparaison un sol sableux est très perméable et possède une conductivité hydraulique proche de 15 m/jour.

	w_{sat} ($m^3 m^{-3}$)	w_{fc} ($m^3 m^{-3}$)	w_{wilt} ($m^3 m^{-3}$)	C_3 ($jour^{-1}$)	K_{sat} ($m jour^{-1}$)
ISBA (Mahfouf et Noilhan, 1996)	0.39	0.11	0.05	2.585	15.2
Mesures et calibration (Ogée et Brunet, 2002)	0.43	0.17	0.03	0.012	0.28

Tableau III-15 : Comparaison entre les valeurs estimées par le modèle en considérant les proportions d'argile X_{clay} et de sable X_{sand} respectivement de 2 et 98 % et les études effectuées sur le site.

Un ajustement du paramètre C_3 du modèle a été réalisé de manière à reproduire l'évolution observée du contenu en eau dans la zone racinaire. Une valeur plus faible de C_3 permet de reproduire en partie la limitation du drainage due à la faible conductivité hydraulique de la couche d'aliol (Tableau III-15). Une valeur identique à celle donnée par Ogée et Brunet (2002) a été trouvée et permet de reproduire de façon satisfaisante l'évolution du contenu en eau dans le sol (Figure III-35).

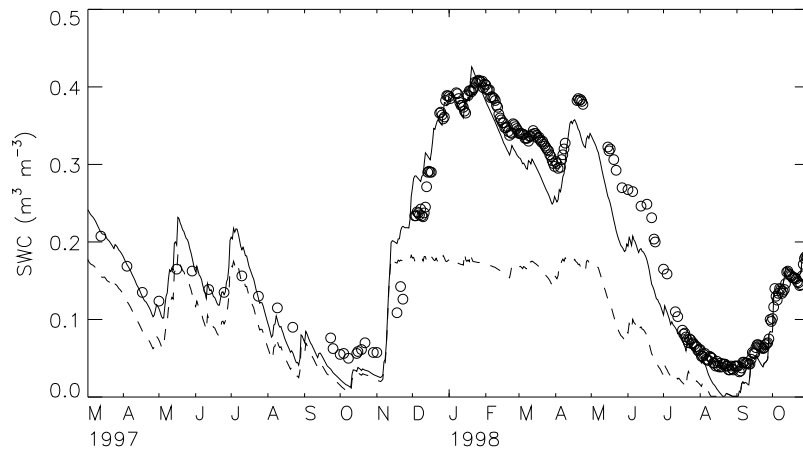


Figure III-35: Simulations du contenu volumique en eau sans correction du paramètre C3 (traits tiretés) et avec (trait plein) comparées aux observations (cercles vides).

III. 1. 2 Paramètres de la végétation

III. 1. 2. 1 Résistance stomatique minimale : $R_{s_{min}}$

Le paramètre de résistance stomatique minimale est optimisé sur le site du Bray, de la même façon que nous l'avons fait pour Hesse. Nous minimisons la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$ entre simulation du modèle et mesures de terrain. Une valeur de 199 s m^{-1} est trouvée dans le cas de la pinède. Cette valeur est plus grande que la valeur de 150 s m^{-1} estimée lors de la campagne HAPEX sur la forêt des Landes (Noilhan *et al.*, 1991) et reprise dans la plupart des travaux d'hydrologie avec ISBA (Habets *et al.*, 1999b). Une étude de sensibilité à $R_{s_{min}}$ a été menée sur les fonctions coûts de différentes combinaisons de flux (Figure III-36). On a pu constater qu'une optimisation sur le flux d'évapotranspiration donne une valeur de $R_{s_{min}}$ 10 % supérieure à celle trouvée tandis qu'une optimisation sur H donne une valeur 10 % inférieure.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

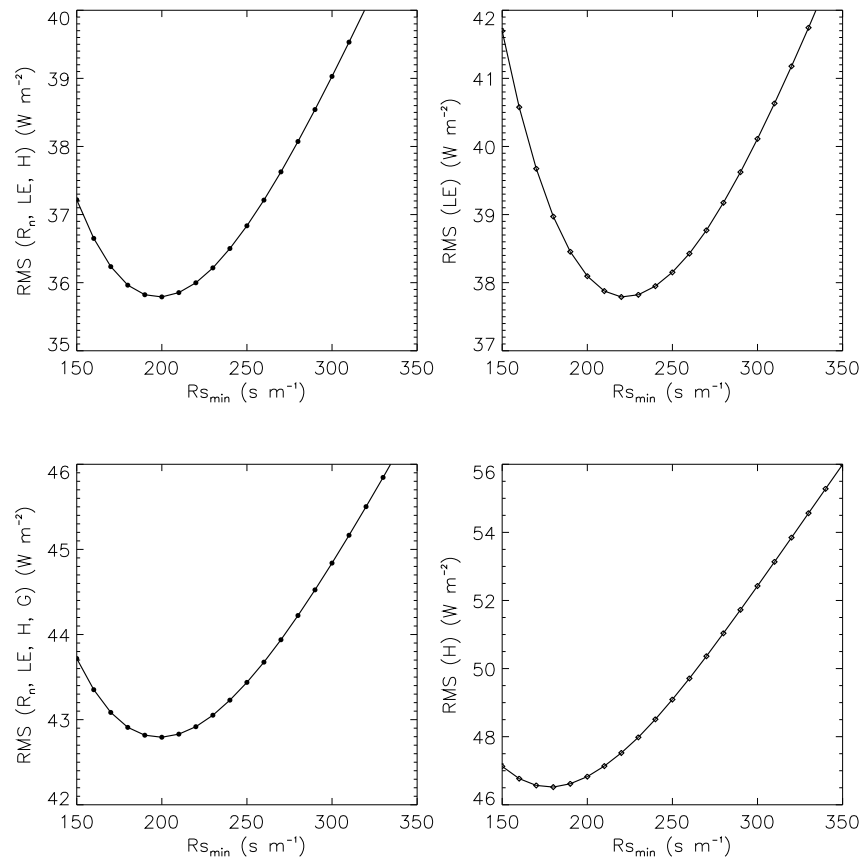


Figure III-36 : Résultat de l'optimisation du paramètre de résistance stomatique minimale dans la version ISBA-Standard. Les résultats présentent la sensibilité des fonctions coûts $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H)$, $\epsilon_{RMS}(LE)$, $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H, G)$ et $\epsilon_{RMS}(H)$ à $R_{s_{min}}$

III. 1. 2. 2 Coefficient thermique de la végétation : C_v

Si l'on considère l'équation (I-6), le coefficient thermique de la végétation (C_v) représente à lui seul le coefficient thermique de la surface (C_T) puisque nous avons estimé une couverture végétale totale ($veg=1$). Ce coefficient est minimisé de la même façon que sur le site de Hesse. Nous cherchons la valeur de C_v qui minimise la fonction coût $\epsilon_{RMS}(R_n-LE-H)$ avec ISBA (Figure III-37). La valeur trouvée, $C_v=1.2 \times 10^{-5} K\ m^{-2}\ J^{-1}$, est équivalente à la valeur trouvée par Delire *et al.* (1997) et très voisine de celle trouvée sur Hesse. Il semblerait donc que ce paramètre soit à peu près stable pour les couverts forestiers denses et pour des valeurs de veg voisines de 1 ($veg=0.99$ dans Delire *et al.* (1997)).

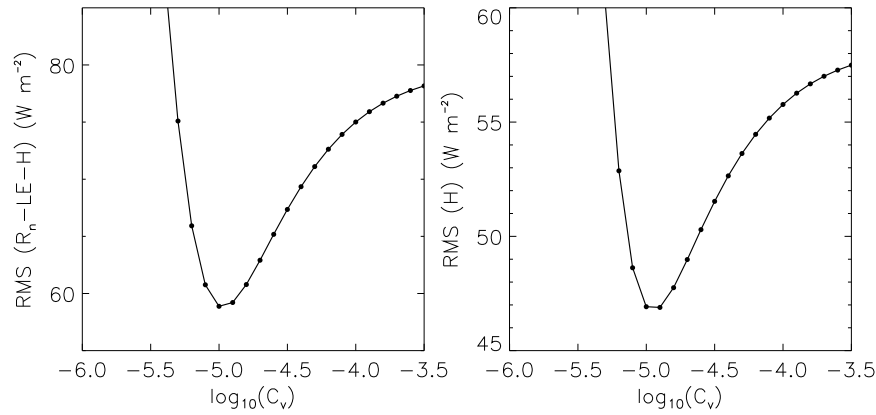


Figure III-37 : Résultats de l'optimisation du paramètre de capacité thermique de la végétation. Les résultats présentent les valeurs de $\epsilon_{RMS}(R_n-LE-H)$ et $\epsilon_{RMS}(H)$ en fonction du logarithme décimal de C_v .

III. 1. 2. 3 Paramètres $A-g_s$ et prise en compte du sous-bois

Dans le cas du Bray, nous connaissons a priori les paramètres $A-g_s$ du pin maritime (Tableau III-9) grâce à la méta-analyse et aux travaux de Picon et al. (1996). En même temps, nous disposons, au travers de la base de données, de tous les paramètres bioclimatiques nécessaires pour mener une étude des paramètres $A-g_s$ selon l'approche $g_s'-D_s'$ (détaillée Chap.II). Des mesures de températures radiométriques avaient été effectuées au-dessus de la canopée de pin qui, associées aux mesures de flux de chaleur latente et sensible, nous permettent d'estimer le déficit de saturation de l'air en surface des aiguilles D_s' (II-2), ainsi que la conductance stomatique à l'échelle de la feuille g_s' (II-3).

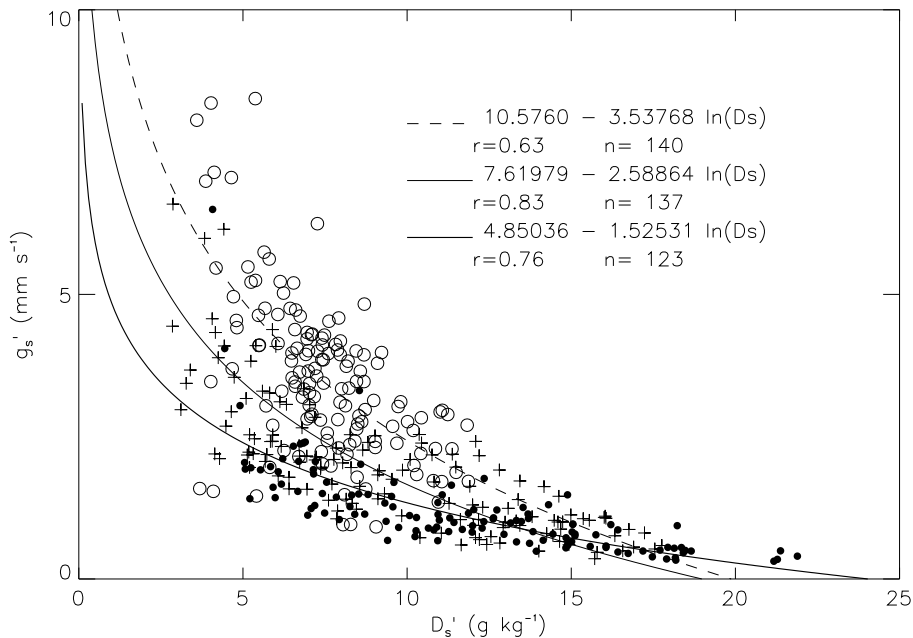


Figure III-38 : Conductance stomatique foliaire estimée g_s' à partir des mesures micrométéorologiques en fonction du déficit hydrique de l'air D_s' . Trois classes de contenu volumique en eau sont représentées correspondant à un sol sec (points noirs), humide (croix) et très humide (cercles). Un ajustement est proposé pour chaque classe afin de représenter la tendance générale.

La Figure III-38 présente les valeurs prises par g_s' en fonction de D_s' pour différents états de stress hydrique du sol. Avant d'utiliser les paramètres connus a priori du pin, nous avons effectué une analyse $g_s'-D_s'$ dans le but de retrouver la caractéristique de stratégie et les paramètres g_m , f_0 et D_{max} .

Une minimisation de l'erreur entre g_s simulée et g_s' observée est réalisée pour différentes valeurs du contenu en eau extractible du sol. Pour chaque intervalle du contenu en eau extractible, les paramètres g_m et f_0 sont optimisés. Une évolution de ces paramètres est représentée Figure III-39. Pour améliorer encore les simulations les valeurs de D_{max} et de g_c ont été ajustées simultanément. Des valeurs de $D_{max}=20 \text{ g kg}^{-1}$ et $g_c=0.8 \text{ mm s}^{-1}$ permettent de mieux reproduire g_s' .

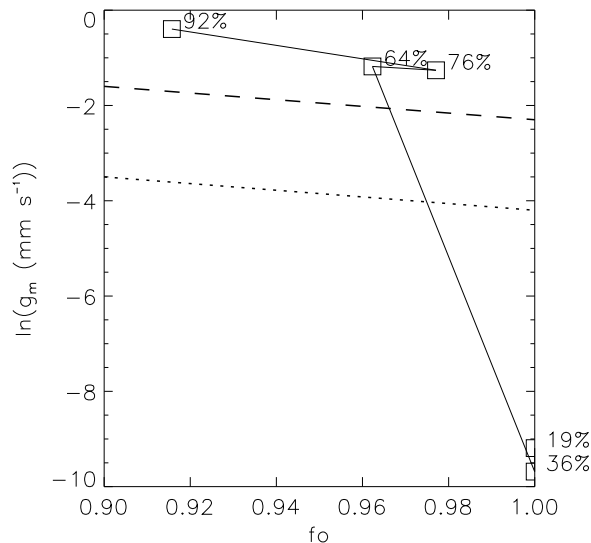


Figure III-39 : Evolution des paramètres $A-g_s$ dans l'espace $(\ln(g_m), f_0)$ en fonction du contenu extractible de l'eau. Optimisation réalisée avec $D_{max}=20 \text{ g kg}^{-1}$ et $g_c=0.8 \text{ mm s}^{-1}$.

Ce résultat est très différent du résultat trouvé avec les données de Picon et al. (1996) (Figure II-13). Nous avons attribué cette différence à l'influence de la molinie sur le comportement stomatique estimé du couvert (deux strates confondues). En effet, en se basant sur des études déjà réalisées, la molinie apparaît fortement sensible à D_s (Loustau et Cochard, 1991) et dispose d'une conductance cuticulaire particulièrement forte (Kerstiens, 1996).

Prise en compte d'une paramétrisation du sous-bois :

Les modèles de végétation de type "big-leaf" comme ISBA ne considèrent en 1D qu'une seule espèce végétale. Dans un couvert forestier, la prise en compte d'un sous-bois est généralement inévitable car il contribue quantitativement aux bilans environnementaux du couvert dans son ensemble. Dans le cas du site du Bray, la molinie s'avère une espèce très couvrante. Sa présence influence les échanges d'énergie et de masse du site (Lamaud *et al.*, 2001). Elle correspond à 1/3 de la surface foliaire totale du site en été et contribue également pour 1/3 dans la transpiration du site (Loustau et Cochard, 1991), tandis que seulement 20 % du PAR atteint le sous-bois (Hassika *et al.*, 1997). Il nous est donc paru nécessaire de modéliser la contribution de ce sous-bois de molinie, d'autant que celui-ci s'est avéré par la suite avoir un comportement différent de celui du pin vis-à-vis du stress hydrique de l'air et du sol.

A partir de ces constats, nous avons cherché à prendre en compte le rôle de la molinie dans le bilan hydrique et carboné du modèle sans tomber dans une démarche de complexification du modèle qui reviendrait à développer une deuxième couche de végétation dans ISBA. Une solution simple a pu être testée en appliquant aux différents niveaux de calcul de la conductance stomatique dans le couvert (niveaux de Gauss du transfert radiatif), des valeurs différentes des paramètres du modèle $A-g_s$ (Chap. I §III). De cette façon, nous modifions les caractéristiques de calcul de la conductance stomatique à différents niveaux dans le couvert, sans pour autant affecter les différents calculs de bilan énergétique du modèle.

Nous avons donc appliqué aux deux premiers niveaux (les plus hauts) du transfert radiatif (Figure I-6), les valeurs des paramètres $A-g_s$ du pin maritime trouvées dans la méta-analyse (Tableau III-16) de façon à retrouver les caractéristiques d'absorption du rayonnement solaire de celui-ci. Nous considérons enfin le dernier niveau comme caractéristique de la molinie. Cette modification affecte le calcul de la conductance stomatique, la transpiration et l'assimilation photosynthétique de la végétation. Dans cette nouvelle version, le type de végétation choisi peut adopter des comportements différents vis-à-vis du stress selon le niveau de Gauss considéré. Ici le pin est de type défensif ligneux tandis que la molinie est offensif herbacé. De plus, par cette approche, les caractéristiques de transfert radiatif sont prises en compte de façon plus rigoureuse. En effet, la molinie placée au dernier niveau de Gauss, dispose d'environ 20 % du rayonnement incident et compte pour 28 % (poids de Gauss, W_I) dans le calcul de la conductance du couvert, ce qui correspond aux estimations mesurées sur le site.

Une analyse $g_s'-D_s'$ associée à une démarche d'optimisation directe au travers du modèle ISBA- $A-g_s$, en tenant compte dans les deux cas de la paramétrisation du pin sur les 2 premiers niveaux de Gauss, nous a permis de déterminer les paramètres caractéristiques de la molinie.

Les deux approches convergent vers un comportement offensif herbacé de la molinie, avec une grande sensibilité au déficit en vapeur d'eau de l'air en accord avec les observations de Loustau et Cochard (1991). Une très grande valeur de conductance cuticulaire (Tableau III-16), a pu également être mise en avant, en accord avec la forte valeur de 1.07 mm s^{-1} donnée par Kerstiens, (1996). Les paramètres $A-g_s$ non calibrés ont été pris égaux aux valeurs définies par Calvet (2000).

Espèce	g_m^* (mm s^{-1})	f_0^*	D_{max}^* (g kg^{-1})	g_c (mm s^{-1})	θ_c	Type de stress
Pin Maritime	1.58	0.61	100	0.0	0.01	Ligneux - Défensif
molinie	1.36	0.95	29	1.07	0.4	Herbacé - Offensif

Tableau III-16 : Paramètres $A-g_s$ du pin maritime et du sous-bois de molinie du site du Bray.

L'introduction de la molinie dans le calcul de la conductance stomatique du couvert améliore l'estimation de celle-ci comme on peut le voir sur la Figure III-40. La couche herbacée modifie notamment dans le bon sens la sensibilité du modèle au déficit hydrique de l'air combiné à celui du stress hydrique du sol. Tandis que le modèle du pin présente une dynamique assez faible de la g_s vis-à-vis de D_s (Figure III-40, B), l'introduction de la paramétrisation du sous-bois modifie la dynamique de g_s' vis-à-vis de D_s' (Figure III-40, D et C) et permet de simuler de plus grandes valeurs de g_s' tout en augmentant la sensibilité globale à D_s' , conformément aux observations (Figure III-40, A).

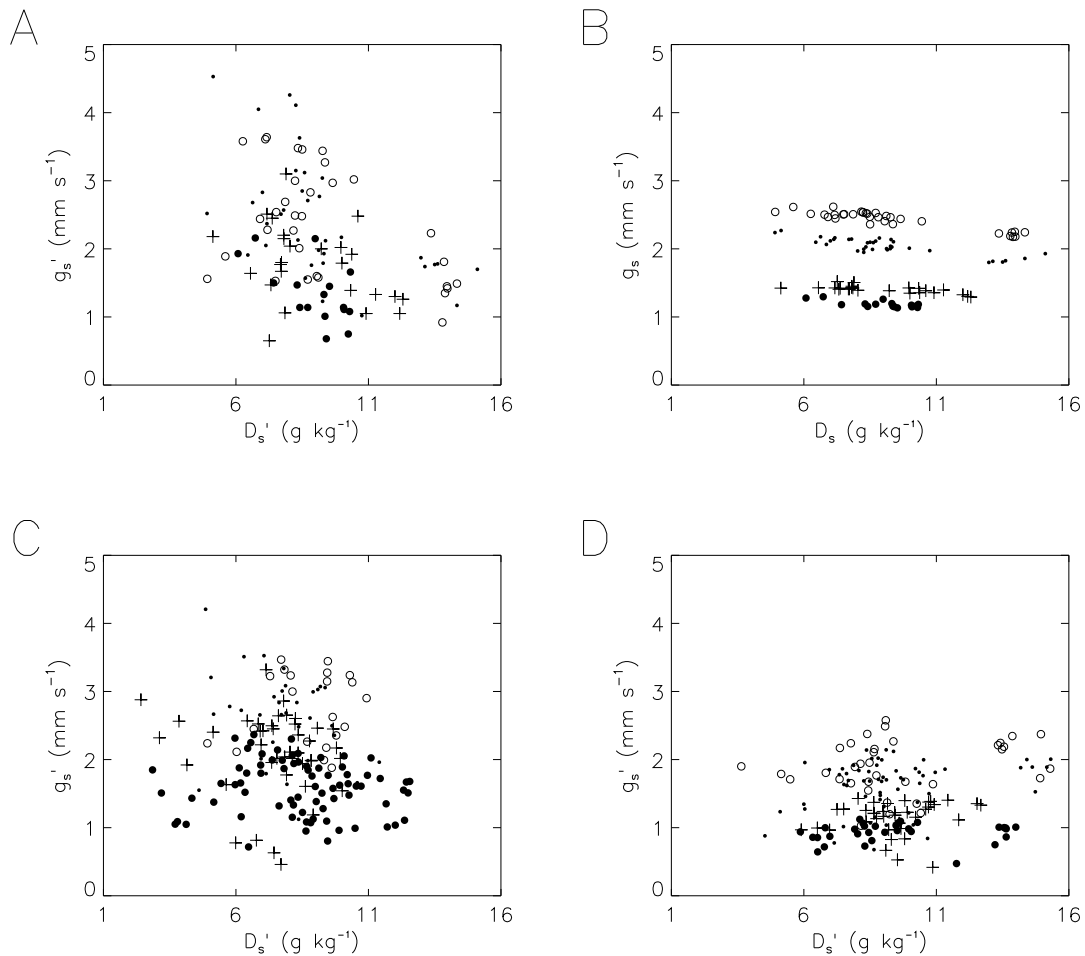


Figure III-40 : Comparaison des valeurs observées et simulées de conductance stomatique du couvert du Bray en fonction du déficit de saturation de l'air pour différentes valeurs du contenu en eau extractible θ_2 comprises dans les intervalles $[0.1-0.25]$, $[0.30-0.45]$, $[0.70-0.8]$ et $[0.9-1.0]$, symbolisées respectivement par des cercles pleins, des croix, des points et des ronds ouverts. (A, C et D) présentent la conductance moyenne du couvert g_s' en fonction du déficit effectif de saturation de l'air D_s' . (B) présente la conductance foliaire en fonction de D_s' , (A) les valeurs de référence produites à partir des mesures micrométéorologiques utilisées, (B) les simulations à l'échelle de la feuille par le modèle $A-g_s$ à partir des paramètres du pin (Tableau III-16), (D) les simulations à l'échelle du couvert par le modèle $ISBA-A-g_s$ à partir des seuls paramètres du pin et (C) les simulations à l'échelle du couvert par le modèle $ISBA-A-g_s$ en tenant compte des deux strates de végétation et des paramètres du Tableau III-16.

III. 1. 2. 4 Végétation interactive

L'évolution du LAI utilisé en référence est issue d'un modèle dont les paramètres ont été ajustés sur le site et pour les années choisies. Ce modèle se base sur des observations de terrain, mais peut sembler moins fiable que des observations directes comme c'était le cas pour les mesures de LAI de Hesse. Des mesures de PAI (Plant Area Index) existent sur le site mais ne prennent pas en compte le sous-bois et révèlent une faible dynamique annuelle (valeurs comprises entre 2.5 et $3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$). Rajoutons à cela le caractère cylindrique des aiguilles de pin qui rend plus difficiles les calculs de surface évaporante. Autant de raisons qui autorisent un ajustement des paramètres du modèle de croissance sur les flux de surface plutôt que sur le LAI de référence.

Suite à une analyse de sensibilité préliminaire, une valeur d'espérance de vie de 550 jours a été déterminée. Seules des valeurs d'espérance de vie plus grandes que l'année ($\tau_M > 370$ jours),

permettent de reproduire la dynamique lente du LAI de référence, et donnent des résultats satisfaisants dans l'estimation des flux d'évaporation et de carbone du site (Tableau III-17). Cette valeur élevée semble réaliste car l'espérance de vie réelle d'une aiguille de pin (ou cohorte) est de 2 à 3 ans (Porté et Loustau, 1998). La Figure III-41 présente la sensibilité des différentes fonctions coût $\epsilon_{RMS}(LAI)$, $\epsilon_{RMS}(LE)$, $\epsilon_{RMS}(F_c)$, $\epsilon_{RMS}(LE, F_c)$ et $\epsilon_{RMS}(R_n, LE, H, G)$ au paramètre α_B du modèle de croissance en considérant cette valeur de τ_M . Une forte instabilité des résultats apparaît dans cette étude pour des valeurs de α_B inférieures à 0.95 kg m^{-2} . Le modèle simule dans cette gamme de valeurs de α_B , des valeurs de LAI élevées qui assèchent le réservoir d'eau du sol jusqu'à atteindre le point de flétrissement. Le LAI chute brutalement (mortalité importante) et fausse les résultats, ce qui se traduit par une instabilité visible sur la Figure III-41.

On peut toutefois remarquer un minimum similaire entre les différentes fonctions coût qui dénote une homogénéité dans l'estimation des différents flux. Nous choisissons une valeur de rapport de biomasse sur LAI égale à 1.0 kg m^{-2} . Cette valeur permet de reproduire correctement les flux sans simuler de trop fortes valeurs de LAI , évitant ainsi d'assécher brutalement la réserve d'eau du sol. Une simulation de l'évolution du LAI obtenue est présentée Figure III-42.

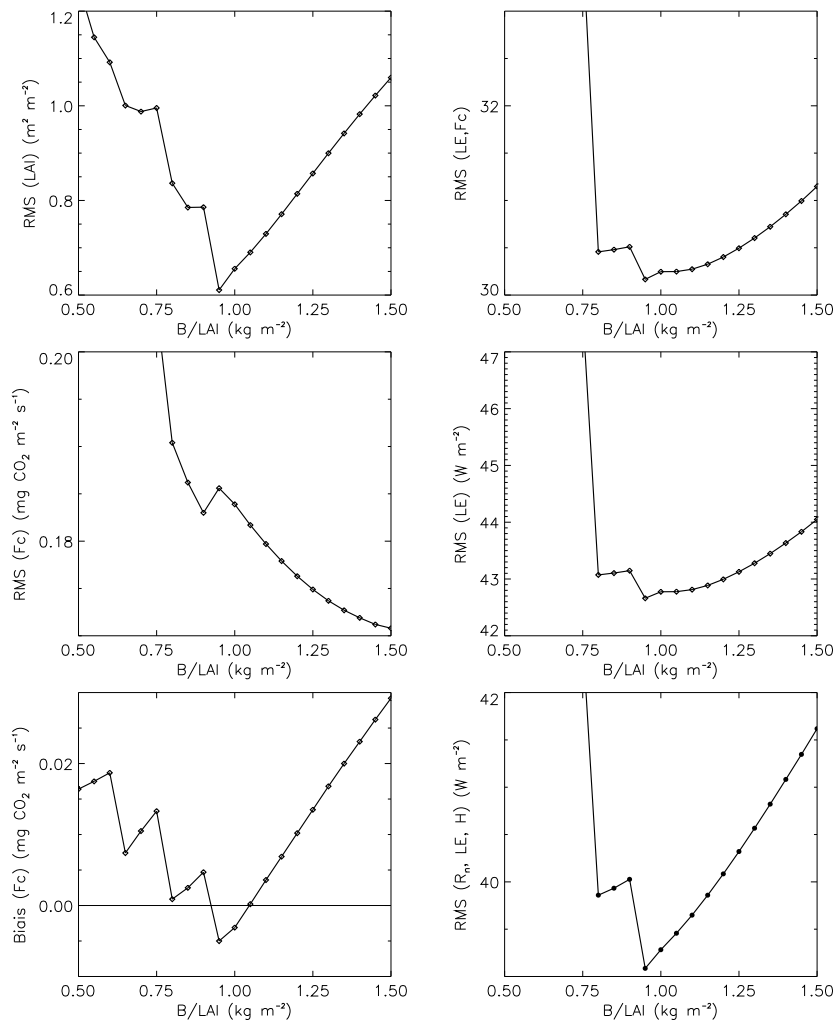


Figure III-41 : Sensibilité des différentes fonctions coût au paramètre α_B . Les résultats sont présentés pour une valeur d'espérance de vie de $\tau_M=550$ jours. En bas à gauche est présenté le biais sur le flux de carbone.

Paramètres du modèle de végétation utilisés dans cette étude :

α_B (g m ⁻²)	τ_M (jours)	LAI_{min} (m ² m ⁻²)
1000	550	1.0

Tableau III-17 : Paramètres A-g_s de végétation dynamique après étalonnage sur le site du Bray.

Le LAI simulé par le modèle (Figure III-42) présente une dynamique décalée temporellement avec un retard de 2 mois et des valeurs maximales de 15 à 25 % inférieures au LAI de référence.

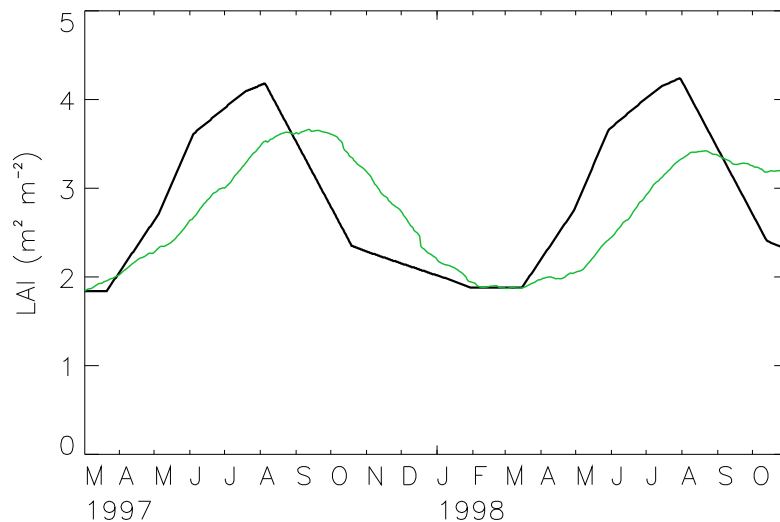


Figure III-42 : Comparaison entre le LAI de référence (trait noir) et le LAI dynamique (trait clair) simulé par ISBA-A-g_s avec les paramètres du Tableau III-17.

III. 1. 3 Respiration de l'écosystème

Pour estimer le terme de respiration de l'écosystème sur le site du Bray, nous avons suivi la même approche que celle utilisée pour le couvert de Hesse. Nous nous sommes appuyés sur le modèle de respiration de l'écosystème proposé par Berbigier *et al.* (2001) :

$$R_{eco} = 0.044 \times 0.96 \exp(0.105 T_{soil}) \quad (III-34)$$

où T_{soil} est la température en °C à l'interface sol-litière, soit quelques centimètres, mesurée sur le site et R_{eco} la respiration de l'écosystème exprimée en mg CO₂ m⁻² s⁻¹. Cette estimation a été réalisée par Berbigier *et al.* (2001) en ajustant les mesures de flux d'EC des nuits turbulentes ($u^* > 0.4$) aux mesures simultanées de température de l'interface.

Comme pour Hesse, nous avons transformé ce modèle pour lui donner la forme (III-24). Pour cela, nous avons ajusté les paramètres R_{e25} et Q_{10} aux simulations de température du sol T_2 d'ISBA pour retrouver les valeurs de (III-34) avec T_{soil} .

Le couple (R_{e25} , Q_{10}) qui propose la meilleure approximation est donné Tableau III-18 avec les résultats de cet ajustement Tableau III-19.

R_{e25} (mg CO ₂ s ⁻¹)	Q_{10}
0.387	2.22

Tableau III-18 : Paramètres du modèle de respiration de l'écosystème (III-24) ajusté au modèle de respiration propre au site. Extrait de Rivalland et al. 2003.

critère	T_2/T_{soil}	$R_{eco}(T_2)/R_{eco}(T_{soil})$
biais moyen	0°C	-0.002 mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
RMSE	0.42°C	0.029 mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹
critère de Nash	0.99	0.88
r^2	0.99	0.88

Tableau III-19 : Résultats statistiques de l'ajustement du modèle de respiration de l'écosystème et de la température du sol. T_2 est la température du modèle et T_{soil} celle de l'interface sol-litière mesurée.

Ogée *et al.* (2003) estime également dans le modèle MuSICA développé pour représenter le site du Bray, une respiration de l'écosystème. Celle-ci est décomposée en respiration des parties aériennes (Bosc *et al.*, 2003) et respiration de la litière et du sol à partir des mesures de (Loustau *et al.*, in press). Le modèle de respiration du sol et de la litière proposé est de la forme (III-24) avec un $Q_{10}=2.7$ et $R_{e15}=0.074$ mg CO₂ s⁻¹ (Ogée *et al.*, 2003). En comparant cette paramétrisation à celle de Berbigier *et al.* (2001), on peut estimer que la respiration du sol et de la litière représente 30 à 40 % de la respiration de l'écosystème.

III. 2 Validation

Nous reprendrons dans cette section les résultats de simulation des trois versions du modèle ISBA principalement abordées dans ce travail. La version ISBA-Standard (NON) et les versions ISBA-A-g_s en mode végétation imposée (AST) ou dynamique (LST), auxquelles a été implémentée la paramétrisation de la molinie dans le calcul de la conductance stomatique.

III. 2. 1 Contenu en eau du sol

Après ajustement du paramètre de drainage C_3 , on peut constater Figure III-43 que le modèle reproduit de façon satisfaisante l'évolution du contenu en eau du sol quelle que soit la version utilisée, avec des scores sur le critère de Nash de la version AST, de 87 et 95 % pour les années 1997 et 1998 (Tableau III-20). On peut relever un passage en dessous du point de flétrissement de la valeur du contenu en eau simulée en fin d'été, début d'automne pour cette même version. Cet assèchement excessif du sol se traduit par une chute de l'évapotranspiration correspondant à celle mesurée par EC (Figure III-44).

La version LAI dynamique propose la meilleure simulation, avec un critère de Nash de 89 et 97 % pour les années 1997 et 1998 (Tableau III-20). Ceci peut s'expliquer par le LAI plus faible

simulé par le modèle, comparé au *LAI* de référence, ce qui réduit la demande en évaporation estivale.

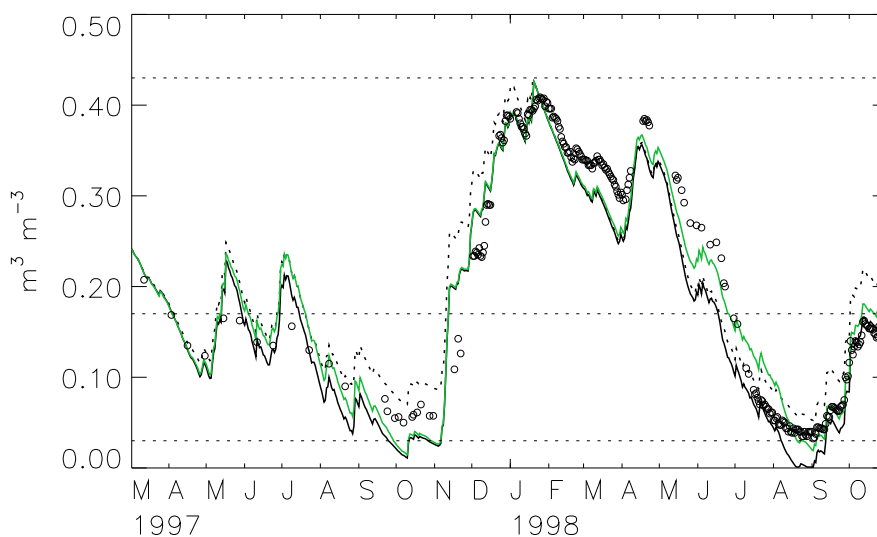


Figure III-43 : Comparaison entre les évolutions du contenu en eau du sol observé (ronds) et simulé par le modèle dans la version ISBA-Standard (traits tiretés), ISBA-A-gs LAI imposé (trait épais) et ISBA-A-gs LAI dynamique (trait fin vert).

III. 2. 2 Flux de surface

En terme de validation, on peut constater Tableau III-20 que les différentes versions d'ISBA présentent des scores voisins sur le site du Bray. Les différents flux de surface sont bien estimés, seul le flux de chaleur sensible présente en moyenne une surestimation importante qui est compensée dans la fermeture du bilan par une sous-estimation de rayonnement net par le modèle. La problématique est similaire à celle discutée sur Hesse. Le sous-bois de molinie et le tapis d'aiguille qui jonche le sol créent un écran à la pénétration de la chaleur similaire à celle d'un mulch. La température de surface, ici comparée à des mesures radiométriques infrarouges, est systématiquement surestimée, ce qui génère un flux de chaleur sensible lui-même surestimé.

Le rajout du sous-bois dans le calcul de la conductance stomatique du modèle A-gs, améliore la simulation dans sa globalité, notamment l'évapotranspiration et le flux de CO₂.

La version correspondant au *LAI* dynamique présente des résultats améliorés en terme d'évapotranspiration et de flux de carbone par rapport à la version où le *LAI* est imposé.

Tandis que l'évapotranspiration est correctement estimée en période de stress hydrique du sol, le modèle a quelques difficultés à simuler simultanément les flux de CO₂ correctement. On constate pendant ces périodes de stress une chute brutale de la photosynthèse (Figure III-44). Cette chute est moins flagrante dans la version dynamique qui génère un stress hydrique moindre.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

Version d'ISBA	Scores 1997/1998	E	H	R_n	$G=G_s+S$	T_s	$w_2 \times d_2$	$F_c \text{ CO}_2$
obs.	Moyennes	56/48 W m ⁻²	26/24 W m ⁻²	116/109 W m ⁻²	17/0 W m ⁻²	16.2/11.7 °C	158/158 mm	0.098/0.095 mg m ⁻² s ⁻¹
Standard ^a	rmse	38/38 W m ⁻²	43/50 W m ⁻²	13/15 W m ⁻²	35/23 W m ⁻²	1.8/1.0 °C	49/31 mm	-
	biais moyen	3/2 W m ⁻²	22/23 W m ⁻²	-8/-11 W m ⁻²	-17/1 W m ⁻²	1.2/0.4 °C	39/3 mm	-
	Nash	0.81/0.77	0.75/0.66	1/0.99	0.33/0.49	0.93/0.98	0.67/0.92	-
A-gs AST ^b	rmse	43/48 W m ⁻²	53/57 W m ⁻²	12/14 W m ⁻²	34/24 W m ⁻²	1.8/1.2 °C	57/27 mm	0.215/0.212 mg m ⁻² s ⁻¹
	biais moyen	-2/-2 W m ⁻²	25/26 W m ⁻²	-8/-10 W m ⁻²	-15/2 W m ⁻²	1.2/0.6 °C	50/9 mm	0.010/0.029 mg m ⁻² s ⁻¹
	Nash	0.76/0.63	0.62/0.55	1/0.99	0.36/0.44	0.93/0.97	0.54/0.94	0.46/0.47
A-gs AST ^c	rmse	40/40 W m ⁻²	43/46 W m ⁻²	12/14 W m ⁻²	34/22 W m ⁻²	1.7/1.0 °C	30/25 mm	0.204/0.198 mg m ⁻² s ⁻¹
	biais moyen	8/8 W m ⁻²	16/17 W m ⁻²	-7/-9 W m ⁻²	-16/2 W m ⁻²	1.1/0.4 °C	10/-18 mm	- 0.015/0.003 mg m ⁻² s ⁻¹
	Nash	0.79/0.75	0.75/0.71	1/1	0.38/0.52	0.94/0.98	0.87/0.95	0.51/0.54
A-gs LST ^d	rmse	39/42 W m ⁻²	44/50 W m ⁻²	11/14 W m ⁻²	33/24 W m ⁻²	1.6/1.1 °C	29/20 mm	0.185/0.168 mg m ⁻² s ⁻¹
	biais moyen	8/3 W m ⁻²	17/22 W m ⁻²	-7/-10 W m ⁻²	-16/2 W m ⁻²	1.1/0.5 °C	11/-5 mm	-0.027/- 0.037 mg m ⁻² s ⁻¹
	Nash	0.81/0.72	0.75/0.65	1/0.99	0.38/0.44	0.94/0.97	0.89/0.97	0.59/0.67

Tableau III-20 : Scores sur les simulations semi-horaires sur le site du Bray, pour les différentes versions d'ISBA. 3 versions d'ISBA sont présentées, la version standard, la version A-gs stress avec le LAI imposé (AST) et la version A-gs avec le LAI dynamique (LST).

^a ISBA-std, pas de représentation de la photosynthèse, résistance stomatique minimale $R_{s,min}=200 \text{ s m}^{-1}$

^b ISBA-A-gs, une seule couche de pin maritime, paramétrisation du stress défensive selon Picon

($g_m^*=1.58 \text{ mm s}^{-1}$, $f_0^*=0.6$, $D_{max}=100 \text{ g kg}^{-1}$, $\theta_c=0.01$)

^c ISBA-A-gs, avec inclusion de la paramétrisation du sous-bois de molinie (Tableau III-16).

^d ISBA-A-gs, avec inclusion de la paramétrisation du sous-bois de molinie et LAI dynamique (Tableau III-17).

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

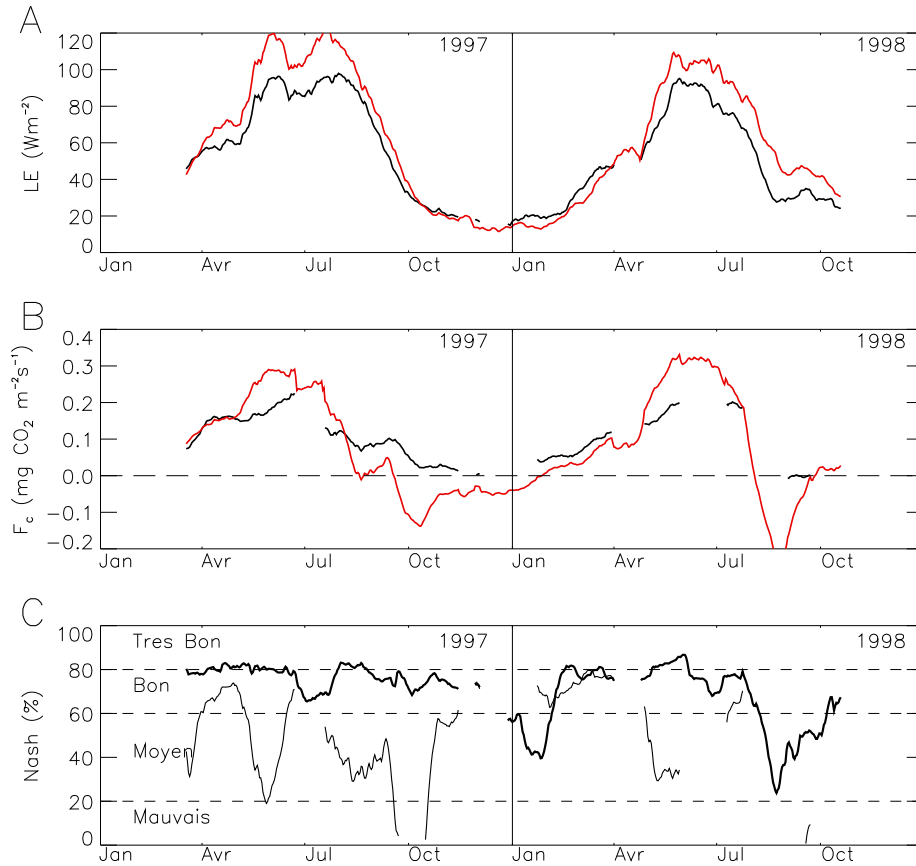


Figure III-44 : Moyenne glissante sur 30 jours des flux d'évapotranspiration (A) et de CO₂ (B), simulé (trait rouge) et observé (trait noir). Moyenne glissante sur 30 jours du critère de Nash sur le flux LE (trait épais bleu) et sur le flux de CO₂ (trait fin noir). Extrait de Rivalland et al. (2003).

Ainsi, la Figure III-44 montre que le modèle simule de façon satisfaisante le flux d'évapotranspiration à travers un score de Nash souvent bon, voire très bon. Cependant cette même figure présente des disparités dans la qualité de l'estimation du flux de CO₂. Des résultats bien meilleurs à l'échelle de la demi-heure peuvent être obtenus en diminuant la valeur de la conductance mésophyllienne, mais au détriment de l'estimation du stockage carboné annuel (*NEE*). Ce problème lié au changement d'échelle temporelle s'est révélé particulièrement difficile à résoudre sur le site du Bray.

Cependant, la simulation des flux dans leur ensemble est satisfaisante sur le site comme le témoignent les comparaisons entre flux simulé et flux observé de la Figure III-45 puisque les régressions présentent des pentes entre 0.89 et 1.

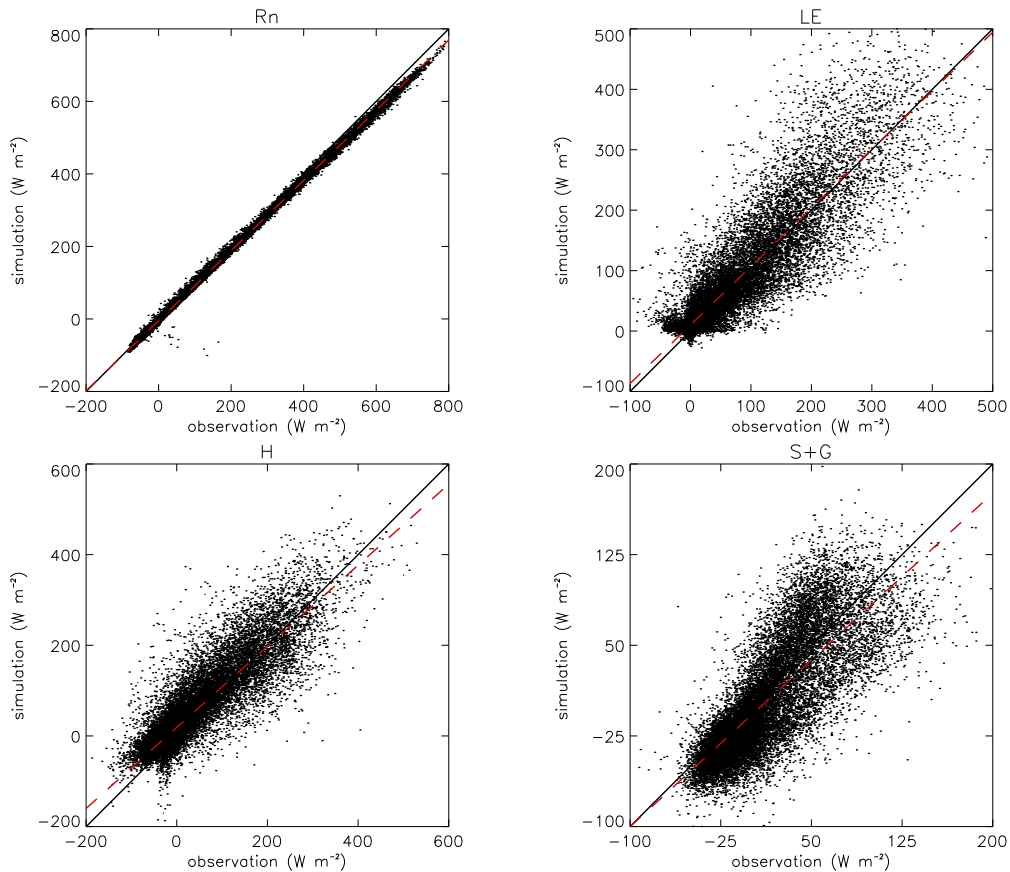


Figure III-45 : Comparaison entre les flux simulés par le modèle (version AST) et mesurés sur le site pour le rayonnement net (R_n), le flux de chaleur latente (LE), le flux de chaleur sensible (H) et le flux de conduction dans le sol + stockage dans l'air (G+S).

III. 2. 3 Bilan net carboné

Le bilan carboné annuel est simulé sur le site du Bray pour les années 1997 et 1998. Le cumul présenté Figure III-46 reproduit la tendance observée, mais conserve un biais négatif que ce soit dans la version *LAI* dynamique ou imposée. Il semble, au vu des résultats de cumuls annuels présentés Tableau III-21, que le modèle sous-estime l'assimilation brute (GPP) et de façon proportionnelle la respiration (R_{eco}) de l'écosystème ce qui, in fine, tend à équilibrer le bilan net de la simulation aboutissant à un biais faible. Or en comparant les cumuls de carbone journaliers et nocturnes, on constate une surestimation de la respiration nocturne associée à une sous-estimation du cumul net journalier. Ces deux résultats semblent en contradiction et la raison pourrait venir d'une différence réelle entre le flux de respiration de l'écosystème journalier et nocturne.

Il apparaît que l'apport de la paramétrisation de la molinie dans la couche de sous-bois du modèle améliore la simulation du flux de carbone, à la fois au pas de temps semi-horaire et annuel. Notons que de meilleures simulations du flux de carbone au pas semi-horaire ont été réalisées avec des paramétrisations différentes du pin et de la molinie sans tenir compte des résultats du Chapitre II. Toutefois, les améliorations du modèle à l'échelle de temps fine provoquent systématiquement une détérioration de l'estimation du stockage annuel. Ces constatations dénotent aussi une prise en compte relativement mauvaise du couplage entre évapotranspiration et flux de carbone dans le cas du Bray.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

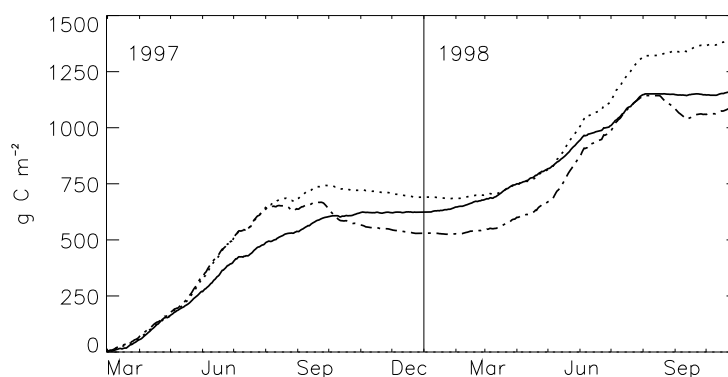


Figure III-46: 2 ans d'évolution du cumul journalier net de carbone (NEE). Sont présentés avec le cumul observé (trait plein), la simulation ISBA-A-g_s incluant le sous-bois de molinie en mode végétation forcée (trait alternés), et la simulation avec la seule paramétrisation du pin (trait tireté).

1997/1998	GPP (g C m ⁻² yr ⁻¹)	R _{eco} (g C m ⁻² yr ⁻¹)	NEE (g C m ⁻² an ⁻¹)	E (mm yr ⁻¹)	Référence
Observations	2300±100/-	1680±100/-	623±40/536±40	546±90/469±90	Berbigier <i>et al.</i> , 2001
ISBA-A-gs AST ^a	2079/1718	1390/1017	689/701	572/490	-
ISBA-A-gs AST ^b	1876/1549	1373/1001	503/547	629/550	-
ISBA-A-gs LST ^b	1823/1338	1372/1009	451/329	620/500	-

Tableau III-21 : Observations et simulations de l'assimilation brute (GPP), de la respiration de l'écosystème (R_{eco}), du bilan net carboné (NEE) et de l'évaporation annuelle (E), les valeurs observées et simulées sont données de mars à décembre 1997 et de janvier à novembre 1998.

^a ISBA-A-g_s, une seule couche de pin maritime, paramétrisation du stress défensive selon Picon (g_m^{*}=1.58 mm s⁻¹, f₀^{*}=0.6, D_{max}=100 g kg⁻¹, θ_c=0.01)

^b ISBA-A-g_s, avec inclusion de la paramétrisation du sous-bois de molinie.

En valeurs journalières, on peut constater une tendance du modèle à sur-estimer le flux net de CO₂ simulé dans la version LAI imposé (AST) pour les fortes valeurs et sous-estimer les valeurs faibles ou négatives comme l'attestent la pente supérieure à 1 (Figure III-47). La version LAI interactif (LST) ne présente qu'une sous-estimation des valeurs faibles à l'échelle journalière. Le biais négatif est bien visible dans cette dernière simulation.

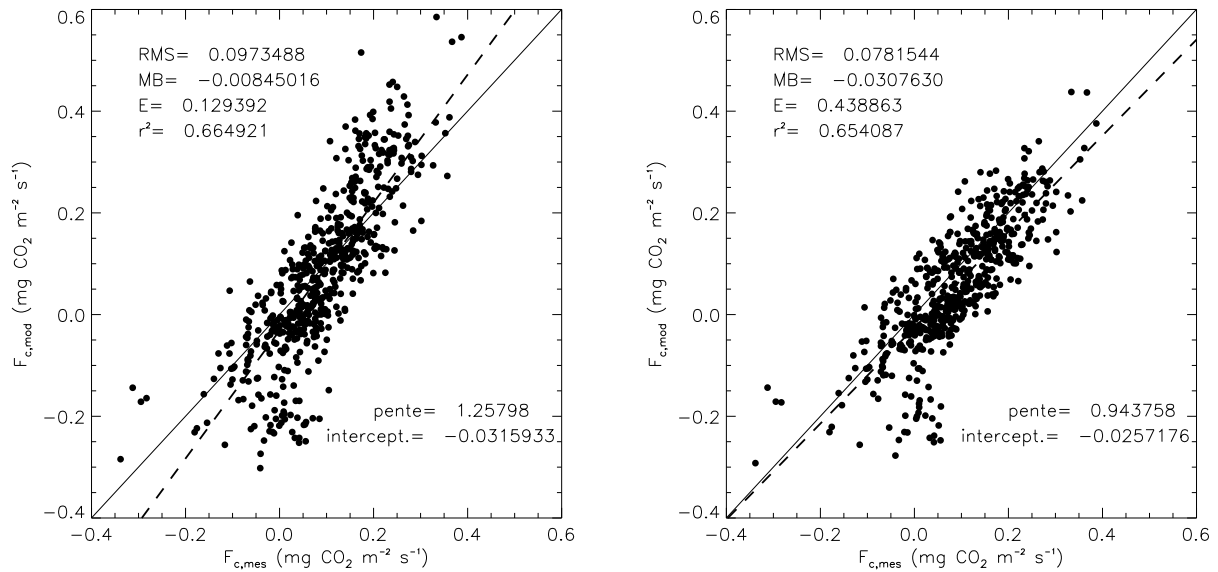


Figure III-47 : Comparaison des moyennes journalières du flux net de CO₂ observé et simulé par le modèle dans sa version AST (gauche) et LST (droite).

III.3 Conclusion

Une optimisation des paramètres des différentes versions du modèle ISBA vient d'être présentée sur le site du Bray. Nous avons constaté le rôle non négligeable du sous-bois de molinie dans les bilans d'énergie, d'eau et de carbone du site. Suite à cette constatation, nous avons présenté une façon simple d'améliorer l'estimation de la conductance stomatique à l'échelle du couvert du modèle en introduisant une paramétrisation du sous-bois dans le calcul $A-g_s$. Cependant, des difficultés ont été rencontrées pour reproduire correctement, à la fois le flux d'évapotranspiration et le flux de carbone en surface. Des contradictions sont apparues dans les résultats entre les différentes échelles de temps annuelles et instantanées concernant essentiellement le bilan carboné.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

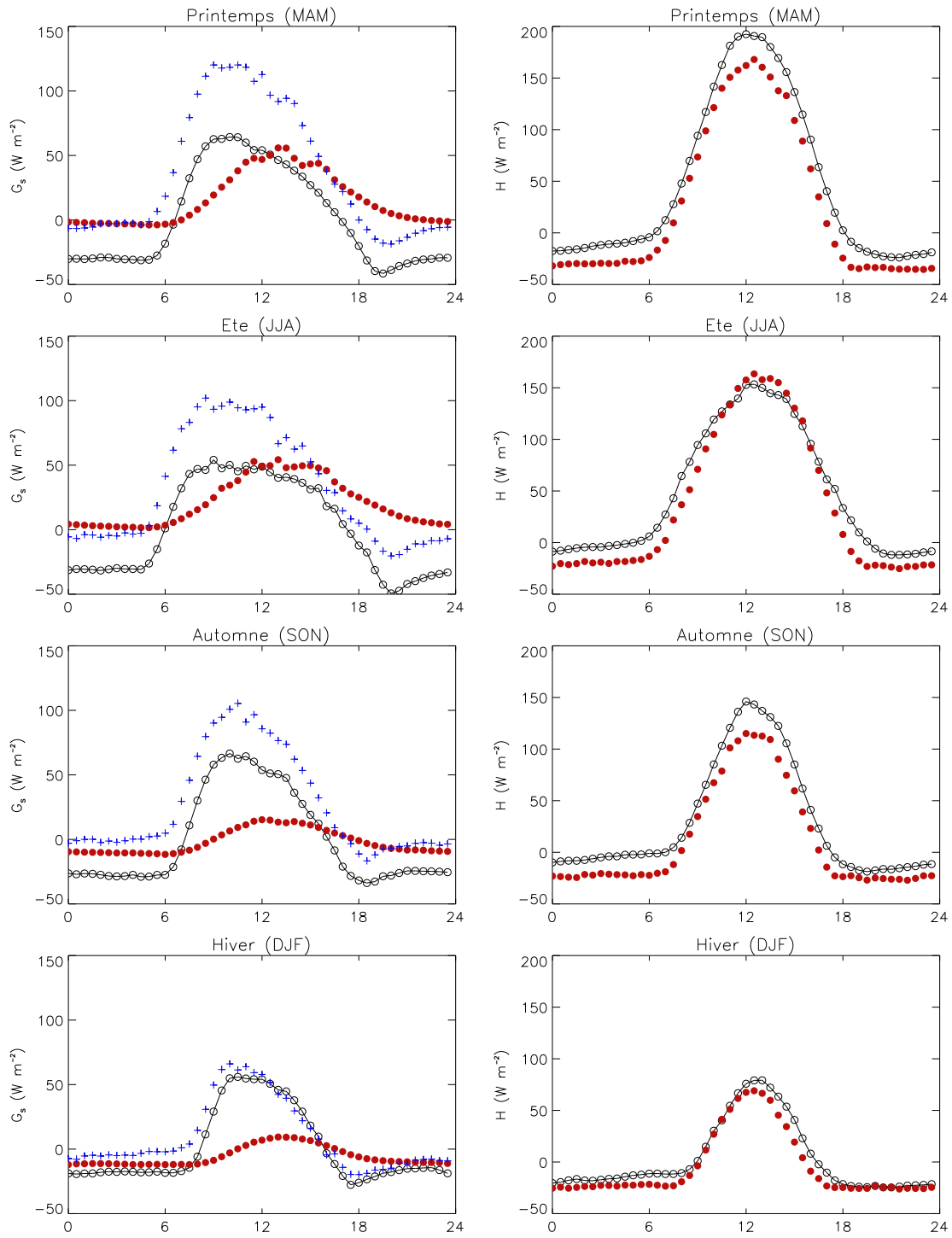


Figure III-48 : Site du Bray - **A gauche**, cycle diurne du flux de conduction observé dans le sol (cercles pleins), résultant du défaut de bilan $Rn-LE-H$ (croix) et simulé par le modèle dans sa **version AST** (cercles liés). **A droite** cycle diurne du flux de chaleur sensible observé (cercles pleins) et simulé (cercles liés).

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

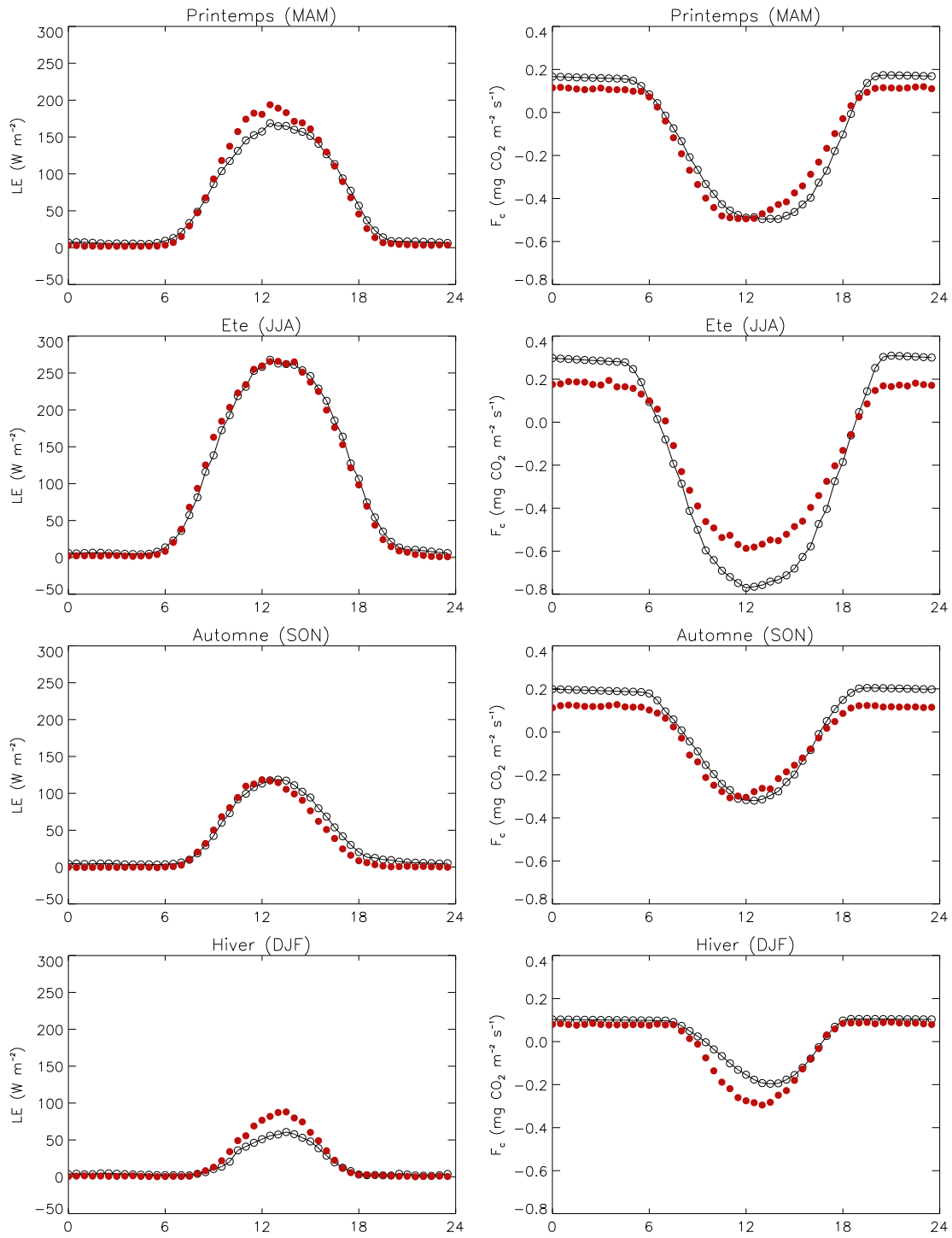


Figure III-49 : Cycle diurne du flux d'évaporation et de CO₂ observé et simulé par EC (cercles pleins) et simulé par le modèle dans sa **version LST** (cercles vides liés) sur le site du Bray. Les 4 saisons sont représentées.

IV Expérience d'intercomparaison PILPS-C1 (Loobos)

Les expériences PILPS réalisées depuis le début des années 1990 jusqu'à nos jours (Pitman *et al.*, 1993, Henderson-Sellers *et al.*, 1993, Henderson-Sellers *et al.*, 1995) ont fait avancer la connaissance des mécanismes qui gouvernent l'évaporation entre la surface et l'atmosphère ainsi que ceux qui gouvernent l'hydrologie de bassin versant. Les résultats principaux de ces travaux ont été l'amélioration significative de la physique des modèles de surface. Ils ont permis de mettre en avant le rôle important de la paramétrisation de l'évolution du contenu en eau dans le sol et du stress hydrique dans les modèles.

Actuellement, l'étude du cycle du carbone et de l'eau est à la base d'améliorations des schémas de surface couplant les processus biophysiques et biogéochimiques. Un exemple concret des possibilités offertes par ces types de modèles vient d'être présenté au travers des 2 applications sur les sites de Hesse et du Bray. L'augmentation des sites expérimentés et des bases de données mondiales comme FLUXNET, donne le matériel de recherche nécessaire à la validation des modèles faisant intervenir le cycle du carbone.

L'expérience PILPS-C1 a été proposée à l'initiative du groupe d'étude GEWEX/GLASS (Global Land-Atmosphere System Study). L'objectif de ce projet est de comparer les modèles simulant le cycle de l'eau et les modèles simulant à la fois le cycle de l'eau et celui du carbone. Pour cette première expérience, le site choisi est un couvert forestier de pin sylvestre sur lequel des mesures continues sont disponibles sur une période de 2 ans.

Deux questions sont posées à la communauté scientifique :

- Quelle est la capacité des modèles à correctement reproduire les processus biophysiques et biogéochimiques ?
- Est-ce que les modèles qui intègrent le cycle du carbone sont plus performants que ceux qui ne l'intègrent pas dans la simulation des bilans d'eau et d'énergie ?

IV.1 Programme et modèles impliqués

Le site forestier de Loobos, aux Pays-Bas, a été choisi comme site expérimental pour ce premier exercice d'intercomparaison de modèles concernant le cycle du carbone. Une description du site est proposée dans ce chapitre § I.3.3. Ce site fait parti du réseau CARBOEUROPE / EUROFLUX. Les flux de CO₂, chaleur latente et sensible, ont été mesurés en continu par covariance turbulente (*EC*) de Janvier 1997 à Décembre 1998 (entre autre), sur une tour haute de 27 m avec une fréquence d'acquisition de 30 min. Le fetch du site est de 1.5 km dans toutes les directions, la forêt s'étendant sur une surface bien plus grande. Cette information montre que les mesures d'*EC* sont bien représentatives du type de couvert existant à proximité du mat de mesure.

Parallèlement, une station météorologique automatique a mesuré les flux radiatifs de courte et grande longueur d'onde, incidents et réfléchis, ainsi que les variables climatiques telles que : vent, précipitations, flux de chaleur dans le sol et humidité relative. Sur site, les mesures de précipitations ont été effectuées simultanément au-dessus et en dessous du couvert. Toutes ces données ont permis d'établir un forçage climatique fiable et continu sur une période d'étude de 2 ans.

De plus, comme sur la plupart des sites du réseau EUROFLUX, des mesures annexes comme l'indice foliaire (*LAI*), l'albédo, la rugosité de surface (z_0) et les caractéristiques du sol ont été effectuées.

IV. 1. 1 Les différentes étapes

Un protocole commun concernant la mise en place des simulations a été défini. Ainsi, différents types de simulations ont été réalisées dans le cadre du programme d'intercomparaison. Certaines plus orientées vers le couplage entre les processus biophysiques et biogéochimiques, d'autres orientées vers le cycle du carbone. Du fait de la grande variété des modèles existants, il n'était pas demandé aux participants d'effectuer toutes les configurations de simulation. Seule la simulation de base décrite ci-après était requise pour tous.

○ Simulation court terme, « run libre » : *F-E*

C'est la simulation de base imposée à tous les participants. La période d'expérimentation correspondante à cette simulation court terme commence au 1^{er} janvier 1997 et se termine fin décembre 1998, soit 2 ans continus. Pour cette application, un nombre restreint de renseignements est fournis aux participants concernant les paramètres de surface et de végétation du site. Le principal objectif de cette simulation est d'évaluer la capacité des modèles à reproduire les flux de surface d'un site spécifique en puisant dans les seules bases de données régionales ou globales pour définir les paramètres de surface (on se place dans les conditions d'une simulation à grande échelle).

L'évaluation des résultats de cette simulation sera principalement réalisée par comparaison aux flux de chaleur latente et sensible ainsi qu'au flux net de CO₂.

○ Simulation court terme, « run contraint » : *C-E*

Cette simulation correspond à la deuxième phase du programme d'intercomparaison, elle est réalisée après analyse des "runs libres". Cette simulation est basée sur le même protocole que le « run libre », la différence réside dans le fait que le modèle est contraint par des forçages supplémentaires issus des mesures terrain sur site tels que : la capacité photosynthétique, le *LAI*, la rugosité de surface, le contenu en eau et la température du sol ainsi que des informations sur les compartiments de carbone du sol.

L'objectif de cette simulation est de séparer la contribution des différents processus en soulignant les changements apportés aux résultats de simulation *F-E* par l'apport d'une information de terrain supplémentaire.

○ Simulations long terme (100 ans), « run libre » et « contraint » : *F-100 et C-100*

Ces simulations, essentiellement axées sur le cycle du carbone, vont permettre d'aborder le problème complexe du « spin-up » des modèles en considérant les différents compartiments de carbone. En effet, dans la plupart des sites du réseau EUROFLUX, le bilan carboné n'est pas à l'équilibre, contrairement à ce qu'impose un « spin-up », mais correspond généralement à un puits de carbone (le cumul annuel du flux net de l'écosystème correspond à un stockage de carbone - Valentini et al., 2000).

Pour ces simulations, un forçage de 100 ans a été reconstitué à partir de données climatiques. Ces simulations sont limitées aux modèles qui calculent explicitement tous les termes du bilan carboné de l'écosystème, ce qui n'est pas encore le cas d'ISBA-*A-g_s*. Les simulations seront comparées aux observations accumulées au fil du siècle lors des inventaires forestiers ainsi qu'aux flux nets de CO₂ mesurés sur les 2 dernières années.

Nous ne participons pas à cette dernière simulation dans la mesure où ISBA-*A-g_s* ne possède pas encore de routine spécifique pour résoudre les problèmes de stockage du carbone dans la matière organique du sol et la respiration de ce compartiment. Ces développements se feront dans l'avenir en collaboration avec le LSCE par le couplage d'ISBA-*A-g_s* avec le module CENTURY de carbone du sol qui est utilisé dans ORCHIDEE.

IV. 1. 2 Les participants

La participation y a été largement internationale et a montré l'intérêt de la communauté scientifique à intégrer le cycle du carbone dans les schémas de surface.

Les modèles participant à l'intercomparaison sont présentés Tableau III-22 :

Modèle	Laboratoire	Pays	Référence	LAI	C sol
AVIM2	Institut des sciences atmosphériques	Chine	Ji, 1995	oui	
CLASS	Office Météorologique Canadien (CMO)	Canada	Verseghy <i>et al.</i> , 1993 Verseghy, 1991	oui	oui
CSIRO-GA	Université de Macquarie	USA			
IBIS	Université de Wisconsin	USA	Kucharik <i>et al.</i> , 2000 Foley <i>et al.</i> , 1996	oui	oui
ISBA-Std ISBA-A-g _s	Centre National de Recherche Météorologique	France	Noilhan et Mahfouf, 1996 Calvet <i>et al.</i> , 1998b	oui	non
MC1/BIOMAP	Université de l'état d'Oregon	USA			
ORCHIDEE	IPSL/LSCE	France	Krinner <i>et al.</i> , 2003	oui	oui
SPONSOR	Laboratoire du climat	Russie		non	non
SWAP	Laboratory of Soil Water	Russie		oui	oui
SWAPS-C	Alterra	Hollande	Van Dam <i>et al.</i> , 1997	oui	oui
VISA	Université du Texas	USA			

Tableau III-22 : Participants et références bibliographiques des modèles. LAI et Csol correspondant à la présence ou non du calcul du LAI dynamique et du carbone dans le sol, dans les modèles.

IV. 2 Première phase : run libre

Cette phase s'est cloturée en mars 2002 avec une présentation des résultats en mai 2002.

IV. 2. 1 Paramètres physiologiques libres

Pour imposer les paramètres de végétation dans la première phase du travail d'intercomparaison, nous nous sommes essentiellement appuyés sur les travaux effectués sur le pin maritime, en considérant que l'essence de pin sylvestre et les conditions de croissance de celui-ci dans les dunes de sable des Pays-Bas étaient voisines de celle des Landes.

Au moment de faire les simulations, nos travaux dans le domaine s'étaient arrêtés aux valeurs du Tableau III-5 qui furent utilisées dans la version ISBA-A-g_s dans laquelle le LAI était imposé.

Concernant la version ISBA-Standard, nous avons appliqué la valeur de résistance stomatique minimale $R_{s_{min}} = 150 \text{ s m}^{-1}$ proposée par Masson *et al.*, 2002 correspondante à la classe de végétation de conifère tempéré.

Le forçage LAI utilisé dans cette première phase de l'intercomparaison (run F-E) est extrait de la base de données ECOCLIMAP (Figure III-17). Les paramètres de surface associés à ce forçage sont présentés dans les Tableau III-4-6.

IV. 2. 2 Terme de respiration de l'écosystème

Pour estimer le terme de respiration de l'écosystème, terme clef du calcul du bilan net carboné instantané de l'écosystème, nous nous sommes appuyé sur les résultats d'un ajustement des mesures de corrélations turbulentes nocturnes à la température du sol, établie sur le site d'étude et publié dans un rapport du KNMI (Steenveld, 2002) :

$$R_{eco} = 0.037 \exp(0.094 T_{soil}) \quad r^2=0.83 \quad (III-35)$$

où $T_{.5}$ représente la température du sol à -5 cm mesurée sur site que l'on suppose voisine de la température profonde T_2 simulée par ISBA. T_{soil} est donc remplacé par T_2 dans le modèle.

IV. 2. 3 Résultats de la première phase

Après soumission des résultats de simulation de la première phase. J'ai effectué un calcul des scores préliminaires sur les sorties 30 min du modèle à partir de la base de donnée libre de téléchargement sur Internet (mesures de flux de corrélation turbulente au même pas de temps). Ces résultats sont rassemblés dans les Tableau III-23 à Tableau III-25 :

	1997	RMSE (W m ⁻²)	Biais moyen (W m ⁻²)	Nash (%)	Coefficient de corrélation	Moyennes (W m ⁻²)	Nombre de mesures (%)
ISBA-Std	<i>R_n</i>	9.7	-2.9	99.6	1.00	64.5	100.
	<i>LE</i>	45.5	7.2	44.8	0.66	35.6	86.6
	<i>H</i>	50.9	11.5	67.7	0.74	11.0	91.4
ISBA-A-gs AST	<i>R_n</i>	11.2	-4.4	99.5	0.94	64.5	100.
	<i>LE</i>	40.3	-6.3	56.6	0.74	35.6	86.6
	<i>H</i>	49.7	22.7	69.2	0.73	11.0	91.4

Tableau III-23 : Scores sur le rayonnement net, le flux d'évapotranspiration et de chaleur sensible pour 1997. Simulations F-E.

	1998	RMSE (W m ⁻²)	Biais moyen (W m ⁻²)	Nash (%)	Coefficient de corrélation	Moyennes (W m ⁻²)	Nombre de mesures (%)
ISBA-Std	<i>R_n</i>	9.4	-4.2	99.6	1.00	63.1	86.2
	<i>LE</i>	51.5	8.6	32.9	0.60	34.6	65.7
	<i>H</i>	54.7	18.7	57.5	0.65	5.0	68.5
ISBA-A-gs AST	<i>R_n</i>	10.9	-4.42	99.5	0.95	63.1	86.2
	<i>LE</i>	43.1	-5.64	53.1	0.69	34.6	65.7
	<i>H</i>	55.7	30.9	55.9	0.74	5.0	68.5

Tableau III-24 : Scores sur le rayonnement net, le flux d'évapotranspiration et de chaleur sensible pour 1998. Simulations F-E.

Dans le jeu de données disponibles, le flux de conduction dans le sol (G_s) existe mais ne correspond pas strictement aux sorties d'ISBA. En effet le flux de conduction d'ISBA, nous l'avons vu, représente le défaut de bilan énergétique, c'est à dire R_n-LE-H , intégrant la composante de stockage dans la végétation. Les deux termes ne sont de ce fait pas comparables.

Les résultats concernant la première phase sont satisfaisants dans la mesure où ils ont été obtenus sans ajustements. Le rayonnement net est correctement simulé dans les deux versions du modèle. L'évapotranspiration est mieux estimée par la version ISBA-A-gs, que par la version ISBA-Std, cette différence est directement liée au choix de g_m et Rs_{min} , sous-estimés dans les

deux cas. On peut en effet constater que la version standard surestime l'évaporation tandis que la version *A-g_s* la sous-estime. Dans les deux cas, le modèle surestime également le flux de chaleur sensible avec un biais largement positif certainement pour les mêmes raisons que sur les sites du Bray et de Hesse.

Le modèle de respiration de l'écosystème proposé par Steeneveld (2002), a permis d'établir une estimation du flux instantané de carbone dans la version *A-g_s*. L'estimation de ce flux s'avère donner de bons résultats en termes de flux net de carbone avec un critère de Nash supérieur à 60 % et permet d'accéder à l'échelle annuelle aux termes du bilan carboné avec des valeurs voisines de celles trouvées dans la littérature (Tableau III-33).

<i>ISBA-A-g_s</i>	Fc	RMSE (mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Biais moyen (mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Nash (%)	r ²	Moyennes (mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Nombre de mesures (%)
<i>AST</i>	1997	0.169	-0.012	60.3	0.80	-0.041	67.2
	1998	0.161	-0.012	66.9	0.80	-0.044	62.2

Tableau III-25 : Scores sur le flux net de CO₂.

L'évolution du cycle diurne de ces différentes variables (*R_n*, *H*, *LE*, *F_c*) simulées par le modèle et comparées aux observations, permet de mettre en avant les périodes où la simulation s'éloigne des observations. C'est notamment le cas de *H*, surestimé systématiquement, et de *LE*, surestimé en été et sous-estimé en automne et en hiver. De plus, on peut noter un lien direct entre la qualité de la représentation de *LE* et du flux de carbone (Figure III-51).

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

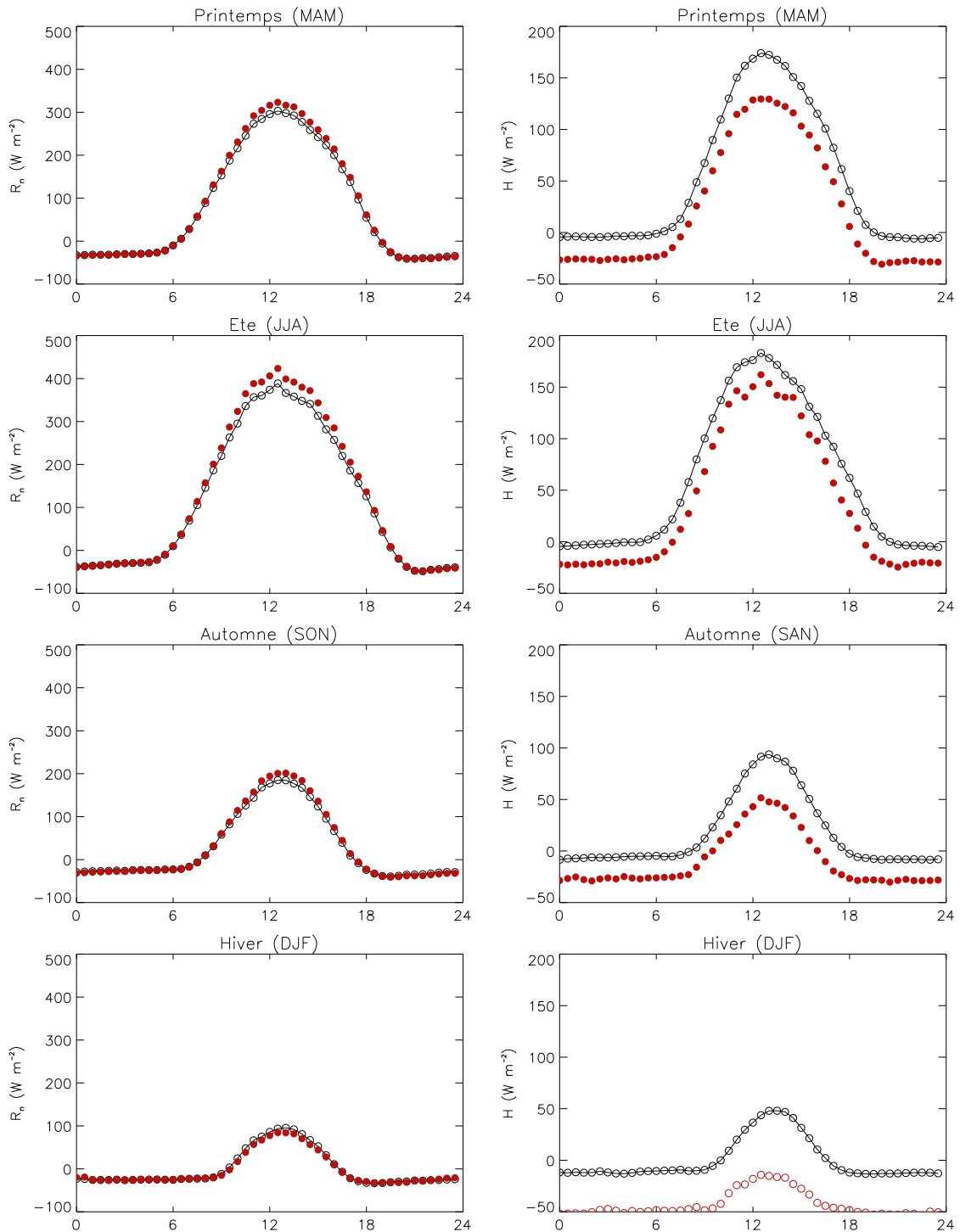


Figure III-50 : Cycle diurne du rayonnement net et du flux de chaleur sensible observé (ronds pleins) et simulé par le modèle lors du run FE dans sa version AST (cercles vides liés). Les 4 saisons sont représentées.

La Figure III-50 montre clairement la surestimation systématique du flux de chaleur sensible dans le cas du run FE et dans la version AST du modèle.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

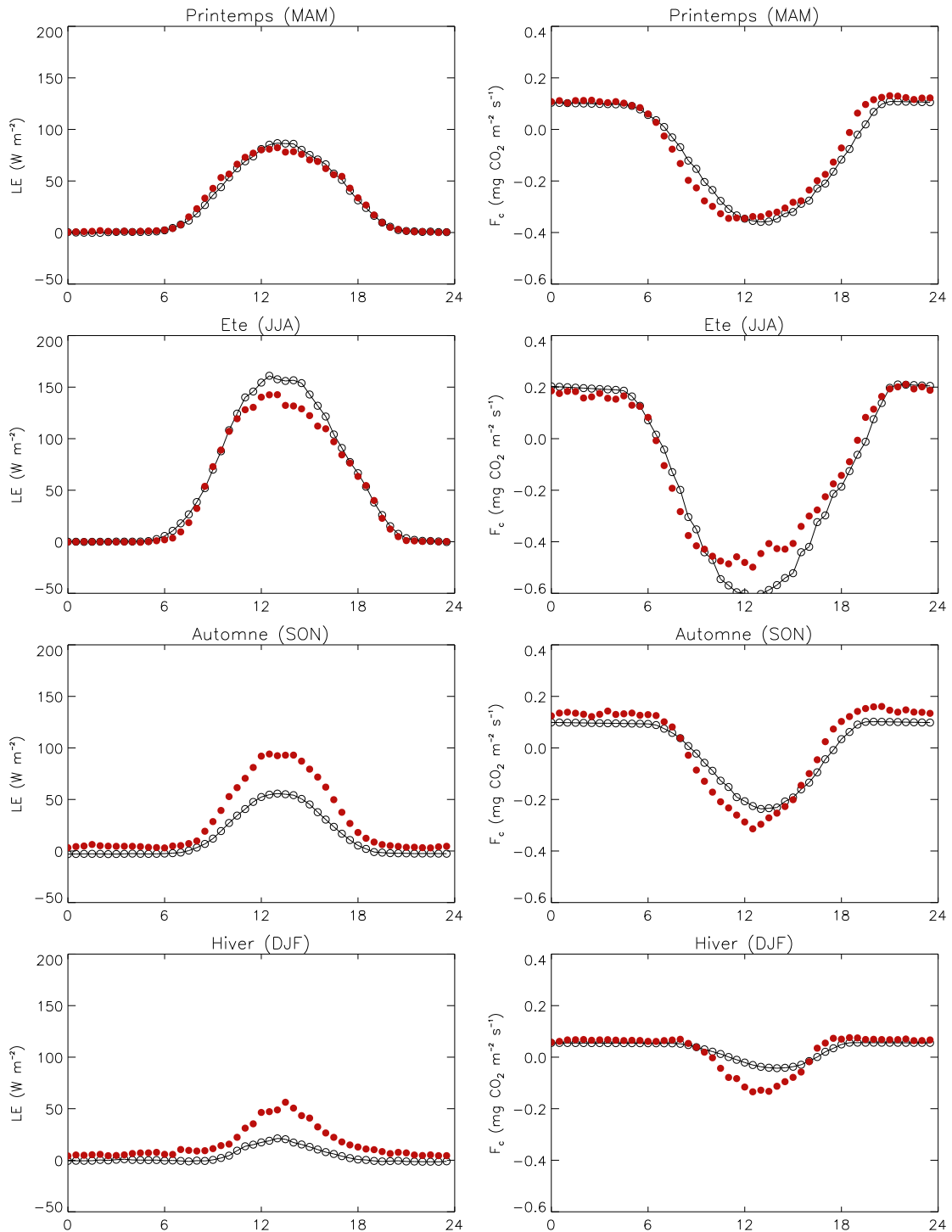


Figure III-51 : Cycle diurne du flux d'évaporation et de CO₂ observé (ronds pleins) et simulé par le modèle lors du run FE dans sa version AST (cercles vides liés). Les 4 saisons sont représentées.

La Figure III-51 montre le lien direct entre l'estimation du flux d'évaporation et du flux de carbone. Ils évoluent tous deux dans le même sens et présentent une surestimation estivale et une sous-estimation hivernale.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

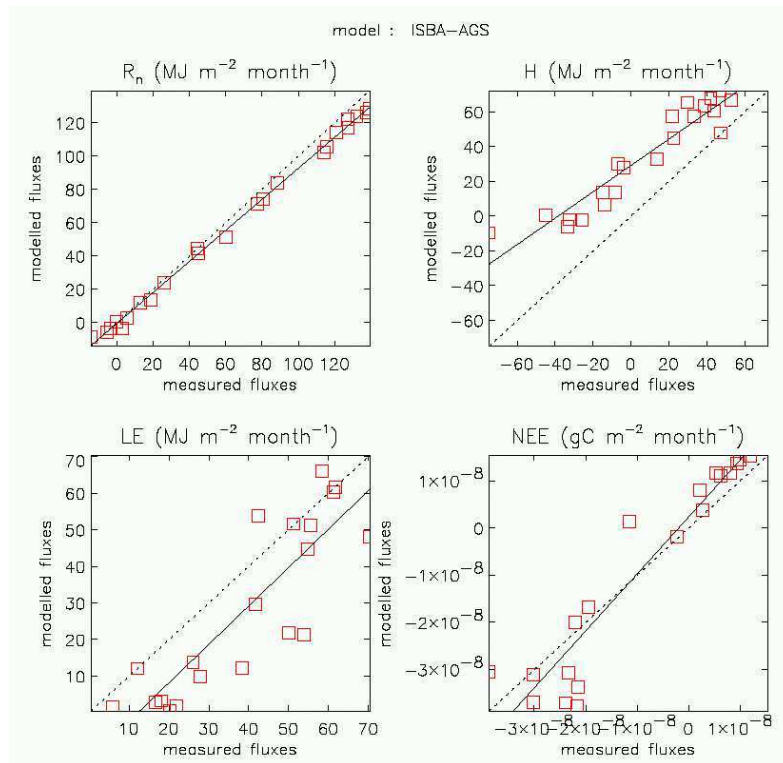


Figure III-52 : Comparaison entre les flux moyens mensuels observés et simulés par le modèle ISBA-A-gs.

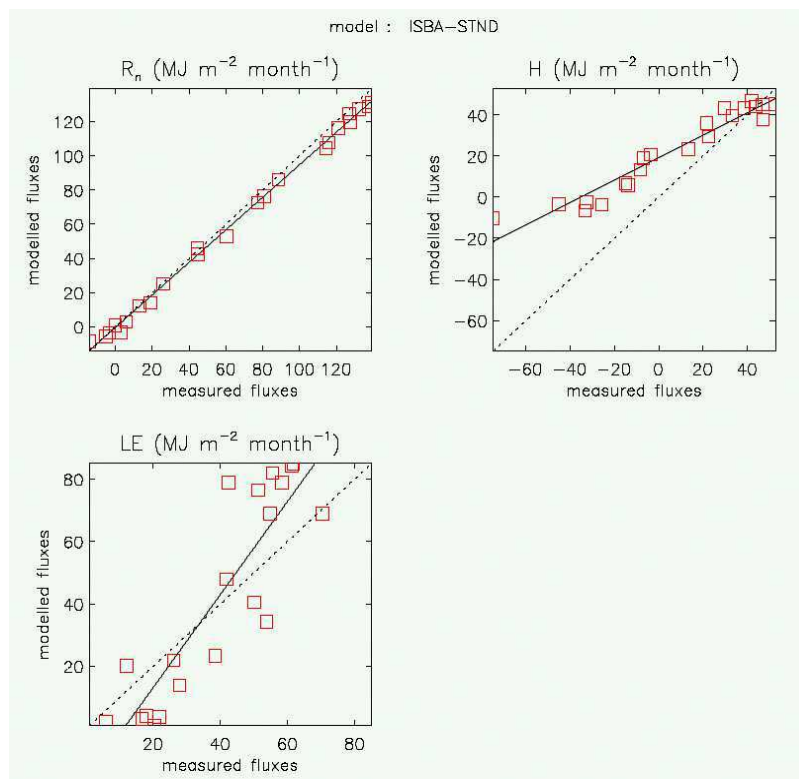


Figure III-53 : Comparaisons entre les flux moyens mensuels observés et simulés par le modèle ISBA-Standard.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

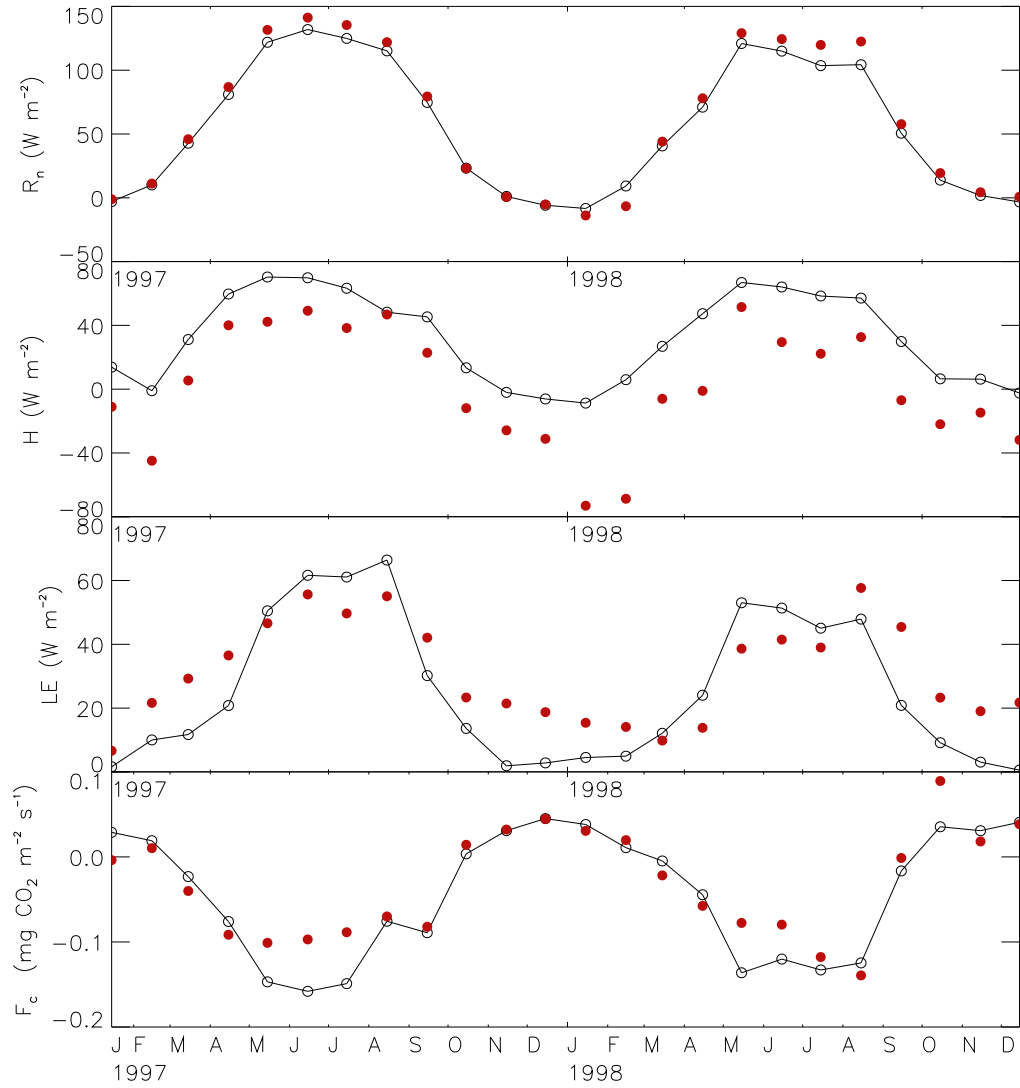


Figure III-54 : moyennes mensuelles du rayonnement net, du flux de chaleur sensible, de l'évapotranspiration et du flux de CO_2 observées (rond pleins) et simulées par le modèle dans sa version AST lors du run libre. Notez une inversion de signe dans la représentation du flux de CO_2 .

IV. 3 Deuxième phase : run contraint

Dans cette seconde phase de l'exercice d'intercomparaison, des mesures de terrain proposées par Alterra (E. Moors) ont été mises à disposition de tous les participants. Chacun est alors libre de corriger la paramétrisation de son modèle pour prendre en compte cette information supplémentaire.

Les simulations issues de cette seconde phase sont dites "contraintes".

IV. 3. 1 Paramètres de surfaces contraint

La liste des informations disponibles pour cette seconde phase est présentée dans le tableau ci-dessous :

Paramètre	Valeur	Remarques
<i>LAI</i>	Pin : 1.5-1.9 m ² m ⁻² sous-bois : 0.3-1.5 m ² m ⁻²	Mesures LICOR 2000 : séparation du sous-bois et de la canopée, valeurs ponctuelles de 1997 à 2000.
Assimilation nette maximale foliaire	A_m : 9.1-12.6 μmol m ⁻² s ⁻¹ $\overline{A_m} = 10.2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ soit 0.45 mgCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	Mesures à l'échelle de l'aiguille à l'aide d'un analyseur CIRAS1 PP Systems des gaz de photosynthèse de la plante. Mesures sur deux années et sur différents échantillons d'arbres. Note : conditions hydriques non stressées.
Hauteur des arbres	Dominant : 16.4 m Moyenne : 15.5 m Base : 9.5 m	Mesures de 1997 avec hauteur de base des premières branches
Profondeur de la zone racinaire	Moyenne : 0.40 m Maximum : 2.5 m	Communication du Service Forestier des Pays-Bas
Épaisseur de la litière	11 cm sous la tour 3 à 9 cm aux environs	Observations
Contenu en eau du sol	-3, -5, -25, -75 et -200 cm	Mesures en continue en contenu volumique : 1997 et 1998
Profondeur de la nappe	jusqu'à 4 m	Mesures manuelles, distance à la surface
Température du sol	-3, -5, -25, -75 et -200 cm	Mesures en continue : 1997 et 1998
Respiration du sol	Ajustement en fonction de la température du sol : $R_{soil}(T_{soil}) \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	Mesures en chambre portative

Tableau III-26 : Paramètres d'observation disponibles dans la deuxième phase de PILPS-C1.

L'étude de ces nouvelles informations nous a amené à modifier un certain nombre de paramètres décrivant la surface du modèle.

o Evolution du *LAI*

Les observations (LAI canopée + LAI sous-bois = LAI_{obs}) présentent une évolution de l'indice foliaire voisine de celle proposée par Ecoclimap mais d'une amplitude plus faible. De façon à imposer les ordres de grandeurs observés, nous avons appliqué un rapport homothétique (III-36) aux valeurs de LAI d'Ecoclimap (LAI_{eco}).

$$LAI_{new} = \frac{LAI_{eco} - \min(LAI_{eco})}{\frac{\max(LAI_{eco}) - \min(LAI_{eco})}{\max(LAI_{obs}) - \min(LAI_{obs})}} + \min(LAI_{obs}) \quad (III-36)$$

Où LAI_{new} correspond à la nouvelle estimation du LAI de forçage. Le résultat est une dynamique du LAI beaucoup plus faible, avec une valeur minimale conservée et une valeur maximale diminuée de 30 %.

○ **Conductance mésophyllienne g_m^***

Les mesures à l'échelle foliaire (aiguille) du taux d'assimilation net maximum de photosynthèse (A_m), nous ont permis d'estimer une valeur de conductance mésophyllienne en condition non stressée du pin sylvestre ainsi qu'un intervalle de confiance de cette valeur.

En conditions idéalisées, l'assimilation maximale dans $A-g_s$ s'écrit selon (II-13). En considérant les valeurs des paramètres $A-g_s$ du Tableau I-1, la relation (II-12) ligneuse entre f_0^* et g_m^* , et une concentration atmosphérique moyenne de CO_2 de 350 ppm, nous pouvons estimer l'assimilation nette maximale associée à une valeur de conductance mésophyllienne, atteinte sur une gamme de température réaliste (Figure III-55). Une valeur de $g_m^* = 1.12 \text{ mm s}^{-1}$ permet de simuler une assimilation nette maximale équivalente à celle observée à l'échelle de la feuille.

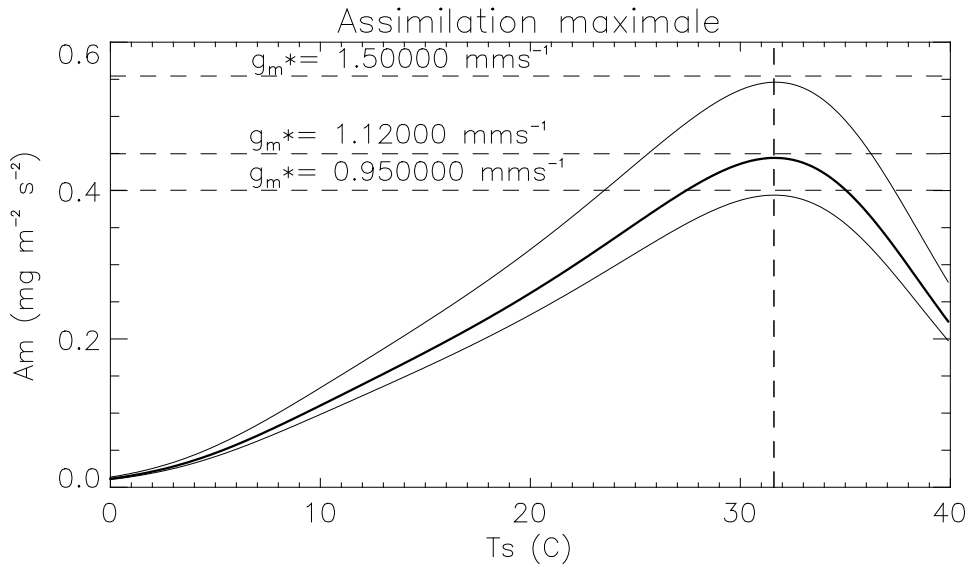


Figure III-55 : Evolution du taux d'assimilation maximal calculé par le modèle en fonction de la température pour différentes valeurs de conductance mésophyllienne en condition non stressée. Les pointillés correspondent aux valeurs minimales, moyennes et maximales du taux d'assimilation maximal observé.

○ **Résistance stomatique minimale Rs_{min}**

La résistance stomatique minimale utile dans la version standard du modèle, peut être estimée à partir de la conductance mésophyllienne de la version $A-g_s$ au travers d'une relation théorique qui relie Rs_{min} à g_m^* . Cette relation s'écrit :

$$\frac{1}{Rs_{min}} = \frac{1.6}{(1 - f_0^*)(C_s - \Gamma)} A_{m,max} \left[1 - \exp\left(g_m^* f_0^* \frac{C_s - \Gamma}{A_{m,max}}\right) \right] \quad (III-37)$$

$$\text{Soit } R_{s_{\min}} = \frac{(1 - f_0^*)(C_s - \Gamma)A_{\max_{\text{obs}}}}{1.6} \quad (\text{III-38})$$

En tenant compte de l'évolution en fonction de la température (Figure III-56), la valeur de $R_{s_{\min}}$ correspondante à la conductance mésophyllienne déterminée, est $R_{s_{\min}} = 255 \text{ s m}^{-1}$

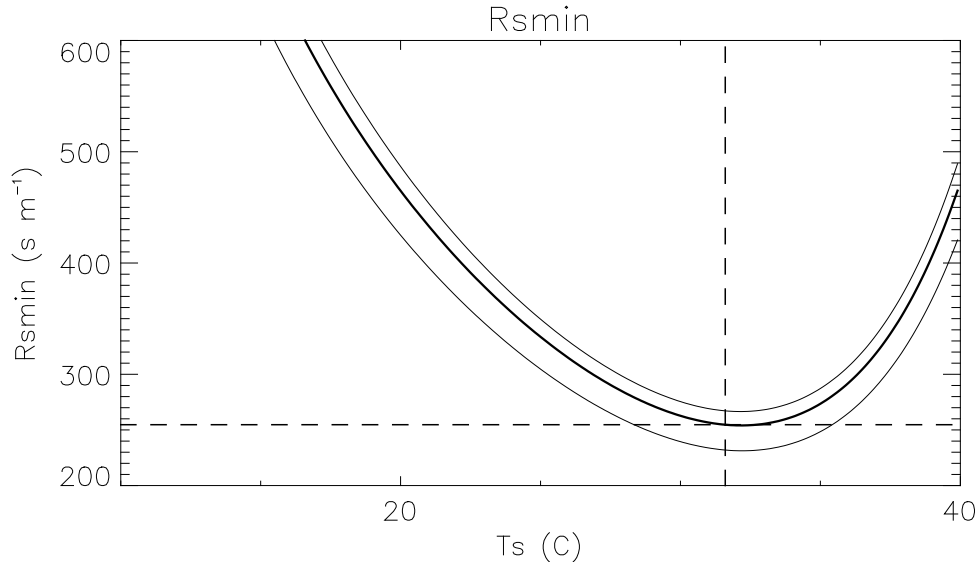


Figure III-56 : Evolution de la résistance stomatique minimale en fonction de la température calculée selon (III-38). L'intersection des traits pointillés caractérise la paramétrisation choisie.

○ **Respiration de l'écosystème**

Les comparaisons entre les mesures de température du sol et les estimations du modèle (T_2), montrent une bonne corrélation avec un coefficient supérieur à 0.8 (Tableau III-28).

ISBA / observations	MB (°C)	RMSE (°C)	Nash (%)	r^2
$T_2 / T_{-3 \text{ cm}}$	0.48	2.38	72	0.89
$T_2 / T_{-5 \text{ cm}}$	0.41	2.92	52	0.81

Tableau III-27 : Scores entre la température T_2 simulé par ISBA et la température du sol mesurée en continue à -3 et -5 cm de profondeur.

	R_{eco} ($\text{mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Q_{10}	Biais Moyen ($\text{mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	RMSE ($\text{mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Nash (%)
$T_2 / T_{-3 \text{ cm}}$	0.237	1.850	0.0002	0.013	89.6
T_2	0.388	2.560	0	0	100

Tableau III-28 : Paramètres du modèle de respiration de l'écosystème (III-24) ajusté au modèle de respiration de Steeneveld (2002) en considérant la température $T_{-3 \text{ cm}}$ et aux simulations de respiration de l'écosystème de la version A-g, F-E.

Dans cette seconde phase, nous conservons la paramétrisation de la première phase qui nous semble pertinente.

Chapitre III : Application aux couverts forestiers

Les valeurs des paramètres du modèle en Q_{10} (III-24) correspondantes à la formulation du KNMI (III-35) sont présentées dans le Tableau III-29.

R_{e25} (mg CO ₂ s ⁻¹)	Q_{10}
0.388	2.56

Tableau III-29 : Paramètres du modèle de respiration de l'écosystème (III-24) ajusté au modèle de respiration propre au site (III-35).

IV. 3. 2 Résultats de la deuxième phase

De la même façon que dans la première phase, j'ai effectué un calcul des scores préliminaires sur les sorties 30 min du modèle à partir de la base de donnée disponible sur Internet. Ces scores sont présentés dans les Tableau III-30-31.

	1997	RMSE (W m ⁻²)	Biais moyen (W m ⁻²)	Nash (%)	r ²	Moyennes observations (W m ⁻²)	Nombre de mesures (%)
ISBA-Std	<i>R_n</i>	9.6	-3.2	99.6	1.00	64.5	100.
	<i>LE</i>	37.8	-5.1	62.0	0.63	35.6	86.6
	<i>H</i>	47.2	22.9	72.3	0.79	11.0	91.4
ISBA-A-g_s	<i>R_n</i>	9.9	-3.7	99.6	1.00	64.5	100.
	<i>LE</i>	41.1	-9.4	55.0	0.58	35.6	86.6
	<i>H</i>	50.8	26.3	67.8	0.77	11.0	91.4

Tableau III-30 : Scores sur le rayonnement net, le flux d'évapotranspiration et de chaleur sensible pour 1997. Simulations C-E.

	1998	RMSE (W m ⁻²)	Biais moyen (W m ⁻²)	Nash (%)	r ²	Moyennes observations (W m ⁻²)	Nombre de mesures (%)
ISBA-Std	<i>R_n</i>	9.4	-4.5	99.6	1.0	63.1	86.2
	<i>LE</i>	40.8	-4.6	58.0	0.60	34.6	65.7
	<i>H</i>	53.5	31.2	59.2	0.73	5.0	68.5
ISBA-A-g_s	<i>R_n</i>	9.7	-5.0	99.6	1.0	63.1	86.2
	<i>LE</i>	43.6	-8.8	51.9	0.55	34.6	65.7
	<i>H</i>	57.9	34.6	52.4	0.71	5.0	68.5

Tableau III-31 : Scores sur le rayonnement net, le flux d'évapotranspiration et de chaleur sensible pour 1998. Simulations C-E.

	Fc	RMSE (mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Biais moyen (mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Nash (%)	r ²	Moyennes observations (mg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Nombre de mesures (%)
ISBA-A-gs	1997	0.167	-0.005	61.2	0.63	-0.041	67.2
	1998	0.162	-0.004	66.4	0.67	-0.044	62.2

Tableau III-32 : Scores sur le flux net de CO₂. Simulations C-E.

Ces nouvelles simulations contraintes (C-E) diffèrent des précédentes (F-E) essentiellement au travers d'une amélioration sur les scores de la version standard du modèle, notamment sur le flux d'évaporation qui était surestimé dans la première phase à cause d'une valeur imposée du $R_{s_{min}}$ trop faible. Cette amélioration se répercute également sur l'estimation du flux de chaleur sensible dont le biais est réduit. Concernant la version $A-g_s$ option AST , l'augmentation de la valeur de conductance mésophyllienne proposée est compensée dans son impact sur les flux par la diminution du LAI . Le modèle de respiration de l'écosystème reste inchangé et les scores sur les simulations des différents flux sont très voisins entre les simulations F-E et C-E. Cependant, le cumul de NEE est mieux représenté dans le run C-E.

Année		$A-g_s - AST$ ($g C m^{-2} an^{-1}$) <i>F-E</i>	$A-g_s - AST$ ($g C m^{-2} an^{-1}$) <i>C-E</i>	Observation ($g C m^{-2} an^{-1}$)	Bibliographie ($g C m^{-2} an^{-1}$)	Référence
1997	<i>NEE</i>	428	364	334	210±80 338±80	Valentini <i>et al.</i> , 2000 Dolman <i>et al.</i> , 2002
	<i>GPP</i>	1419	1369	-	1560±100	Valentini <i>et al.</i> , 2000
	<i>R_{eco}</i>	994	1005	-	1340±100	Valentini <i>et al.</i> , 2000
1998	<i>NEE</i>	306	260	247	220±80	Base Carboeurope
	<i>GPP</i>	1256	1218	-	1360±100 ⁽¹⁾	"
	<i>R_{eco}</i>	949	958	-	1140±100 ⁽¹⁾	"

Tableau III-33 : Bilan des flux de carbone entre la végétation et l'atmosphère. Simulations libres (F - E), contrainte (C-E) et observations pour les années 1997 et 1998. ⁽¹⁾Extrapolation des flux nocturnes.

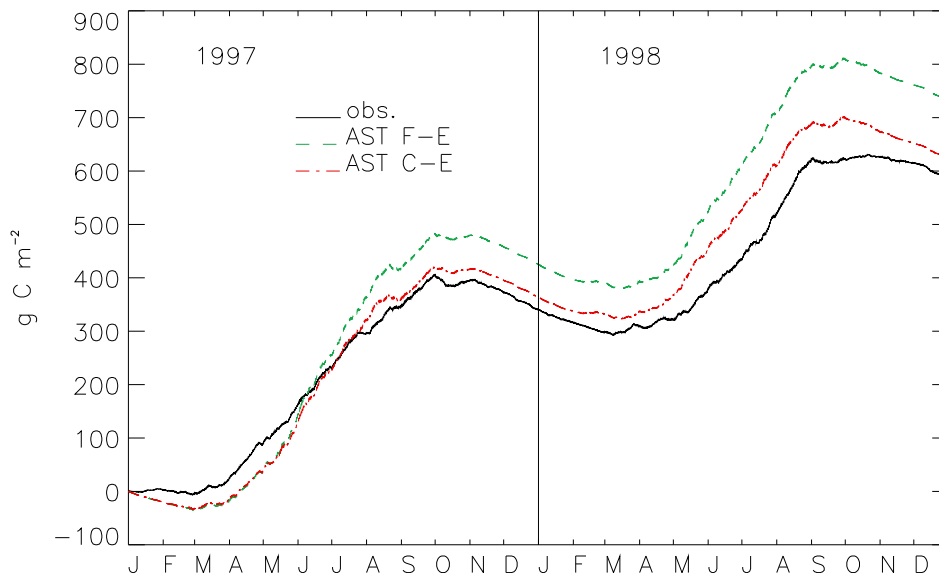


Figure III-57 : Evolution du cumul de NEE sur le site de Loobos observé (trait plein), simulé par ISBA- $A-g_s$ version AST dans le run FE (trait vert tireté) et le run CE (trait rouge alterné).

IV. 4 Conclusion de l'exercice d'intercomparaison

Cet exercice d'intercomparaison, a pu montrer la diversité des approches possibles concernant la végétation interactive et la simulation du cycle du carbone sur le court ou long

terme. Cependant, il est un peu trop tôt pour avancer des conclusions sur l'état de l'art concernant la simulation du cycle du carbone et de la végétation à des échelles de temps supérieures à la dizaine d'année. On peut seulement avancer que les estimations de biomasse, de surface foliaire et de stockage du carbone peuvent diverger complètement d'un modèle à l'autre, avec des résultats qui ne reflètent pas forcément la complexité des modèles utilisés. La même constatation peut être établie aux échelles de temps plus courtes.

Les bons résultats établis par ISBA-A-g, concernant le volet carbone, aux différentes échelles de temps considérées (semi-horaire, journalière, mensuelle et annuelle), apportent la preuve qu'un modèle simple de respiration de l'écosystème correctement paramétré sur un site, peut donner de très bons résultats sur ce site. Cependant les limites de ce genre d'approche résident dans l'estimation des modifications liées au changement climatique et dans le passage de l'échelle locale à l'échelle régionale. Cette contrainte restera une limitation forte de ce type d'approche.

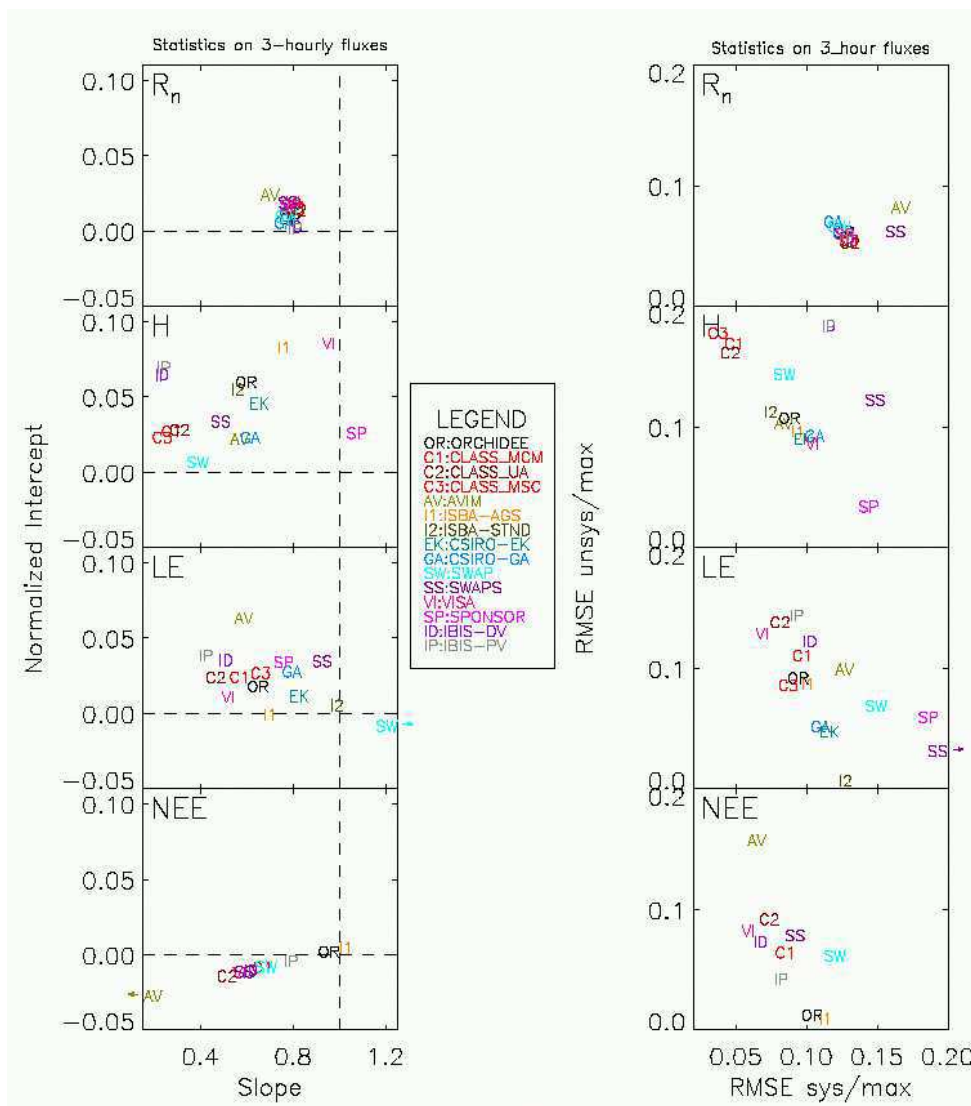


Figure III-58 : Présentation des résultats statistiques concernant les différents modèles. Les résultats statistiques tri-horaires des flux de rayonnement net (R_n), flux de chaleur sensible (H), flux de chaleur latente (LE) et flux net carboné (NEE) sont présentés en fonction de la pente et de l'interception à l'origine de la régression associée.

v Résumé et conclusions des applications

Les travaux d'application et d'intercomparaison qui viennent d'être présentés sur 3 sites forestiers contrastés mettant en jeu le modèle ISBA- $A-g_s$, marquent une nouvelle étape dans les perspectives d'utilisation du modèle en lien avec les modèles atmosphérique et hydrologique de Météo-France. Ces applications ont montré clairement l'intérêt de prendre en compte plus finement la réponse stomatique de la végétation aux stress hydriques du sol et de l'air, ainsi que les réelles potentialités du modèle à simuler le flux de carbone entre la végétation et l'atmosphère au pas de temps fin ainsi que le bilan net annuel de l'écosystème.

Pour résumer, deux sites forestiers ("Hesse" et "Le Bray") du réseau EUROFLUX (Aubinet *et al.*, 2000) ont été étudiés et ont servi de base à l'application et à la validation du modèle ISBA- $A-g_s$ (Rivalland *et al.*, 2003) dans sa version décrivant la réponse au stress hydrique des ligneux (Calvet *et al.*, 2003) et l'évolution du LAI (Calvet *et al.*, 1998b). Il s'agit :

- du site de Hesse (48°40'N, 7°05'E) en forêt des Vosges, composé de hêtres communs (*Fagus sylvatica*) d'une trentaine d'années et représentatif d'une forêt de feuillus tempérée (Granier *et al.*, 2000b),
- du site du Bray (44°42'N, 0°46'W) en forêt des Landes, composé de pins maritimes (*Pinus pinaster*) et caractérisé par un sous-bois herbacé de molinie ainsi qu'une nappe affleurante en hiver (Berbigier *et al.*, 2001). Ce dernier site est représentatif d'une forêt de conifères tempérée.

Les paramètres clefs du modèle ont été déterminés sur chaque site, soit sur la base d'observations de terrain, soit grâce à une démarche d'optimisation par comparaison aux données disponibles. En particulier, nous avons accédé aux paramètres physiologiques du module $A-g_s$ à partir de mesures indépendantes à l'échelle de la feuille (Chapitre II §III) et une prise en compte simple du sous bois dans le calcul de la conductance stomatique a été mise au point et appliquée sur le site du Bray. La réponse stomatique au stress hydrique du sol est apparue offensive pour le hêtre et défensive pour le pin maritime. La réponse du sous-bois est, quant à elle, offensive de type herbacé.

Les résultats de simulations sur l'estimation du flux d'évaporation sont satisfaisants pour les deux sites, avec des valeurs sur le critère de Nash supérieures à 0.75 (une valeur de 1 étant considérée comme idéale). Grâce à une correction du paramètre de drainage du modèle, le bilan hydrique a pu être correctement reproduit sur le site du Bray, avec une bonne représentation de l'évolution du contenu volumique en eau du sol sur les deux années d'étude. Par contre des problèmes ont été rencontrés pour reproduire le contenu en eau volumique sur le site de Hesse. L'évolution du stock d'eau dans le sol y est surestimée par le modèle en dépit d'une estimation correcte de l'évaporation. Il semble que le bilan hydrique ne soit pas fermé dans les observations, ce qui expliquerait en partie ce désaccord.

Enfin, grâce à une paramétrisation simple du terme de respiration de l'écosystème (R_{eco}) que l'on soustrait au terme d'assimilation brute calculé par le modèle (A_g), nous avons présenté des simulations de l'estimation du flux net de CO_2 au-dessus du couvert sur chaque site ($F_{c,net}$). Le terme R_{eco} est simplement une fonction dépendant de la température du sol du modèle (T_2) qui a été ajustée pour chaque site sur la base de données de la littérature. La confrontation de ces estimations de $F_{c,net}$ aux mesures réalisées par corrélation turbulente sur site, montre que le modèle est capable de reproduire l'évolution de ce flux à différentes échelles de temps de la demi-heure à l'année, à condition que les paramètres de photosynthèse du modèle soient correctement choisis et que R_{eco} reproduise bien les flux nocturnes observés. Les résultats de simulation sont satisfaisant sur le site de Hesse, que se soit en instantané (Nash de $F_{c,net} > 0.7$)

ou en cumuls annuels. Par contre, des difficultés ont été rencontrées sur le site du Bray, le cumul annuel de NEE est bien reproduit à l'échelle de la demi-heure et le critère de Nash est moyen (<0.7). Ce constat a été attribué à la difficulté d'estimer correctement le terme de respiration de l'écosystème.

Certaines faiblesses du modèle ont été mises en évidence par ces simulations :

- une sur-estimation systématique du flux moyen de chaleur sensible,
- l'incapacité du modèle de croissance à reproduire l'émergence brutale des feuilles et à stabiliser la croissance du *LAI* telle qu'elle est observée sur les couverts de feuillus,
- une forte sensibilité des paramètres de photosynthèse et de respiration de l'écosystème sur l'estimation des flux de carbone aux différentes échelles de temps considérées.

La prise en compte explicite d'une couche de litière en surface du sol dans le modèle permettrait certainement d'améliorer l'estimation des flux de chaleur dans le bas du couvert et de prendre en compte le rôle non négligeable de réservoir d'eau de cette couche.

Nous avons également participé à l'exercice d'intercomparaison international de modèles, PILPS-C1, axé sur la simulation des flux et bilans carbonés. Le site forestier qui a été sélectionné pour cette application est celui Loobos au Pays Bas. Ce site peuplé de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) fait également partie du dispositif EUROFLUX. Dans le cadre de cette étude, très peu d'information sur la végétation était disponible. Les caractéristiques semblables des sites du Bray et de Loobos nous ont permis de proposer des paramètres de végétation voisins de ceux du pin sylvestre. L'analyse des premiers résultats est très satisfaisante concernant ceux d'ISBA-*A-g_s*. Malgré un modèle de respiration simple, les estimations de flux nets de carbone, sont aussi bonnes que celles de modèles décrivant le cycle du carbone de façon complexe.

Chapitre IV :

ISBA-*A-g_s* version "Azote"

I Formalisme

Parmi les travaux les plus récents réalisés et publiés sur ISBA, on peut citer ceux de Calvet et Soussana (2001) sur la modélisation des effets de l'enrichissement en azote et en $[\text{CO}_2]$ d'une culture contrôlée de ray-grass anglais (*Lolium perenne*), une graminée fourragère. Ces travaux, étroitement liés aux problématiques du changement climatique, ont donné lieu au développement d'une nouvelle version du modèle de croissance adaptée au modèle de photosynthèse. La section qui va suivre décrit le formalisme de cette nouvelle version du modèle, notamment la prise en compte de deux compartiments de biomasse supplémentaire dans le modèle : la biomasse de structure et la biomasse racinaire.

Anticiper les effets d'un changement climatique sur le fonctionnement de la végétation est source de difficultés en modélisation. Il s'agit de prendre en compte deux réponses importantes :

- La première est liée à l'augmentation du CO_2 atmosphérique qui va favoriser la croissance en biomasse de la végétation.
- La seconde est que cette même augmentation de CO_2 atmosphérique tend à modifier le comportement de la résistance stomatique en l'augmentant, ce qui va dans le sens d'une diminution de la transpiration.

Enfin, en terme de végétation dynamique, le problème se pose de l'estimation de la surface foliaire qui apparaît très liée aux conditions environnementales. Les travaux qui vont être présentés portent sur la possibilité d'estimer le rapport entre biomasse et surface foliaire α_B en fonction des conditions environnementales du milieu et principalement de la disponibilité en nutriments.

Dans la plante, l'azote est réduit en acides aminés, lesquels sont intégrés dans les protéines. Pendant la première phase de croissance et en condition azotée du sol non limitante, la plante absorbe plus d'azote qu'elle ne peut en assimiler. Les protéines alors créées constituent un stock d'azote pour la plante. Pendant la phase de montaison et d'épiaison, ces protéines vont être consommées, la teneur en nitrate dans la plante va donc tendre à diminuer, et cela d'autant plus vite que s'installe un déséquilibre entre l'absorption d'azote fourni par le sol, et la demande en assimilation de la plante.

I.1 Croissance et mortalité

Les principes du modèle de croissance et de mortalité ont été détaillés précédemment (Chapitre I §III.7). Rappelons simplement que la biomasse calculée jusqu'à présent dans le modèle est la biomasse considérée comme active vis à vis de la photosynthèse. Selon le stade d'évolution du végétal, cette biomasse active (B) peut différer de la biomasse aérienne totale (B_T) plus communément appelée matière sèche aérienne (MS). La différence étant considérée comme appartenant au compartiment de structure (tiges) non pris en compte jusqu'à présent dans le modèle. La principale application du calcul de la biomasse active dans le modèle ISBA- $A-g_s$ est l'estimation de l'indice foliaire LAI de la végétation. Cette estimation est réalisée en considérant simplement un rapport constant entre LAI et B , noté α_B (I-69).

Cependant le rapport α_B est susceptible d'évoluer avec les conditions environnementales (Calvet *et al.*, 1998), notamment la concentration en CO_2 atmosphérique, la disponibilité des nutriments et les conditions climatiques. C'est pourquoi Calvet et Soussana (2001) ont

développé une version du modèle de croissance dans laquelle est pris en compte l'impact des différentes conditions environnementales sur la croissance au travers du paramètre α_B .

I. 2 Dilution de l'azote

I. 2. 1 Théorie

L'analyse de la variation des teneurs en azote des graminées fourragères au cours de leur croissance a permis à Salette et Lemaire (1981) de formuler une loi de "dilution" tenant compte de la cinétique de diminution de la teneur en azote dans les parties aériennes (matière sèche aérienne produite, B_T) au cours de la croissance (IV-1). Cette loi propose une formulation de l'évolution de la teneur en azote des parties aériennes selon une relation logarithmique avec la biomasse aérienne totale.

$$N_T = \beta B_T^{-a} \quad (\text{IV-1})$$

Où N_T est la teneur (en pourcentage) d'azote prélevé par unité de matière sèche aérienne du végétal, et B_T la matière sèche aérienne en t ha^{-1} . β est un coefficient correspondant à la valeur de N_T lorsque $B_T=1 \text{ t ha}^{-1}$ et a est un coefficient constant dont la valeur pour de nombreux auteurs est voisine de 1/3 dans les conditions climatiques actuelles (Soussana *et al.*, 1996). Noter (Tableau IV-1) que Calvet et Soussana (2001) font dépendre le paramètre a de dilution de l'azote de la concentration en CO_2 . On peut cependant craindre que cette dépendance varie selon les espèces (en fonction des effets du CO_2 sur l'acclimatation photosynthétique et sur l'accumulation de sucres non structuraux). L'extension du modèle à des conditions d'enrichissement en CO_2 pose donc un certain nombre de questions. En pratique, la détermination fine de a à partir des données expérimentales n'est pas aisée car il peut y avoir plusieurs couples de valeurs de a et de β donnant des résultats voisins. On pourra donc considérer, en première approximation, que a est constant et voisin de 1/3, y compris sous forte concentration en CO_2 .

De cette relation et en condition de nutrition azotée non limitante, Lemaire et Salette (1984a) ont mis en évidence une relation d'allométrie stable quelle que soit l'année, entre la croissance en biomasse aérienne sèche (B_T en t ha^{-1}) et les prélèvements en azote (N_{exp} en kg ha^{-1}) dans le sol. En condition de nutrition azotée limitante, une relation similaire existe mais varie selon l'année.

$$N_{\text{exp}} = 10 \beta B_T^{1-a} \quad (\text{IV-2})$$

Dans laquelle $(1-a)$ représente le coefficient d'allométrie entre prélèvement d'azote et croissance (rapport entre les vitesses relatives) et (10β) , la quantité d'azote nécessaire à la formation de la première tonne de matière sèche (B_T). Ces premières études ont mis que cette relation d'allométrie était en fait déterminée par le niveau de la nutrition azotée, le coefficient β augmentant avec la dose d'azote apportée (Lemaire et Salette, 1984b). Ainsi, la valeur de β varie entre 1 et 9 selon le niveau de nutrition azoté (Figure IV-1) et prend une valeur optimale pour la croissance voisine de 4.9 ± 0.1 pour les plantes en C_3 (Soussana *et al.*, 1996).

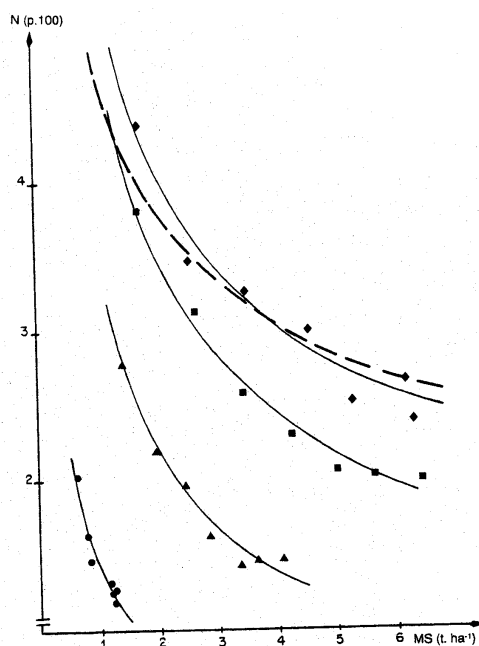


Figure IV-1 : Relation de dilution de l'azote (IV-1) au cours de la repousse estivale sur la fétuque élevée, en fonction de la fertilisation azotée. Extrait de Lemaire et Denoix, (1987).

Par ordre d'apport azoté croissant :

● $N_T = 1.42 B_T^{-0.72}$

▲ $N_T = 3.5 B_T^{-0.68}$

■ $N_T = 5.13 B_T^{-0.54}$

◆ $N_T = 5.56 B_T^{-0.44}$

courbe de référence en azote non limitant (trait tireté) $N_T = 4.79 B_T^{-0.32}$

I. 2. 2 Application à ISBA-A-g_s

On peut considérer que l'essentiel de l'azote contenu dans le végétal est concentré dans la biomasse métaboliquement active (B). En notant N_a la teneur en pourcentage de l'azote contenu dans cette biomasse active B , le contenu total en azote de la plante peut s'écrire, selon Lemaire et Gastal (1997) :

$$B_T N_T \approx B N_a \quad (IV-3)$$

Calvet et Soussana (2001) ont repris cette teneur N_a pour définir le coefficient β (IV-4). En tenant compte du fait que la valeur maximale de N_a pour les plantes en C_3 est de 6.5 % (Lemaire et Gastal, 1997) et que le coefficient β présente une variabilité faible en condition de nutrition azotée optimale ($\beta = 4.9\%$). Calvet et Soussana (2001) ont estimé la proportion de la biomasse active à 0.754, valeur notée c , telle que :

$$\beta = c N_a \quad (IV-4)$$

Ainsi, en combinant (IV-4), (IV-3) et (IV-1), il est possible de relier la biomasse active calculée dans ISBA-A-g_s à la biomasse totale aérienne du végétal au travers de la relation (IV-5). Seuls les deux paramètres a et c , constants, interviennent :

$$B = c B_T^{1-a} \quad (IV-5)$$

Cette relation présente l'intérêt de relier la biomasse aérienne totale au paramètre de croissance α_B (I-69) du modèle de croissance d'ISBA-A-g_s selon l'équation (IV-6) :

$$B_T = \left(\frac{\alpha_B LAI}{c} \right)^{\frac{1}{1-a}} \quad (IV-6)$$

Où B_T est la biomasse aérienne ($t\ ha^{-1}$) et LAI la valeur de l'indice foliaire

I. 2. 3 Paramètres de plasticité

Parallèlement, Calvet et Soussana (2001) ont mis que sur du Ray grass, lorsque l'on considérait différentes conditions environnementales (apports azotés, climat et concentration en CO_2 atmosphérique), il existait une relation significative entre la valeur du rapport Leaf Area Ratio LAR ($m^2\ kg^{-1}$) (IV-7) et la concentration en azote de la biomasse aérienne (N_T) (Figure IV-2). Noter que souvent dans la littérature LAR correspond au rapport du LAI à la biomasse totale de la plante (aérien + souterrain) au lieu du rapport du LAI à la biomasse aérienne (B_T , $kg\ m^{-2}$) comme ici :

$$LAR = LAI / B_T \quad (IV-7)$$

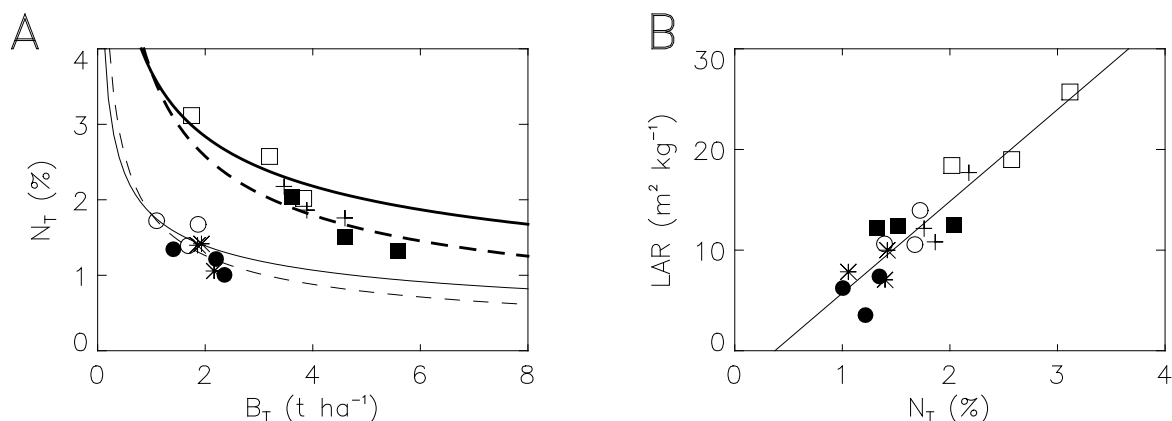


Figure IV-2 : Relations allométriques observées et simulées reliant la concentration en azote, la biomasse et le LAI pour un ray-grass pérenne. Extrait de Calvet et Soussana (2001). (A) Concentration en azote des parties aériennes en fonction de la biomasse totale aérienne. (B) Rapport LAI/B_T en fonction de la concentration aérienne en azote. Les mesures sont extraites des travaux de Casella et al. (1996) et Soussana et al. (1996) et sont représentés par des astérisques et des ronds pour un faible traitement azoté, des croix et des carrés pour un fort traitement azoté, des symboles vides pour une concentration en carbone atmosphérique actuelle et pleins pour une concentration doublée, et les croix et astérisques pour une concentration doublée et une augmentation de la température de l'air de $3^\circ C$.

En comparant ces paramètres (LAR et N_T) pour d'autres espèces, il apparaît que ces deux termes sont généralement très bien corrélés pour des espèces herbacées. De plus, on peut noter que les coefficients de la régression linéaire entre LAR et N_T sont indépendants de la disponibilité en nutriments ou du climat et possèdent un caractère spécifique marqué, ce qui est d'intérêt en modélisation.

Nous écrivons cette relation selon (IV-8).

$$LAR = eN_T + f \quad (IV-8)$$

Où les coefficients e ($m^2\ kg^{-1}\ \%^{-1}$) et f ($m^2\ kg^{-1}$) sont respectivement, la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression linéaire. Les paramètres e et f peuvent être considérés comme

spécifiques et représentatifs du degré de plasticité de la végétation vis à vis de la fertilité du milieu. En effet, plus la valeur de LAR est grande, plus les feuilles du végétal sont fines et inversement.

La valeur du coefficient e correspond à la variation de la valeur du LAR qui serait induite par un accroissement de 1 % de la valeur de N_T . Le coefficient e représente donc la sensibilité du LAR à la disponibilité en nutriment de la plante, e est en général positif. Quant au paramètre f , il représente la valeur minimale potentielle du LAR possible pour la plante considérée, f peut prendre une valeur négative.

Afin d'étendre ces travaux à d'autres espèces, y compris les ligneux, on a considéré que l'utilisation du LAR n'était pas adaptée à l'étude de l'ensemble des couverts végétaux et qu'il était préférable d'utiliser le SLA ($m^2 kg^{-1}$) (Specific Leaf Area) qui correspond au rapport entre LAI et biomasse foliaire. En première approximation, la biomasse foliaire peut être identifiée à la biomasse active (B , $kg m^{-2}$) et :

$$SLA = LAI/B \quad (IV-9)$$

Les deux variables SLA et LAR sont peu différentes pour des végétaux dont la biomasse foliaire représente l'essentiel de la biomasse aérienne, comme c'est le cas pour la plupart des herbacées. Par contre, dans le cas des ligneux, le LAR n'est pas comparable au SLA étant donné la part importante du compartiment de biomasse de structure et de bois. De plus, ce choix a été motivé par la grande disponibilité de mesures de SLA dans la littérature contrairement à celles de LAR .

Ainsi, dans la suite des travaux et notamment la méta-analyse, nous ne tiendrons compte que du SLA et de la concentration en azote foliaire (N_a) :

$$SLA = eN_a + f \quad (IV-10)$$

Où e et f ont la même signification qu'en (IV-8).

I. 2. 4 Estimation de α_B

La relation allométrique (IV-8) a été utilisée comme équation de fermeture par Calvet et Soussana (2001) pour estimer le rapport α_B du modèle de croissance. En combinant (IV-8) et (IV-6) on exprime α_B ($kg m^{-2}$) en fonction de B_T , N_T , c , e et f :

$$\alpha_B = \frac{cB_T^{-a}}{eN_T + f} \quad (IV-11)$$

En considérant (IV-1), on exprime (IV-11) en remplaçant N_T , paramètre variable dans le temps, par N_a , paramètre fixe et fonction de la disponibilité en azote :

$$\alpha_B = \frac{1}{eN_a + \frac{f}{(cB_T^{-a})}} \quad (IV-12)$$

Ainsi, il apparaît que, pour une offre donnée du milieu en azote défini par le paramètre N_a , il existe un ajustement réciproque de la vitesse de croissance et de prélèvement en azote. En condition d'offre en azote non limitante, la vitesse de croissance est alors seulement limitée par le climat instantané au travers de B_T .

Lemaire et Salette (1984b) définissent les relations causales suivantes :

(1) climat \rightarrow potentiel de croissance

(2) potentiel de croissance → prélèvements d'azote.

Avec une relation (2) très stable tant que l'offre en azote du milieu reste suffisante.

La nouvelle version du modèle ISBA-*A-g_s*, développée par Calvet et Soussana (2001), utilise le formalisme qui vient d'être décrit. Le paramètre α_B est considéré comme constant sur un cycle de simulation (qui peut comprendre plusieurs années). Cependant, des itérations sur une année de simulation sont nécessaires pour permettre de converger vers une valeur d'équilibre de α_B qui tient compte à chaque itération de B_T maximum simulé. La valeur d'équilibre est établie lorsque l'on a une variation de moins de 1 % de α_B d'une itération sur l'autre. La valeur initiale de α_B est définie en supposant que la biomasse active aérienne (B) est équivalente à la biomasse totale aérienne (B_T), ainsi :

$$\alpha_{Bini} = \frac{1}{eN_a + f} \quad (\text{IV-13})$$

En général, moins d'une dizaine d'itérations sur une année de simulation sont nécessaires pour converger vers une solution stable du paramètre α_B .

Cette nouvelle version du modèle ISBA-*A-g_s* permet d'estimer la biomasse aérienne (B), la biomasse totale (B_T) et, par différence, la biomasse de structure aérienne (B_S), ainsi que le LAI avec une adaptation du modèle aux conditions environnementales de climat et de nutrition azotée. Cette version fait appel à 5 paramètres d'entrées : les paramètres a et c supposés constants, le paramètre N_a qui définit l'état de nutrition azoté et doit être étalonné, et les paramètres e et f qui doivent être déterminés expérimentalement pour chaque espèce.

Dans la littérature, il est plus commun de trouver des mesures de SLA plutôt que des mesures de LAR , il semble ainsi plus simple d'appliquer (IV-9) et (IV-10). De plus, tenir compte des seules mesures de biomasse active et de surface foliaire permet de s'affranchir des itérations nécessaires pour converger vers une valeur optimale de α_B . Le rapport α_B de l'équation (IV-12) s'écrit alors simplement :

$$\alpha_B = \frac{B}{LAI} = \frac{1}{SLA} = \frac{1}{eN_a + f} \quad (\text{IV-14})$$

Noter que l'effet du climat (via B_T) n'agit plus sur α_B et qu'il doit désormais être pris en compte en faisant varier N_a (par exemple en le diminuant pour simuler une diminution liée à un enrichissement en CO_2).

I. 3 Allocation de la biomasse

Dans cette nouvelle version du modèle, deux nouveaux réservoirs de biomasse viennent s'ajouter au réservoir de biomasse active (B) déjà existant (Calvet *et al.*, 1998). Un réservoir de biomasse aérienne de structure (B_S) défini comme la biomasse aérienne non métabolique et un réservoir de biomasse souterraine (B_{S_2}) correspondant à la biomasse racinaire.

I. 3. 1 Compartiments aériens

Le calcul de l'évolution de la biomasse active reste inchangé, l'assimilation journalière contribue à l'accroissement en biomasse (dB^+ ; I-66) et le paramètre d'espérance de vie τ_M conditionne le calcul de la sénescence (I-67). Le terme de sénescence (dB^-) se décompose dorénavant en un terme de mortalité nette (M_B) et un terme de stockage (S_B) :

$$dB^- = M_B + S_B \quad (\text{IV-15})$$

La phase de croissance dans le modèle correspond à une assimilation journalière dB^+ supérieure à dB^- . Ce n'est que lorsque cette condition est réalisée que la théorie de dilution de l'azote dans le couvert est appliquée. La biomasse aérienne totale (B_T) est alors dérivée de la biomasse active en considérant l'équation (IV-5), et la biomasse de structure est calculée comme la différence de ces deux termes (IV-16).

$$B_S = B_T - B \quad (\text{IV-16})$$

Notons que la biomasse aérienne est calculée en supposant qu'il n'y a pas de pertes dans la biomasse active durant le pas de temps considéré.

La mortalité du compartiment de biomasse de structure est supposée indépendante de la photosynthèse et est calculée selon :

$$M_{B_S} = B_S \times (1 - e^{-\frac{1}{\tau_M}}) \quad (\text{IV-17})$$

La biomasse de structure perd une part de carbone par respiration. Cette respiration dite de structure est calculée selon une fonction en Q_{10} de la température de surface.

$$R_{B_S} = \eta_R B_S Q_{10}^{\frac{(T_s - 25)}{10}} dt \quad (\text{IV-18})$$

Où dt correspond à un jour, T_s est la température de surface (en °C), $Q_{10} = 2$ et η_R est le taux de respiration de maintenance proposé par Faurié (1994).

Finalement, la part de biomasse active sénescente correspondante au terme de stockage S_B (IV-15) est estimée comme le résidu du bilan de biomasse de structure.

$$S_B = dB_S + M_{B_S} + R_{B_S} \quad (\text{IV-19})$$

Une part de cette biomasse sénescente correspond aux pertes par mortalité et respiration, le reste correspond à un transfert des assimilats dans le compartiment de biomasse de structure. Le terme de mortalité de la biomasse active M_B exprimé en (IV-15) est calculé par différence.

Lorsque la végétation devient sénescente, et que la théorie de dilution de l'azote dans la végétation n'est plus applicable, le réservoir B_S évolue indépendamment de B et une valeur de stockage S_B nulle est prescrite. La mortalité et la respiration s'appliquent de la même façon sur les différents compartiments.

I. 3. 2 Compartiment souterrain

Le compartiment B_{S_2} correspond à la biomasse souterraine que l'on peut considérer comme racinaire. Cette biomasse n'est pas traitée avec la théorie de dilution de l'azote du modèle.

Dans le modèle, le transfert de biomasse aérienne vers ce compartiment est gouverné par deux mécanismes :

- (1) lorsque le terme de stockage S_B est négatif (par exemple lorsqu'une coupe est réalisée), cette quantité est affectée au réservoir B_{S_2} .
- (2) Lorsque la biomasse aérienne totale B_T est inférieure à la valeur critique $c^{1/a}$ en deçà de laquelle l'équation (IV-5) n'est plus applicable. Il est alors supposé que le terme de mortalité M_B de la biomasse active est converti en biomasse racinaire.

$$B_{S_2} = B_{TOTAL} - B_T \quad (\text{IV-20})$$

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

M_{Bs2} et R_{Bs2} sont calculés de la même façon que M_{Bs} et R_{Bs} .

Notons qu'actuellement les termes de mortalités M_B , M_{Bs} et M_{Bs2} ne sont pas repris dans le modèle mais pourront servir à l'avenir pour alimenter un modèle qui traiterait explicitement le carbone dans le sol.

Variables	Définition	Valeur	Unité
η_R	Taux de respiration de maintenance	1 % par jour $1.16 \cdot 10^{-7}$	s^{-1}
B	Biomasse métabolique ou active	(I-66)	$t \text{ ha}^{-1}$
B_S	Biomasse de structure aérienne	$B_T - B$	$t \text{ ha}^{-1}$
B_{S2}	Biomasse de structure souterraine	$B_{TOTAL} - B_T$	$t \text{ ha}^{-1}$
B_T	Biomasse de structure aérienne totale	$B + B_S$	$t \text{ ha}^{-1}$
B_{TOTAL}	Biomasse totale	$B + B_S + B_{S2}$	$t \text{ ha}^{-1}$
a	Taux de dilution de l'azote dans la biomasse aérienne totale	$0.38 - 1 \times [CO_2]$ $0.52 - 2 \times [CO_2]$	-
c	Proportion de biomasse active lorsque $B_T = 1 \text{ t ha}^{-1}$	0.7538	-
e	Sensibilité du LAR à la disponibilité en azote	spécifique	$m^2 \text{ kg}^{-1}$
f	Valeur minimum létale du LAR	spécifique	$m^2 \text{ kg}^{-1}$
LAI_{min}	Indice foliaire minimal	imposé	$m^2 \text{ m}^{-2}$
M_B	Mortalité de la biomasse active	(IV-15)	$t \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$
M_{Bs}	Mortalité de la biomasse de structure aérienne	(IV-17)	$t \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$
M_{Bs2}	Mortalité de la biomasse de structure souterraine	Idem à (IV-17)	$t \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$
Na	Concentration en azote de la biomasse active	[2 à 6.5]	%
Ns	Concentration en azote de la biomasse de structure	0.8	%
R_{Bs}	Respiration de la biomasse de structure aérienne	(IV-18)	$t \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$
R_{Bs2}	Respiration de la biomasse de structure souterraine	Idem à (IV-18)	$t \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$
S_B	Stockage de la biomasse active dans le compartiment de structure	(IV-19)	$t \text{ ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$

Tableau IV-1 : Liste des symboles et leurs définitions dans le nouveau modèle.

II Méta-Analyse

Une façon simple d'estimer les paramètres de plasticité e et f pour le plus grand nombre d'espèces, afin de pouvoir estimer le paramètre α_B dans ISBA- $A-g_s$, est d'utiliser les publications scientifiques parues concernant la mesure simultanée du SLA et de N pour diverses espèces végétales. Nous avons ainsi procédé à un travail de méta-analyse similaire à celui concernant le stress. Ainsi, grâce à cette approche, nous avons déterminé pour un grand nombre d'espèces, la relation qui lie la concentration en azote foliaire (notée N_L) au SLA . A cette étude, nous avons ajouté les résultats d'une expérimentation effectuée dans le cadre de la thèse sur une jachère du Sud de la France, ainsi que la détermination des paramètres de plasticité pour diverses variétés de blé réalisées au moyen du modèle STICS (Simulateur multIdisciplinaire pour les Cultures Standard) de l'INRA (Brisson *et al.*, 1998). Ces derniers résultats sont détaillés dans les paragraphes qui suivent.

En tout, 91 relations $SLA-N_L$ ont été extraites de 17 publications (Tableau IV-2 et Tableau IV-3). Parmi ces relations, 53 concernent des plantes de type herbacé et 38 représentent les plantes ligneuses.

Ainsi, pour chaque jeu de données les paramètres e et f de l'équation (IV-21) ont été déterminés.

$$SLA = eN_L + f \quad (IV-21)$$

Où N_L est la concentration en azote foliaire que l'on assimilera à celle de la biomasse active N_a en faisant l'hypothèse que la biomasse foliaire est en totalité de la biomasse photosynthétiquement active. La Figure IV-3 présente cette détermination pour 2 espèces herbacées : *Bromus mollis* et *Glicine max* et 2 espèces ligneuses : *Eucalyptus camaldulensis* et *Gossypium hirsutum*.

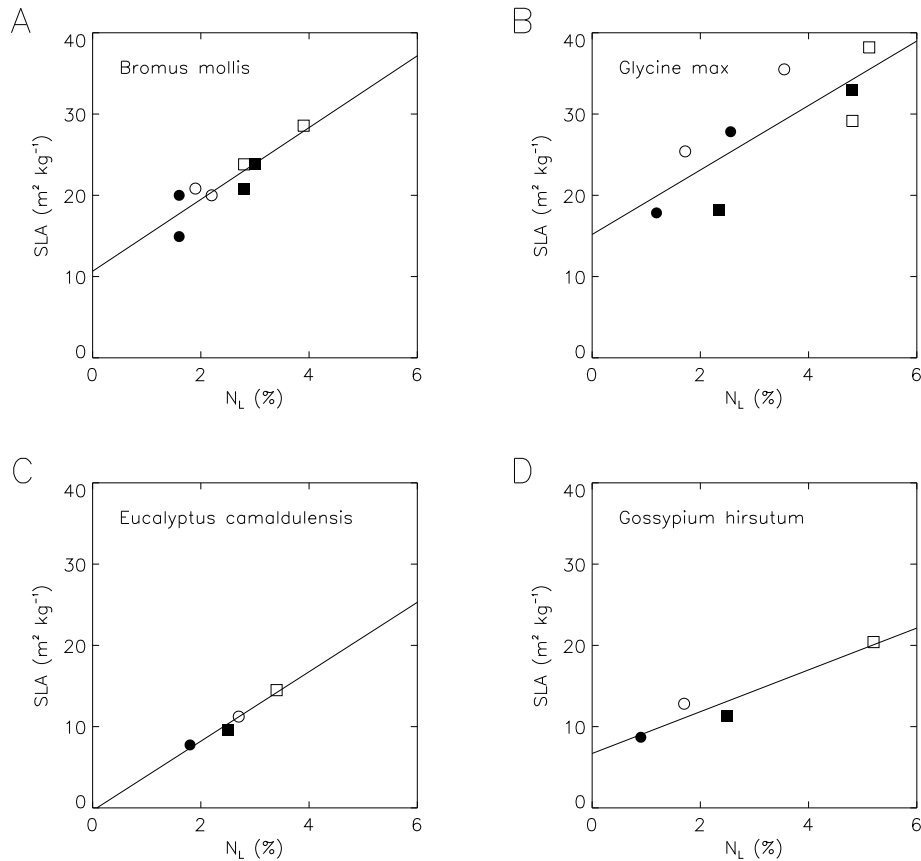


Figure IV-3 : Relation observée entre le SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) et la teneur en azote foliaire (%), pour un enrichissement en azote et/ou en CO_2 , pour 2 espèces herbacées (A et B) et 2 ligneuses (C et D). Les paramètres de pente (e) et d'ordonnée à l'origine (f) de chaque régression sont données Tableau IV-2 ainsi que le coefficient de régression et la référence bibliographique associée. Les symboles vides et pleins correspondent à une concentration atmosphérique en CO_2 simple et doublé, respectivement. Les cercles correspondent à un enrichissement en azote plus faible que les carrés.

II. 1 Plantes herbacées

En ce qui concerne les plantes de type herbacé, la recherche du lien entre le rapport de surface foliaire sur biomasse et de teneur en azote, a été réalisée en tenant compte indépendamment de mesures sur le LAR (IV-7) et sur le SLA (IV-9). Notons que le premier travail de développement de la version ISBA- $A-g_s$ dans sa version Azote par Calvet et Soussana (2001) a été réalisé sur la base de mesures de LAR et N_T concernant du ray grass (*Lolium perenne*) en culture contrôlée. L'expérimentation du Fauga sur une jachère du Sud de la France, qui sera détaillée dans le prochain paragraphe, a également été réalisée sur la base de mesures de LAR . Or dans le cas des herbacées, la distinction entre LAR et SLA est difficile. Les mesures étant généralement réalisées avant la montaison, la biomasse que nous considérons comme biomasse de structure est faible et la biomasse foliaire constitue la plus grande partie de la biomasse aérienne. Les relations (IV-8) et (IV-21) sont alors voisines. Les données de Ryser et Eek (2000) réalisées sur des plans de dactyle incluaient des valeurs de $LAR-N_T$ et $SLA-N_L$. L'analyse de ces données révèle que, malgré des différences dans les valeurs observées selon que l'on considère la plante entière (partie aérienne) ou seulement les feuilles, les coefficients de régression sont similaires. Les résultats des paramètres e et f concernant l'équation (IV-21) pour le *Dactylis glomerata* et *polygama* sont 18.61/-9.98 et 25.02/-31.95, respectivement. Tandis que les valeurs correspondantes pour l'équation (IV-8) sont 16.43/-12.06 et 19.26/-22.00,

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

respectivement. Le Tableau IV-2 présente ces résultats classés selon l'espèce et le type dicotylédone (Dicot) ou monocotylédone (Monocot).

Espèce	Type	Référence	e $m^2 kg^{-1} \%^{-1}$	f $m^2 kg^{-1}$	r^2 %	n	N_{min} %	N_{max} %
<i>Acorus calamus</i> (acore audorante)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	4.47	21.80	61	4	1.57	3.99
<i>Aegilops geniculata</i> (Blé sauvage)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	5.43	9.28	99	3	2.42	3.26
<i>Agropyron repens</i> (Chiendent)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	3.64	14.06	64	4	1.01	3.84
<i>Avenula bromoides</i> (Avoine des prés)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	6.48	3.47	84	4	1.30	2.60
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (Brachypode)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	6.06	3.44	59	6	1.33	2.11
<i>Brassica oleracea</i> (Chou potager)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> , 1999	4.38	3.74	-	2	0.80	2.00
<i>Bromus erectus</i> (Brome dressé)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	2.40	10.33	39	6	1.57	3.15
<i>Bromus inermis</i> (Brome lisse)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	4.32	14.33	47	4	0.86	2.61
<i>Bromus lanceolatus</i> (Brome)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	7.08	9.08	99	4	1.88	2.94
<i>Bromus mollis</i> (Brome mou)	Monocot	Roderick <i>et al.</i> , 2000	4.42	10.66	80	8	1.60	3.90
<i>Carex crinita</i> (Carex crépu)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	-0.03	35.16	0	4	1.43	3.43
<i>Chenopodium album</i> (Chénopode blanc)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	7.66	-7.08	-	2	2.30	3.30
<i>Chichorium intybus</i> (Chicorée sauvage)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	5.36	13.38	18	4	1.10	2.56
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> (Chrysanthème)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	7.20	3.99	97	4	0.86	3.94
<i>Dactylis glomerata</i> (Dactyle vulgaire)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	6.05	5.15	83	7	1.71	3.58
<i>Dactylis glomerata</i> (Dactyle vulgaire)	Monocot	Ryser et Eek 2000	18.61	-9.98	67	4	2.13	3.77
<i>Dactylis polygama</i> (Dactyle)	Monocot	Ryser et Eek 2000	25.02	-31.95	59	4	2.57	3.88
<i>Daucus carota</i> (carotte sauvage)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	7.76	-3.42	58	6	2.03	3.58
<i>Deschampsia coespitosa</i> (Canche cespitueuse)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	3.88	9.62	57	4	1.05	4.11
<i>Deschampsia flexuosa</i> (Canche flexueuse)	Monocot	Van de Vijver <i>et al.</i> 1993	2.09	10.41	57	8	0.73	2.02
<i>Erysimum cheiranthoides</i> (Fausse giroflée)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	7.42	4.23	40	4	1.40	2.15
<i>Eupatorium maculatum</i> (Eupatoire maculée)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	-1.38	28.97	0	3	1.05	1.70
<i>Glycine max</i> (Soja)	Dicot	Sims <i>et al.</i> 1998	3.97	15.18	65	8	1.19	5.12
<i>Helianthus annuus</i> (Tournekol)	Dicot	Joel <i>et al.</i> , 1997	-3.99	24.28	91	4	2.16	3.03
<i>Hieracium aurantiacum</i> (Epervière orangée)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	10.32	-3.32	98	3	1.93	3.49
<i>Holcus lanatus</i> (Houlque laineuse)	Monocot	Van de Vijver <i>et al.</i> 1993	0.96	22.16	30	8	0.38	2.32
<i>Hordeum jubatum</i> (Orge)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	4.32	9.23	86	3	1.22	4.89
Jachère	Mixte	SMOSREX	2.04	6.32	87	4	1.51	3.29
<i>Leontodon autumnalis</i> (Léontaudon automnal)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	4.21	10.40	42	4	1.25	3.96
<i>Lolium perenne</i> (Ray grass commun)	Monocot	Calvet et Soussana 2001	9.12	-3.40	84	18	1.01	3.12
<i>Medicago minima</i> (Luzerne fluette)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	5.85	4.78	27	5	3.37	4.83
<i>Oenothera biennis</i> (Onagre bisannuelle)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	4.91	9.72	31	4	0.97	2.48
<i>Phleum pratense</i> (Fléole des prés)	Monocot	Garnier <i>et al.</i> 2001	4.20	12.91	88	3	2.46	3.75
<i>Phleum pratense</i> (Fléole des prés)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	2.91	21.19	29	4	0.77	3.37
<i>Plantago lanceolata</i> (Plantain lancéolé)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	7.12	2.72	99	4	1.11	2.39
<i>Plantago lanceolata</i> (Plantain lancéolé)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	7.36	4.09	70	4	0.78	2.24
<i>Plantago major</i> (Plantain à large feuille)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	2.92	11.14	79	4	0.73	4.66
<i>Poa pratensis</i> (Pâturin des prés)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	3.10	13.43	82	4	0.89	4.07
<i>Polygonum lapathifolium</i> (Renoué)	Monocot	Meziane et Shipley 2001	4.41	6.95	29	4	0.74	1.68
<i>Rumex acetosa</i> (Oseille des prés)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	9.87	6.41	38	4	1.02	2.17
<i>Ruscus aculeatus</i> (Fragon piquant)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	7.47	-1.99	-	2	1.86	2.69
<i>Sanguisorba minor</i> (Sauge des Prés)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	4.39	8.69	62	3	1.55	2.30
<i>Silene cucubalus</i> (Silne enflé)	Dicot	Meziane et Shipley 2001	4.83	8.98	82	4	1.00	3.89
<i>Solanum tuberosum</i> (Pomme de terre)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	8.52	-6.53	-	2	2.60	3.70
<i>Triticum aestivum</i> (Blé commun)	Monocot	Hocking et Meyer 1991	-0.70	34.09	61	5	2.02	4.61
<i>Triticum aestivum</i> (Blé commun, Arminda)	Monocot	STICS	3.07	2.71	56	60	1.30	2.40
<i>Triticum aestivum</i> (Blé commun, Talent)	Monocot	STICS	3.25	2.06	66	52	1.30	2.80
<i>Triticum aestivum</i> (Blé commun, Thesée)	Monocot	STICS	3.46	1.67	69	49	1.30	2.80
<i>Triticum durum</i> (Blé dur, Ambral)	Monocot	STICS	2.66	5.42	54	46	1.40	3.00
<i>Triticum durum</i> (Blé dur, Arcour)	Monocot	STICS	2.70	5.44	57	47	1.40	3.00
<i>Urospermum dalechampii</i> (Urosperme de Daléchamps)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	7.46	7.97	99	3	1.89	3.22
<i>Xeranthemum inapertum</i> (Xéranthème fermé)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	5.39	15.07	26	4	2.04	3.43
<i>Zea mays</i> (Maïs)	Monocot	Hocking et Meyer 1991	-4.71	39.70	92	5	2.18	3.37

Tableau IV-2 : Résultats de détermination des paramètres e et f pour 47 plantes herbacées, 2 espèces de blé et plusieurs variétés (cultivars) déterminés avec le modèle (STICS) et une jachère (SMOSREX). N_{min} et N_{max} sont les bornes minimum et maximum du paramètre N utilisé dans la régression, n et r^2 sont le nombre de données et le coefficient de corrélation de la régression.

Le Tableau IV-2 présente des valeurs de e et f comprises entre -5 et $25 m^2 kg^{-1} \%^{-1}$ avec un écart type de $4 m^2 kg^{-1} \%^{-1}$, et -32 et $40 m^2 kg^{-1}$ avec un écart type de $12 m^2 kg^{-1}$,

respectivement. Les résultats obtenus confirment la tendance proposée par Calvet et Soussana (2001), à savoir, l'association de grandes valeurs de f à de petites valeurs de e . En effet, il semble que les paramètres de plasticité soient contraints par des lois physiques ou biologiques.

II. 2 Plantes ligneuses

Concernant les plantes ligneuses, seules les données de SLA étaient disponibles dans la littérature et ont été utilisées pour déterminer les paramètres de plasticité e et f . Le Tableau IV-3 présente les résultats de cette méta analyse.

Espèce	Type	Référence	e m ² kg ⁻¹ % ⁻¹	f m ² kg ⁻¹	r^2 %	n	N_{min} %	N_{max} %
<i>Acacia melanoxylon</i> (Acacia à bois dur)	Dicot	Schortemeyer <i>et al.</i> 1999	4.55	0.00	-	2	4.00	5.03
<i>Acacia monspessulanum</i> (Erable de Montpellier)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	-0.57	14.15	3	4	1.58	2.23
<i>Acer saccharum</i> (Erable argenté)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	-0.49	18.70	-	2	3.00	3.60
<i>Betula alleghaniensis</i> (Bouleau jaune)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 2000	6.23	6.95	-	2	2.30	2.80
<i>Betula papyrifera</i> (Bouleau à papier)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 2000	10.40	-8.13	-	2	2.10	2.50
<i>Betula papyrifera</i> (Bouleau à papier)	Dicot	Tjoelker <i>et al.</i> 1999	6.38	-0.37	95	6	2.10	4.20
<i>Betula pendula</i> (Bouleau blanc)	Dicot	Aphalo et Lehto 1997	5.37	17.87	90	4	1.26	2.50
<i>Buxus sempervirens</i> (Buis)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	-0.61	6.87	9	6	1.15	1.89
<i>Calamintha nepeta</i> (Calament)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	8.15	5.50	46	7	1.65	3.19
<i>Dorycnium hirsutum</i> (Badasse hirsute)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	9.86	-11.38	92	5	2.13	3.47
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> (Badasse à 5 feuilles)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	6.55	-3.89	93	3	2.45	3.42
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> (Eucalyptus)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	4.27	-0.34	97	4	1.80	3.40
<i>Eucalyptus cypellocarpa</i> (Eucalyptus)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	4.80	2.53	65	4	1.90	3.20
<i>Eucalyptus pauciflora</i> (Eucalyptus)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 2000	4.28	-1.28	82	8	1.00	3.10
<i>Eucalyptus pulverulenta</i> (Eucalyptus)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	2.76	5.26	35	4	2.60	4.20
<i>Eucalyptus spp</i> (Eucalyptus)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 2000	1.85	2.66	9	16	0.80	2.00
<i>Fagus grandifolia</i> (Hêtre Américain)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 2000	7.74	10.06	-	2	2.10	2.50
<i>Fagus sylvatica</i> (Hêtre commun)	Dicot	Liozon <i>et al.</i> 2000	4.26	7.96	12	9	1.60	2.70
<i>Gossypium hirsutum</i> (coton)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 1999	2.57	6.70	92	4	0.90	5.20
<i>Helianthemum nummularium</i> (Hélianthème)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	1.85	9.72	14	6	1.71	2.81
<i>Larix laricina</i> (Mélèze Américain)	Conifère	Tjoelker <i>et al.</i> 1999	-0.45	13.61	3	6	1.60	3.10
<i>Lavandula latifolia</i> (Lavande)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	5.05	1.54	78	6	1.22	2.09
<i>Phillyrea latifolia</i> (Filaire à large feuille)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	2.43	4.71	-	2	1.15	1.81
<i>Picea abies</i> (Epicéa commun)	Conifère	Roberntz 1999	1.26	1.67	-	2	0.83	1.46
<i>Picea mariana</i> (Epicéa noir)	Conifère	Tjoelker <i>et al.</i> 1999	0.94	11.83	5	6	1.50	3.10
<i>Pinus banksiana</i> (Pin noir)	Conifère	Tjoelker <i>et al.</i> 1999	-0.30	14.37	1	6	2.00	3.00
<i>Pinus palustris</i> (Pin)	Conifère	Entry <i>et al.</i> 1998	5.78	2.89	-	2	1.09	1.45
<i>Pinus radiata</i> (Pin de Monterey)	Conifère	Roderick <i>et al.</i> 1999	-3.01	13.74	-	2	1.40	1.70
<i>Pistacia terebinthus</i> (Pistachier)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	3.23	4.41	54	6	1.25	2.49
<i>Populus tremuloides</i> (Peuplier tremble)	Dicot	Curtis <i>et al.</i> 2000	1.58	10.45	26	8	1.40	2.70
<i>Populus tremuloides</i> (Peuplier tremble)	Dicot	Tjoelker <i>et al.</i> 1999	4.75	12.92	88	6	3.20	5.30
<i>Prunus pensylvanica</i> (Prunier de Pennsylvanie)	Dicot	Roderick <i>et al.</i> 2000	3.24	8.17	-	2	2.30	3.30
<i>Quercus ilex</i> (Chêne vert)	Dicot	Tognetti et Johnson 1999	2.63	3.43	93	3	1.20	1.70
<i>Quercus ilex</i> (Chêne vert)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	3.06	1.85	18	6	1.12	1.72
<i>Quercus petraea</i> (Chêne rouvre)	Dicot	Guehl <i>et al.</i> 1994	5.08	1.85	83	4	2.85	3.28
<i>Rubia perigrina</i> (Garance voyageuse)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	6.39	4.32	69	4	1.41	2.06
<i>Thymus vulgaris</i> (Thym)	Dicot	Garnier <i>et al.</i> 2001	3.84	4.22	56	5	1.16	2.27

Tableau IV-3 : Résultats de détermination des paramètres e et f de 37 plantes ligneuses. N_{min} et N_{max} sont les bornes minimum et maximum du paramètre N utilisé dans la régression, n et r^2 sont le nombre de données et le coefficient de corrélation de la régression.

Le Tableau IV-3 présente des valeurs de e et f comprises entre -3 et $10 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1} \text{ \%}^{-1}$ avec un écart type de $3 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1} \text{ \%}^{-1}$, et -11 et $19 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ avec un écart type de $7 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, respectivement.

II. 3 Relation entre e et f

On peut constater une grande dispersion dans les valeurs de e et f qui dénote une plus ou moins grande sensibilité du SLA à la disponibilité en nutriment de la plante ainsi qu'une variabilité dans les valeurs minimales potentielles possible du SLA . Notons que les relations qui

lient le SLA à N peuvent dans certains cas (en particulier $f < 0$ et N faible) conduire à des valeurs négatives de SLA . Cela n'est évidemment pas physique et montre simplement que les concentrations en azote observées pour ce type de plantes sont toujours élevées (plantes adaptées à des milieux riches en azote, qui vont peu se développer en cas de carence en azote). Cette dispersion relative tend toutefois à associer les fortes valeurs de f aux faibles valeurs de e et inversement comme le présente la Figure IV-4. Cette figure présente une relation linéaire entre e et f en considérant de façon confondue toutes les espèces. Cette relation est donnée :

$$e = 6.737 - 0.304 \times f \quad r^2 = 0.57, \quad n = 90 \quad (\text{IV-22})$$

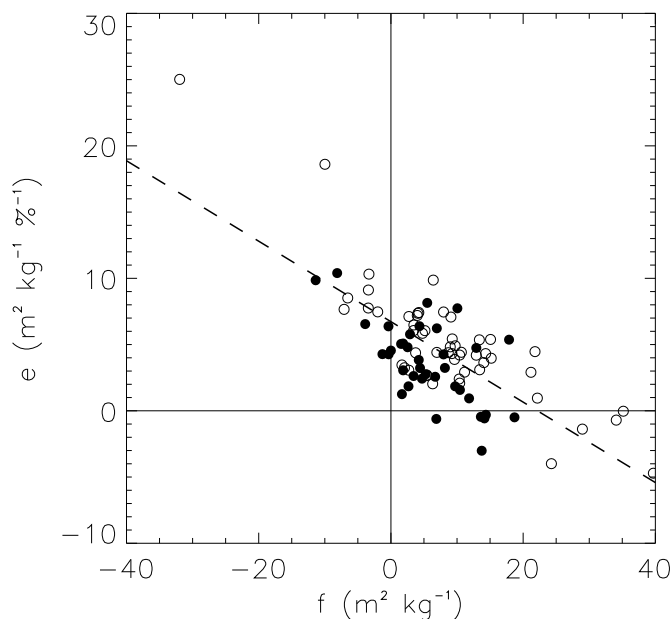


Figure IV-4 : Relation entre les paramètres e et f , herbacées (cercles) et ligneux (points) confondus et la régression associée (IV-22) (traits tirés). Données des Tableau IV-2 et Tableau IV-3.

En considérant séparément les couples e et f associés à des couverts herbacés et ligneux, on détermine deux régressions sensiblement différentes (IV-24) et (IV-23).

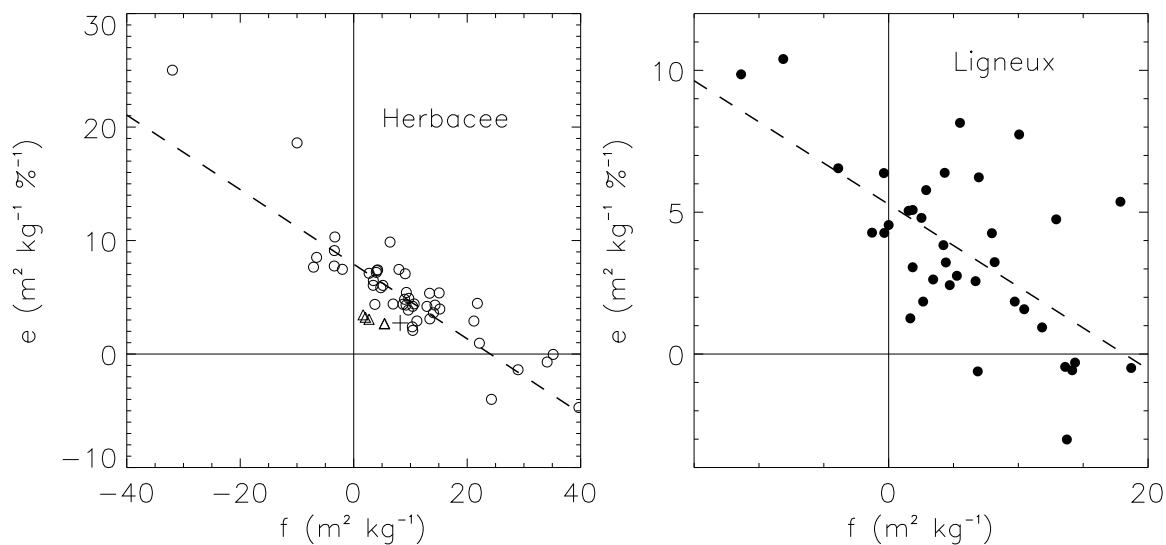


Figure IV-5 : Relation entre e et f pour les herbacées (à gauche) et les ligneux (droite). Les triangles représentent les données obtenues à partir des simulations STICS et la croix correspond au résultat de

la jachère du Fauga. Les régressions associées aux herbacées et aux ligneux sont données en (IV-24) et (IV-23), respectivement.

La relation reliant les paramètres e et f détaillés dans le Tableau IV-3 pour les **plantes de type ligneuses** est :

$$e = 5.281 - 0.290 \times f \quad r^2 = 0.41, \quad n = 37 \quad (\text{IV-23})$$

La relation reliant les paramètres e et f détaillés dans le Tableau IV-2 pour les **plantes de type herbacées** et présentées dans la Figure IV-5 est :

$$e = 7.917 - 0.345 \times f \quad r^2 = 0.78, \quad n = 53 \quad (\text{IV-24})$$

Cette dernière relation présente un bon coefficient de corrélation. Dans le cas herbacé, il est donc possible de relier e à f et formuler ainsi une relation à caractère inter-spécifique. Cette relation peut être formulée selon :

$$e = e_0 - \frac{f}{N_0} \quad (\text{IV-25})$$

Où e_0 est la valeur de e lorsque f est nul et $-1/N_0$ la pente de la régression (IV-25). Une telle relation indique que toutes les droites déterminées par (IV-21) forment un faisceau dans l'espace SLA-N (Figure IV-7), dont les coordonnées de l'intersection sont $SLA = e_0 \times N_0$ et $N = N_0$.

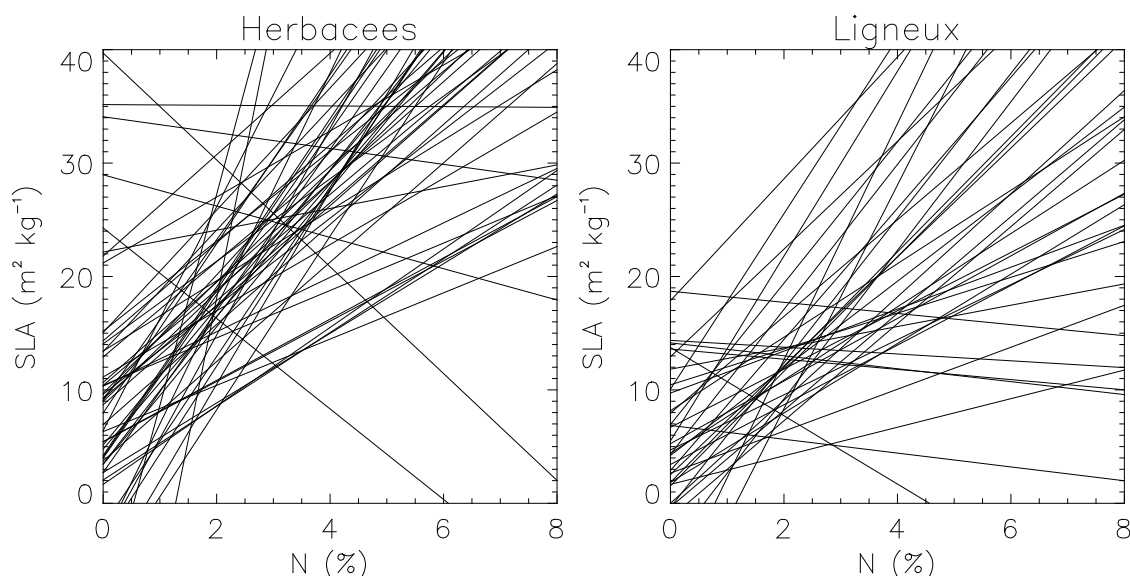


Figure IV-6 : Faisceau de droites reliant la surface spécifique foliaire (SLA) à la teneur en pourcentage d'azote dans la biomasse aérienne (N). Les pentes et ordonnées à l'origine des droites sont respectivement les paramètres e et f des tableaux Tableau IV-2 et Tableau IV-3.

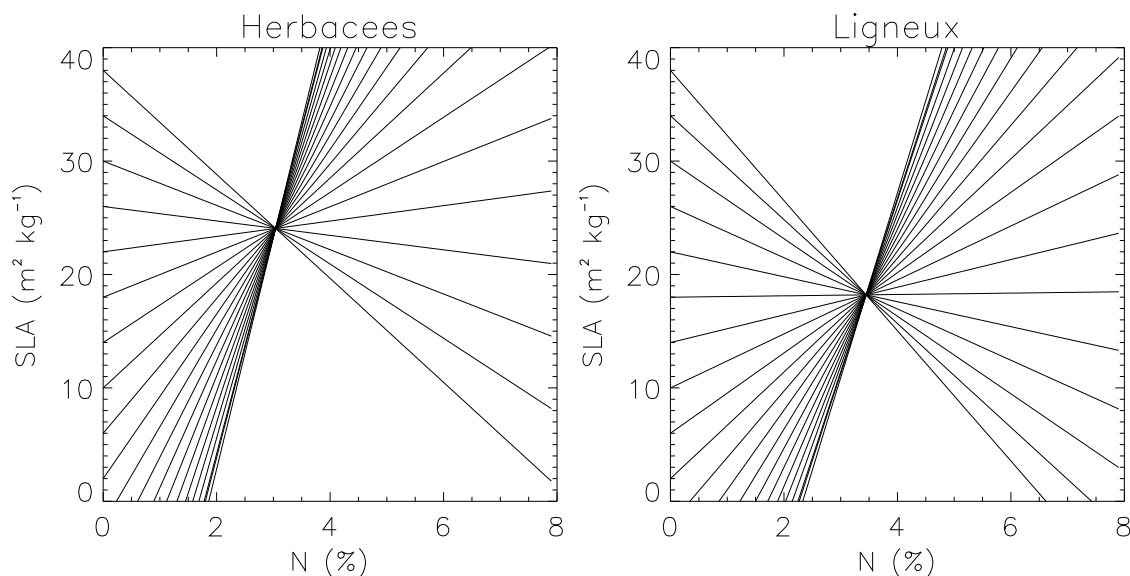


Figure IV-7 : Faisceau de droites théorique reliant la surface spécifique foliaire (SLA) à la teneur en pourcentage d'azote dans la biomasse aérienne (N). Les pentes et ordonnées à l'origine des droites sont respectivement les paramètres e et f qui vérifient les équations (IV-23) pour les herbacées et (IV-24) pour les ligneux.

Une formulation du rapport B/LAI est proposée :

$$\alpha_B = \frac{1}{SLA} = \frac{1}{e_0 N + \left(1 - \frac{N}{N_0}\right) f} \quad (IV-26)$$

Où $N = N_a$ si l'on ne considère que la biomasse active dans le calcul du SLA .

Par analogie avec le chapitre sur le stress hydrique, on peut noter que la bonne relation entre e et f pour les plantes de type herbacé permet de proposer deux types de comportements de croissance foliaire vis à vis de la disponibilité en azote du milieu :

- Si f est faible, e prend une valeur élevée (IV-24). On a alors une décroissance rapide du SLA en cas de carence en azote. Or une diminution du SLA tend à ralentir la croissance de la plante et par conséquent à diminuer la demande en azote (qui est d'abord piloté par la croissance). Il s'agit d'un comportement « défensif » d'économie d'azote et de conservation des nutriments du sol.
- A l'inverse, si f est élevé, e prend une valeur faible et la plante conserve une valeur élevée de SLA y compris en situation de carence en azote. Il s'agirait alors d'un comportement offensif ou "compétitif", qui s'accompagnerait de vitesses potentielles de croissance élevées et donc de prélèvements potentiels d'azote forts, y compris en milieu pauvre.

Un filtrage des données e et f a été effectué dans le but d'augmenter le coefficient de corrélation (r^2) de l'équation (IV-25) et extraire de la régression les cas particuliers. Le critère de filtrage utilisé repose sur la contribution de chaque donnée à la somme du carré des écarts à la régression :

$$C = \frac{(e - \hat{e})^2}{\left[1 - \left(\frac{1}{n} + \frac{(f - \bar{f})^2}{\sum (f - \bar{f})^2} \right) \right]} \quad (\text{IV-27})$$

où \hat{e} sont les estimations de e données par la régression initiale, \bar{f} la moyenne des valeurs de f et n le nombre d'estimations traitées. Les données présentant les plus grandes valeurs de C ont donc été exclues des relations (IV-23) et (IV-24). La valeur limite C_{LIM} du paramètre C choisie pour filtrer les données a été fixée à $5 \text{ m}^4 \text{ kg}^{-2} \text{ \%}^{-2}$. Ainsi, 32 % des données ont été exclues de façon à ne conserver que les données représentatives de la relation.

Les résultats de régression proposés après filtrage sont présentés Tableau IV-4 :

	e_0 $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1} \text{ \%}^{-1}$	N_0 \%	$f_0 = e_0 \times N_0$ $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$	n	r^2
Herbacé	7.92	3.04	24.08	53	0.71
Herbacé*	7.71	3.38	26.06	36	0.87
Ligneux	5.18	3.50	18.11	37	0.41
Ligneux*	5.11	2.85	14.6	26	0.86

Tableau IV-4 : Paramètres de la relation (IV-25) avant et après filtrage (noté *).

On peut noter que le rapport (IV-28) noté SLN (Specific Leaf Nitrogen), présente une mesure de la concentration en azote par unité de surface spécifique foliaire. Ce terme reflète l'activité métabolique de la feuille.

$$SLN = \frac{N}{SLA} \quad (\text{g m}^{-2}) \quad (\text{IV-28})$$

On a :

$$SLN = \frac{1}{e_0 + f \left(\frac{1}{N} - \frac{1}{N_0} \right)} \quad (\text{IV-29})$$

Dans le cas où $N = N_0$ toutes les plantes d'une même espèce ont rapport SLN très voisin donné par :

$$\text{Si } N=N_0 \quad SLN = \frac{1}{e_0} \quad (\text{IV-30})$$

III Utilisation du modèle agronomique STICS

Le modèle STICS (Simulateur multIdisciplinaire pour les Cultures Standard) de l'INRA (Brisson *et al.* 1998 ; Brisson *et al.* 2002) a été employé pour effectuer une étude de sensibilité des variables de biomasse, dilution de l'azote dans celle-ci et surface foliaire sur les espèces culturales les mieux référencées et validées du modèle. Les paramètres de plasticité e et f ont été déterminés pour différentes variétés de blé tendre et dur. Des comparaisons de simulation avec le modèle ISBA- $A-g_s$ ont alors été menées.

III.1 Description du modèle

Le modèle STICS est un modèle de fonctionnement dynamique des cultures à vocation agronomique et environnementale. Il simule au pas de temps journalier, la croissance, le développement et quantifie la récolte d'une culture référencée, en tenant compte des bilans d'énergie, d'eau, d'azote et de carbone de celle-ci. Ses variables d'entrées sont relatives au climat, au sol et au système de culture. Ses variables de sorties sont relatives à la production, en quantité et qualité, à l'environnement et à l'évolution des caractéristiques du sol sous l'effet de la culture. STICS a été conçu comme un outil de simulation opérationnel en condition agricole et peut être considéré comme une référence nationale. Son originalité réside dans son caractère générique et modulaire, puisqu'il peut s'adapter facilement à différents types de plantes.

Le modèle STICS est organisé en modules (Figure IV-8). Un premier ensemble de modules traite du fonctionnement des parties aériennes des plantes incluant le développement, le transfert radiatif, la croissance aérienne, l'élaboration du rendement. Un second ensemble traite du fonctionnement du sol en interaction avec les parties souterraines des plantes. Ce module simule la croissance racinaire, le bilan hydrique, le bilan azoté et les transferts entre les différentes couches de sol. Enfin, à l'interface, se trouve un module de gestion des interactions entre les techniques culturales et le système sol-culture, qu'il s'agisse des apports d'eau, d'engrais ou du microclimat.

Nous avons choisi ce modèle essentiellement pour son caractère générique et sa capacité à simuler les différents compartiments de biomasse aérienne et souterraine en association avec le cycle de l'eau, du carbone et surtout de l'azote. L'idée principale que nous avons concernant l'utilisation du modèle STICS, était d'utiliser le caractère générique et validé du modèle, pour produire en grand nombre des simulations contrôlées de croissance de plantes cultivées, en modifiant essentiellement les conditions d'enrichissement azoté du sol. L'objectif était de pouvoir ainsi extraire des variables simulées les composantes nécessaires à la détermination des relations allométriques entre teneur en azote et biomasse, et pouvoir ainsi déterminer, pour le plus grand nombre d'espèces, les paramètres e et f utilisés dans la nouvelle version du modèle ISBA- $A-g_s$ que nous venons de détailler ci-dessus (§I Chapitre IV).

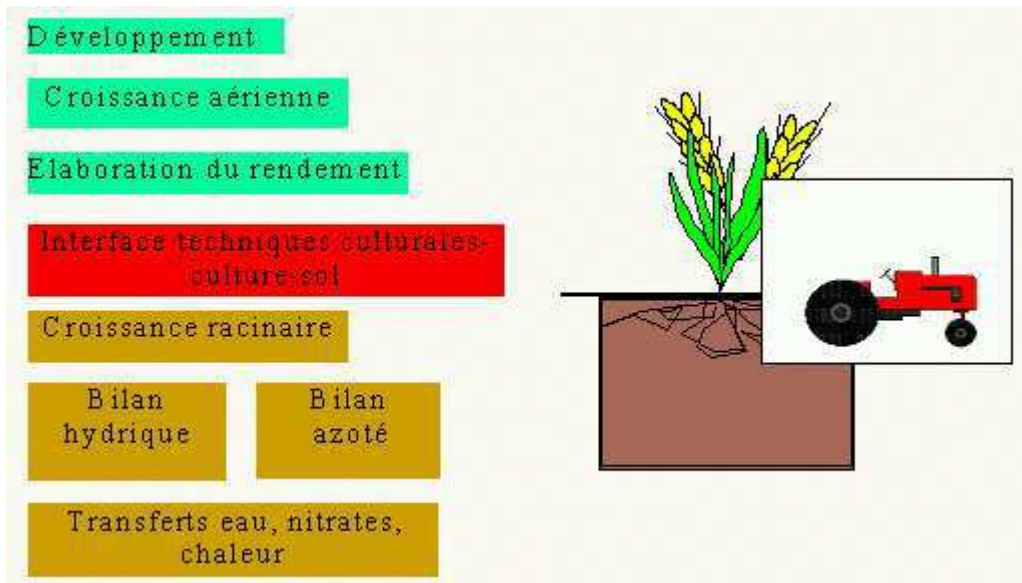


Figure IV-8 : Organigramme des modules de STICS. Extrait de la notice utilisateur STICS.

Nous souhaitons également profiter des paramétrisations validées du modèle pour créer, dans des conditions contrôlées et pour le plus grand nombre d'espèces de cultures agricoles, une base de référence des évolutions des paramètres de végétation tels que : biomasse aérienne, biomasse totale, surface foliaire et teneur en azote foliaire. Cette base pouvant être utilisée par la suite comme référence d'étalonnage pour le modèle ISBA-A-g_s dans sa version "Azote". Enfin, il était intéressant de vérifier si les hypothèses employées dans STICS permettent de reproduire la corrélation entre LAR et N_T .

Cependant, comme l'indique la note technique de STICS (INRA) : "Le modèle est toujours une simplification de la réalité et STICS, compte tenu de son cahier des charges, l'est sans doute plus qu'un autre. Cette simplification se justifie par rapport à des objectifs d'utilisation qu'il faut respecter. Dans nos domaines scientifiques où la biologie occupe une place importante, les modèles ne peuvent pas être considérés comme des « simulateurs » de réalité, comme dans les domaines de la physique, mais simplement comme des supports d'interprétation d'une réalité très complexe. Il y aurait un grand danger à ne voir la réalité qu'à travers les modèles."

III. 2 Méthodologie

Nous présentons dans ce paragraphe la méthodologie appliquée pour mettre en place les différentes simulations du modèle STICS qui vont nous permettre de retrouver les paramètres e et f de plasticité de 5 variétés de blé.

Climat :

Dans un premier temps, un forçage climatique de 9 années (1985-1995) représentatif de la région Adour a été rendu compatible au modèle STICS dans sa version 4.0 windows. Ce forçage présente une variabilité climatique avec des années sèches (1987, 89, 91) et des années humides (1993). Notons que STICS fonctionne au pas de temps journalier et nécessite pour fonctionner les variables journalières suivantes : température minimum et maximum de l'air, quantité d'eau précipitée et rayonnement global incident. De façon optionnelle, l'évapotranspiration potentielle ou ETP, la vitesse horizontale du vent et la pression de vapeur de l'atmosphère peuvent être renseignés.

Sol :

Nous avons ensuite renseigné les caractéristiques utiles au module de sol. Pour cela nous avons repris les paramètres de sol de MUREX (Calvet *et al.*, 1999).

$H_1=135\text{mm}$	<i>Argile :</i>	28 %	<i>cc :</i>	$0.34 \text{ m}^3\text{m}^{-3}$
	<i>Sable :</i>	14 %	<i>Pf:</i>	$0.20 \text{ m}^3\text{m}^{-3}$
	<i>Limon:</i>	58 %	<i>Albedo:</i>	0.22
	<i>CaCO₃:</i>	3 %	<i>Da:</i>	1.4 g cm^{-3}

Tableau IV-5 : paramètres de sol de MUREX appliqués au modèle STICS. H_1 est la profondeur du premier horizon de STICS, un seul horizon a été considéré afin de pouvoir comparer les simulations de contenu en eau du réservoir principal de sol d_2 d'ISBA. Il est nécessaire de renseigner la capacité au champ (*cc*), la valeur du point de flétrissement (*Pf*) et la densité apparente du sol (*Da*).

Il est possible dans STICS de considérer 5 niveaux ou horizons de sol, qui chacun doivent être renseignés des caractéristiques de profondeur (H_i), de capacité au champ (*cc*), de point de flétrissement (*Pf*) et de densité apparente du sol (D_a). La Figure IV-9 présente l'interface STICS des paramètres du module de sol.

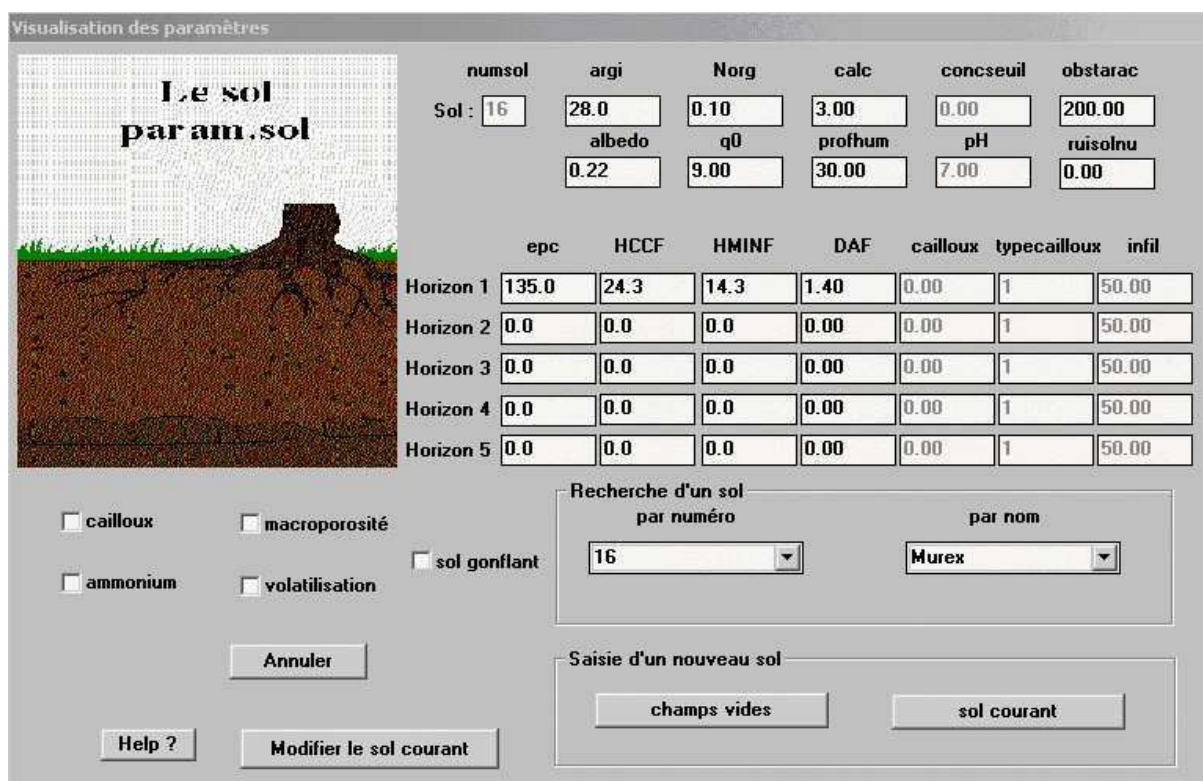


Figure IV-9 : Interface STICS pour paramétrer le module de sol.

Itinéraire technique

Les paramètres culturaux, plus communément nommé itinéraire technique, correspondent au détail de l'ensemble des interventions humaines qui vont être réalisées au court d'un cycle

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

cultural. Ces interventions sont le travail du sol préalable à la culture, le semis, l'irrigation, quand elle est utilisée, et la fertilisation. Il est nécessaire pour chaque simulation de planifier et quantifier chacune de ces interventions.

○ *Travail du sol*

Dans le cadre de notre étude, nous avons réduit le travail du sol à un labour d'hiver dont les caractéristiques sont présentées dans le Tableau IV-6.

Date de travail	30 janvier
Profondeur de labour	25 cm
Quantité de résidus de culture apportée au sol	2.5 t MF ha ⁻¹
Rapport C/N des résidus de culture	65.0 g g ⁻¹

Tableau IV-6 : Paramètres de travail du sol utilisés dans STICS.

○ *Semis*

La date de semis va conditionner la planification de la croissance. En effet, la paramétrisation de la germination des grains se fait sur le principe de somme de température acquise. Une culture semée trop tard va prendre du retard et la qualité de sa récolte peut être affectée. Pour notre étude, nous avons choisi une date en début d'année de façon à limiter les simulations empiétant sur deux années. La date de semis proposée pour du blé est relativement tardive, puisqu'en général le blé est semé en fin d'année pour une récolte d'été. Des tests de sensibilité à la date de semis ont été effectués, et il s'avère qu'une date aussi tardive de semis dans le modèle ne retarde pas significativement la date de récolte et surtout n'affecte pas les quantités que nous étudions (Biomasse, LAI, N).

Date de semis	mi-février
Profondeur de semis	4 cm
Densité de semis	300 p m ⁻²

Tableau IV-7 : Paramètres de semis du blé utilisés dans STICS.

○ *Irrigation*

Deux modes d'irrigations sont applicables dans STICS ; un mode de calcul automatique et un mode imposé où chaque apport doit être déclaré. Notre étude recherchait avant tout l'effet de l'enrichissement en azote sur les paramètres de plasticité de la végétation simulés par STICS. Nous avons donc appliqué le mode automatique avec un arrosage sur frondaison géré par le modèle en fonction de θ . Seule une valeur maximale de 40 mm/jour a été imposée. Toutefois, pour chaque simulation, un apport est automatiquement délivré au moment du semis pour amorcer la germination.

Finalement, un cumul d'irrigation variable entre 20 et 100 mm/an a été constaté en fonction des années et de l'apport azoté. Le déclenchement de l'irrigation étant cependant plus sensible à la quantité de fertilisant apportée à la culture qu'à la variation annuelle des précipitations. En effet, la demande en évaporation varie du simple au triple pour une augmentation significative de fertilisant.

○ *Fertilisation*

En France, la fertilisation azotée du blé consiste le plus souvent à réaliser deux apports, le premier au tallage et le second au stade juvénile des épis. Etant donné que les résultats de simulation que nous étudions sont avant l'épiaison, nous avons réalisé toutes les simulations avec un apport azoté en début de cycle seulement, soit 10 jours après le semis. Ainsi, pour chaque année de forçage climatique, nous établissons un jeu de simulation en faisant varier la quantité d'azote apportée à la culture de 0 à 250 kg ha⁻¹ par pas de 25 kg ha⁻¹, de façon à faire apparaître une dynamique significative sur le LAR et N_T simulé par STICS. De cette façon, pouvons prendre en compte la variabilité climatique, tout en s'affranchissant du stress hydrique grâce à l'irrigation. Nous pouvons alors étudier l'influence de la fertilisation sur les variables de sortie du modèle de culture (MS , LAI , eau dans le sol...).

Acquisitions des données :

○ *Sorties de modèle*

L'essentiel des variables de sortie du modèle STICS concernant la production de biomasse est détaillé dans le Tableau IV-8. Certaines variables ont du être combinées pour être comparables aux variables de sortie d'ISBA.

ISBA-A-g _s	STICS	Définition
B_T	MS_{tot}	Matière sèche aérienne totale (kg m ⁻²)
-	MS_{grain}	Matière sèche des grains ou fruits (kg m ⁻²)
B_T	$MS_{tot} - MS_{grain}$	Matière sèche aérienne totale sans les grains (kg m ⁻²)
-	MS_{sen}	Matière sèche aérienne sénescente (kg m ⁻²)
B	$MS_{tot} - MS_{grain} - MS_{sen}$	Matière sèche aérienne active (kg m ⁻²)
-	LAI_{cult}	Indice foliaire de la culture (m ² m ⁻²)
-	LAI_{sen}	Indice foliaire sénescent de la culture (m ² m ⁻²)
LAI	$LAI_{cult} - LAI_{sen}$	Indice foliaire de la biomasse active (m ² m ⁻²)
N_T	CN_{plante}	Concentration en azote de la plante entière (% MS_{tot})
-	QN_{plante}	Quantité d'azote dans la plante (kg N ha ⁻¹)

Tableau IV-8 : Variables et définitions des paramètres communs à STICS et ISBA-A-g_s.

L'évolution de la concentration en azote dilué dans la plante est proposée dans STICS pour la plante entière (N_T). Nous avons donc considéré le LAR pour l'étude des paramètres de plasticité en considérant la biomasse totale aérienne avant épiaison.

○ *Prélèvements*

Le modèle STICS simule au pas de temps journalier un grand nombre de variables d'état du système cultural (Figure IV-10). Les simulations montrent très clairement un effet positif de l'enrichissement en azote sur la croissance en biomasse aérienne de la culture. Parmi les variables simulées, nous avons considéré les valeurs de LAI , B et N_T au moment où LAI est maximum. Nous supposons que, lorsque la plante a atteint son LAI maximum, sa croissance est optimale et ses paramètres morphologiques sont représentatifs du cycle de croissance. La date correspondant au LAI maximum et donc à la "mesure" est représentée Figure IV-10 par un trait vertical.

1986

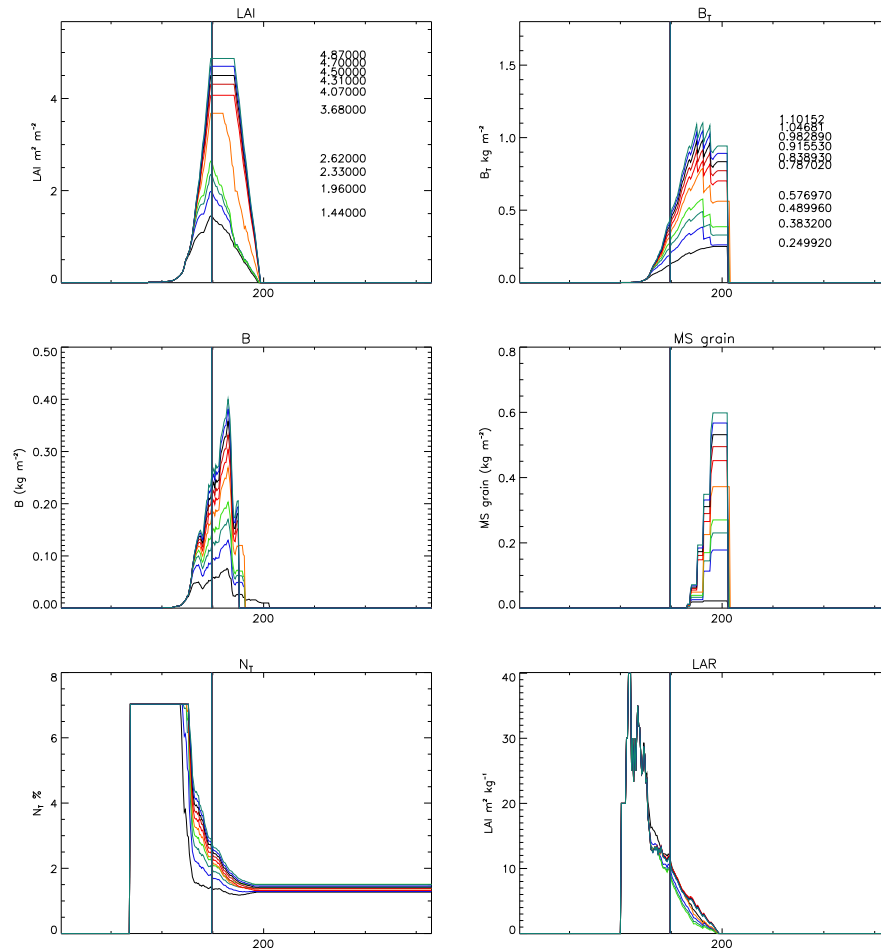


Figure IV-10 : Evolution temporelle (jour julien) du LAI, de la biomasse totale aérienne (B_T), de la biomasse aérienne (B), de la biomasse des grains (M_{sgrain}), de la dilution de l'azote dans la biomasse aérienne totale (N_T) et du LAR simulés par STICS pour l'année climatique 1986 et dans différentes conditions d'apport azoté sur une culture de blé tendre (Thésée). Chaque couleur correspond à un apport d'azote en début de simulation variant de 0 à 250 kg N ha⁻¹ par pas de 25 kg N ha⁻¹.

On peut noter que le LAR n'est pas une valeur constante dans STICS et que sa valeur est optimale au stade juvénile des plants et tend à décroître au long du cycle cultural de croissance. On peut constater également un transfert de biomasse des parties aériennes vers le compartiment des grains peu après que la valeur de LAI maximum soit atteinte.

III.3 Résultats

L'étude de sensibilité des résultats du modèle STICS aux paramètres environnementaux a été effectuée sur 5 variétés de blé : Blé tendre (*Triticum aestivum*) - (Talent, Arminda, Thésée) et Blé dur (*Triticum durum*) - (Arcour, Ambral).

Nous venons de présenter la façon dont sont interprétées les simulations de STICS. Ainsi nous disposons pour 5 variétés de blé, de simulations générées par STICS pour 9 années différentes (de 1986 à 1994) et 10 niveaux de fertilisation croissants (de 0 à 250 kg N ha⁻¹ par

pas de 25 kg N ha⁻¹) soit 90 "mesures" ou valeurs de LAR et N_T par variété de blé disponibles pour établir la relation de plasticité (IV-8) souhaitée.

La Figure IV-11 présente la dynamique d'évolution de la teneur en azote de la plante entière en fonction de la biomasse totale aérienne pour les neuf années simulées et les différentes doses d'enrichissement en azote.

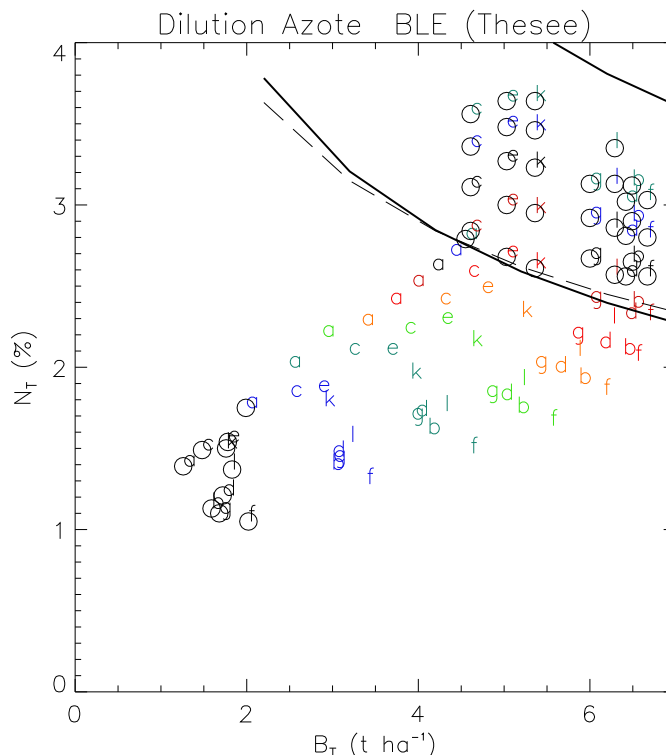


Figure IV-11 : Sensibilité des résultats de simulation à la variable N_T de dilution de l'azote dans la biomasse aérienne (B_T). Chaque année (1986 à 1994) est représentée par une lettre de l'alphabet et chaque niveau d'enrichissement en azote (0 à 250 kg ha⁻¹) par une couleur. Les lettres entourées sont exclues de l'étude. Les courbes de dilutions optimales et maximales définies par STICS sont représentées en trait plein.

De ces différents points de référence, nous ne conservons que ceux dont la valeur en biomasse aérienne totale est supérieure à la valeur $B_{Tmin}=2 \text{ t ha}^{-1}$. En effet, les valeurs inférieures s'éloignent fortement de la régression entre LAR et N_T . Notons que la valeur théorique minimale de biomasse pour laquelle la loi de dilution est applicable est $B_{Tmin}=1 \text{ t ha}^{-1}$. De plus, nous excluons de la régression (IV-8) les points dont les valeurs du couple (N_T , B_T) sont comprises entre les courbes de dilution optimale et maximale (traits plein sur la Figure IV-11) telles qu'elles sont formulées dans STICS (IV-25).

Les relations de dilution de l'azote dans la plante entière optimale (N_{Topt}) et maximale (N_{Tmax}) définies dans STICS pour le blé tendre et le blé dur sont :

$$\begin{aligned} N_{Topt} &= 5.35 B_T^{-0.44} \\ N_{Tmax} &= 8.5 B_T^{-0.44} \end{aligned} \tag{IV-31}$$

Notons que la relation N_{Topt} est différente mais voisine de celle proposée par Calvet et Soussana (2001) (trait pointillé de la Figure IV-11).

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

Les résultats de la régression (IV-8) pour les 5 variétés de blé sont présentés Figure IV-12.

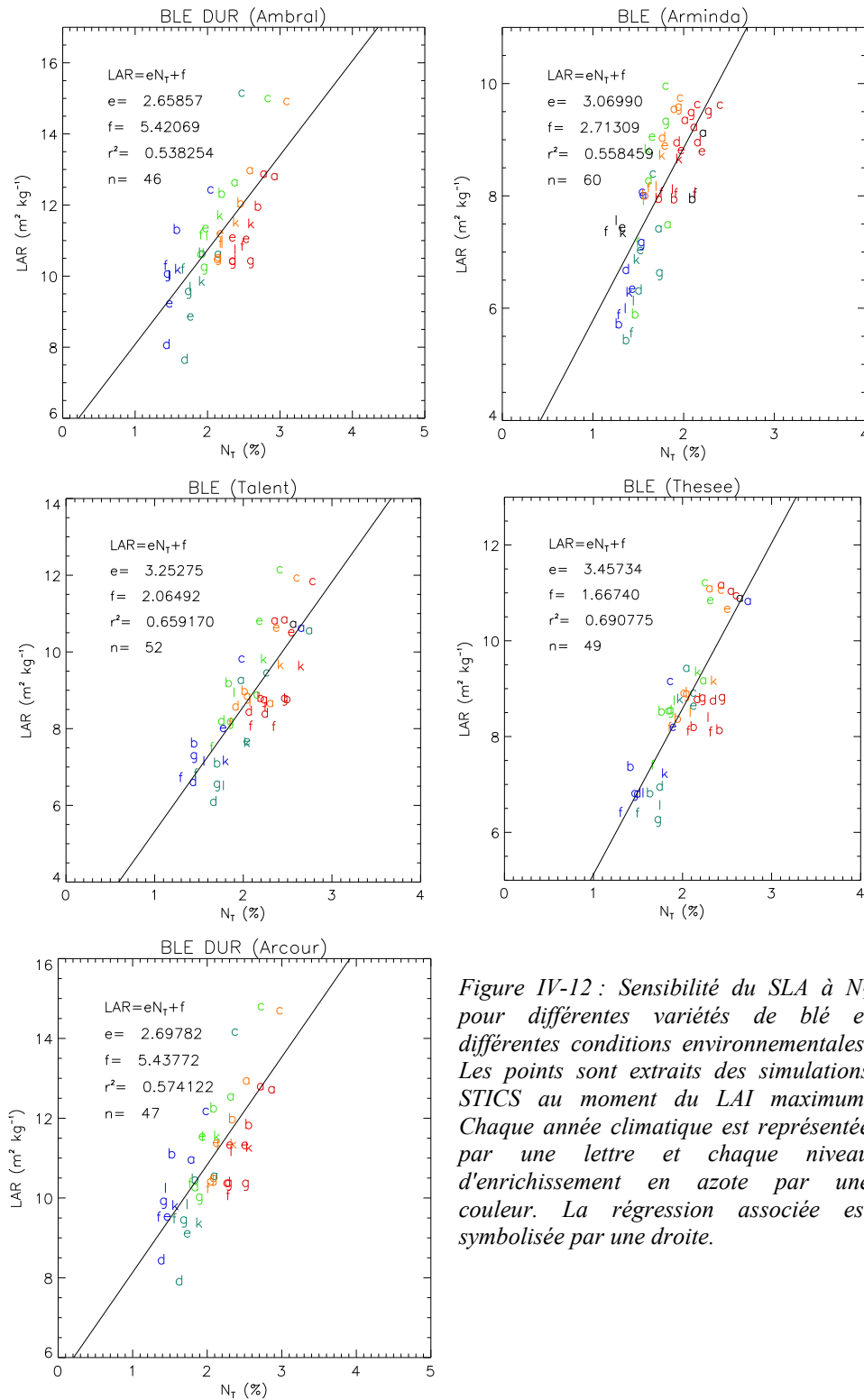


Figure IV-12 : Sensibilité du SLA à N_T pour différentes variétés de blé et différentes conditions environnementales. Les points sont extraits des simulations STICS au moment du LAI maximum. Chaque année climatique est représentée par une lettre et chaque niveau d'enrichissement en azote par une couleur. La régression associée est symbolisée par une droite.

Les valeurs des paramètres e et f correspondant aux différentes régressions de la Figure IV-12 sont rassemblées dans le Tableau IV-2 et sont incluses à la méta-analyse herbacé (Chapitre IV §II).

III. 4 Application

L'application qui va suivre vise à tester la capacité de la version "azote" d'ISBA-A-gs à reproduire l'évolution des compartiments de biomasse et l'indice foliaire simulé par STICS dans les mêmes conditions de sol et de forçage climatique. Les paramètres de l'étude MUREX (Calvet et al. 1999) ont ainsi été conservés comme forçage d'ISBA.

Le cas du blé dur de variété Talent a été testé.

Symbole	Définition	Valeur	Référence
Paramètres de sol			
d_2	Profondeur de sol	1.35 m	MUREX Calvet et al. (1999)
<i>CLAY</i>	Fraction d'argile	27.7 %	MUREX Calvet et al. (1999)
<i>SAND</i>	Fraction de sable	13.7 %	MUREX Calvet et al. (1999)
w_{wilt}	Point de flétrissement	0.12 m³m⁻³	MUREX Calvet et al. (1999)
w_{fc}	Capacité au champ	0.34 m³m⁻³	MUREX Calvet et al. (1999)
Paramètres de végétation			
<i>veg</i>	Couverture végétale	$1 - e^{-0.6 \times LAI}$ %	Masson <i>et al.</i> (2002)
α_s	Albédo de surface	0.20	Masson <i>et al.</i> (2002)
ϵ	Emissivité de surface	0.97	Masson <i>et al.</i> (2002)
z_0	Longueur de rugosité dynamique	0.13 min(1.,<i>h</i>) m	Masson <i>et al.</i> (2002)
<i>h</i>	Hauteur de la végétation	$e^{\frac{LAI-3.5}{1.3}}$	Masson <i>et al.</i> (2002)
kB^{-1}	Coefficient de rugosité	2.3	Imposé
C_V	Capacité thermique de la végétation	$2.0 \times 10^{-5} \text{ K m}^2 \text{ J}^{-1}$	Imposé
g_m^*	Conductance mésophyllienne	1.7 mm s⁻¹	Calibré
D_{max}^X	Valeur maximale de D_{max} dans le cas offensif	50 g kg⁻¹	Calibré
θ_c	Réserve utile normalisée critique	50 %	Calibré
<i>a</i>	Taux de dilution de la biomasse aérienne	0.38	Soussana et al. (1996)
N_a	Azote foliaire	cf. Tableau IV-10	Calibré
<i>f</i>	Minimum optimale du <i>SLA</i>	2.06 m⁻² kg⁻¹	Tableau IV-2
<i>e</i>	Sensibilité du <i>SLA</i> à la fertilisation azotée	3.25 m⁻² kg⁻¹ %⁻¹	Tableau IV-2
τ_M	Espérance de vie des feuilles	80 jours	Imposé

Tableau IV-9 : Paramètres du sol et de la végétation employés pour l'application.

Les paramètres du modèle de végétation ont été calibrés en considérant le LAI de STICS comme référence et en optimisant le flux d'évaporation simulé par ISBA à celui simulé par STICS de façon à reproduire le bilan hydrique. Les paramètres du module de croissance calibrés sont la conductance mésophyllienne en condition non stressée g_m^* , le contenu volumique extractible critique en eau du sol θ_c et la valeur maximale de D_{max} en considérant le blé comme herbacé offensif.

En mode LAI interactif, une coupe est pratiquée dans le modèle ISBA- $A-g_s$ de façon à rester cohérent avec la récolte de STICS. Ensuite, pour éviter le redémarrage de la croissance de la végétation dans ISBA- $A-g_s$, le LAI est maintenu artificiellement à son minimum jusqu'au 31 décembre de chaque année de simulation. La croissance n'est plus contrainte au 1 janvier de chaque année de façon à laisser "démarrer" le modèle de lui-même.

Les résultats de simulation sont présentés Tableau IV-10. Le paramètre N_a est le seul paramètre que l'on a ajusté dans ISBA- $A-g_s$ afin de reproduire l'évolution du LAI proposée par STICS pour différents niveaux d'enrichissement azoté.

Traitements	STICS			ISBA				
	LAI_{max} ($m^2 m^{-2}$)	B_{Tmax} ($g m^{-2}$)	B_{max} ($g m^{-2}$)	N_a (%)	LAI_{max} ($m^2 m^{-2}$)	B_{Tmax} ($g m^{-2}$)	B_{max} ($g m^{-2}$)	B/LAI ($g m^{-2}$)
$0 kg ha^{-1}$	1.69	330	100	1.5	1.66	626	232	14
$100 kg ha^{-1}$	5.12	1070	350	5	5.97	989	312	55
$250 kg ha^{-1}$	5.50	1460	420	6	7.00	979	310	46

Tableau IV-10: Comparaison des paramètres caractéristiques absolus entre les simulations STICS et ISBA pour différents niveaux d'enrichissement en azote. Les traitements correspondent aux apports en azote en début de simulation STICS. L'effet de l'enrichissement en azote dans ISBA est donné par la valeur de N_a .

Le modèle ISBA- $A-g_s$ reproduit de façon satisfaisante l'indice foliaire croissant en fonction de l'enrichissement en azote proposé à la culture. Le LAI croit de façon naturelle avec un démarrage à peu près synchronisé avec le modèle STICS. Par contre, les ordres de grandeur des biomasses simulées ne sont pas respectés, avec une sur-estimation pour les faibles traitements azotés et une sous-estimation pour les forts traitements. Le modèle assimile donc trop de biomasse vis à vis d'un traitement non limitant en azote et pas assez vis à vis d'un traitement limitant. La rétroaction liée à l'augmentation du LAI n'est pas suffisante pour augmenter significativement la biomasse active.

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

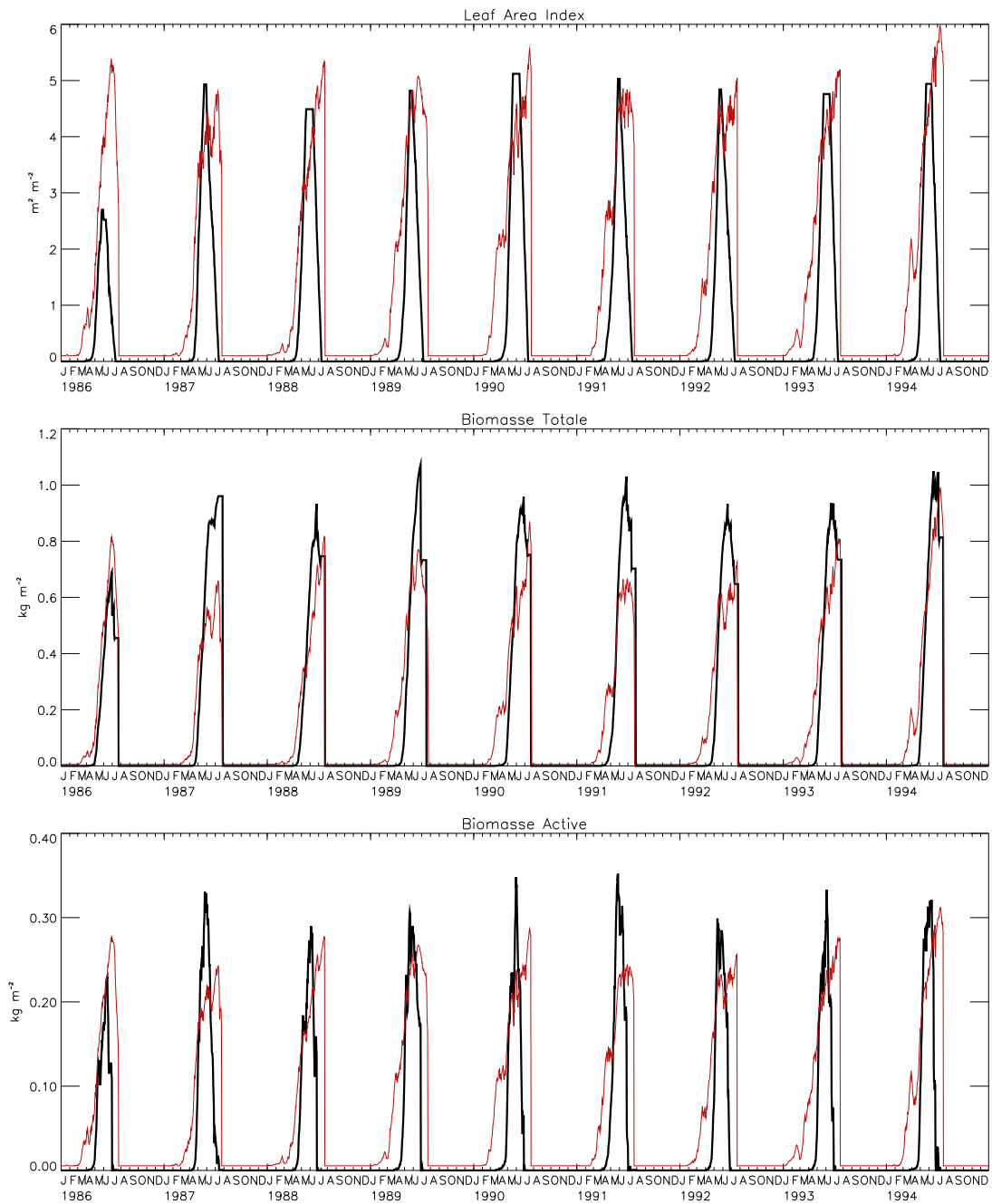


Figure IV-13 : Comparaisons entre une simulation STICS correspondant à un apport de 100 kg ha^{-1} d'azote (trait gras) et la simulation ISBA-A-g_s correspondante ($N_a=5\%$, trait fin)

IV Application à SMOSREX

Les valeurs de e et f obtenues jusqu'ici concernent des couverts monospécifiques. La relation $LAR-N_T$ ou $SLA-N_L$ est-elle valable pour un couvert multispécifique ? Parce qu'il est difficile de répondre à cette question en examinant la littérature, nous avons réalisé une expérience spécifique. Une expérience d'enrichissement azoté a donc été menée sur une jachère du Sud de la France en collaboration avec le CESBIO. Des mesures de matière sèche aérienne, surface foliaire et teneur en azote foliaire ont été effectuées juste avant la montée en épis des herbacées. Ces données, une fois analysées et moyennées ont permis la détermination des paramètres de plasticité e et f représentatifs de cette jachère.

A partir d'un forçage météorologique continu disponible sur le site, nous avons effectué des simulations avec le modèle ISBA- $A-g_s$ dans sa version "azote" et reproduit l'évolution temporelle des variables de biomasse aérienne, LAI et contenu en eau du sol, pour les différentes conditions d'enrichissement azoté expérimentales. Une validation de ces simulations a pu être effectuée sur la base des résultats de l'expérience d'enrichissement azoté.

IV.1 Site expérimental

Le site expérimental d'étude est celui le centre ONERA du Fauga-Mauzac, situé à 25 km au Sud-Ouest de Toulouse dans la plaine alluviale de la Garonne. La zone d'étude est une jachère fauchée une fois par an. Une étude floristique a été menée par le CESBIO et révèle une composition des espèces essentiellement graminées (*Agrostis apillaris* à 60 %, *Vulpia myuros* à 15 %, *Holcus lanatus*, *vicia sativa*...).

Le site dispose depuis l'année 2000 d'une station de mesure météorologique automatique entretenue par le CNRM. Ainsi, toutes les variables climatiques utiles à l'établissement d'un forçage météorologique continu pour la modélisation sont mesurées et disponibles : les précipitations (PP), la température (T_a), l'humidité relative de l'air (q_a), la vitesse du vent (U_a), le rayonnement de courte (R_G) et grande (R_A) longueur d'onde ainsi que le rayonnement net (R_n). Des mesures de contenu en eau volumique de la couche de sol sont également effectuées sur la zone d'étude grâce à des sondes automatiques (Calvet et Noilhan, 2000).

Des mesures de LAI et de matière sèche aérienne tout au long de l'année 2001 ont été réalisées régulièrement sur le site par le CESBIO et le CNRM, en utilisant la planimétrie. Ces mesures ont été effectuées dans le cadre d'études la future mission spatiale de l'ESA, SMOS (Soil Moisture Ocean Salinity). La Figure IV-14 présente l'évolution de ces mesures pour l'année 2001 ainsi que les précipitations mensuelles et l'évolution volumique du stock d'eau dans le premier mètre de sol.

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

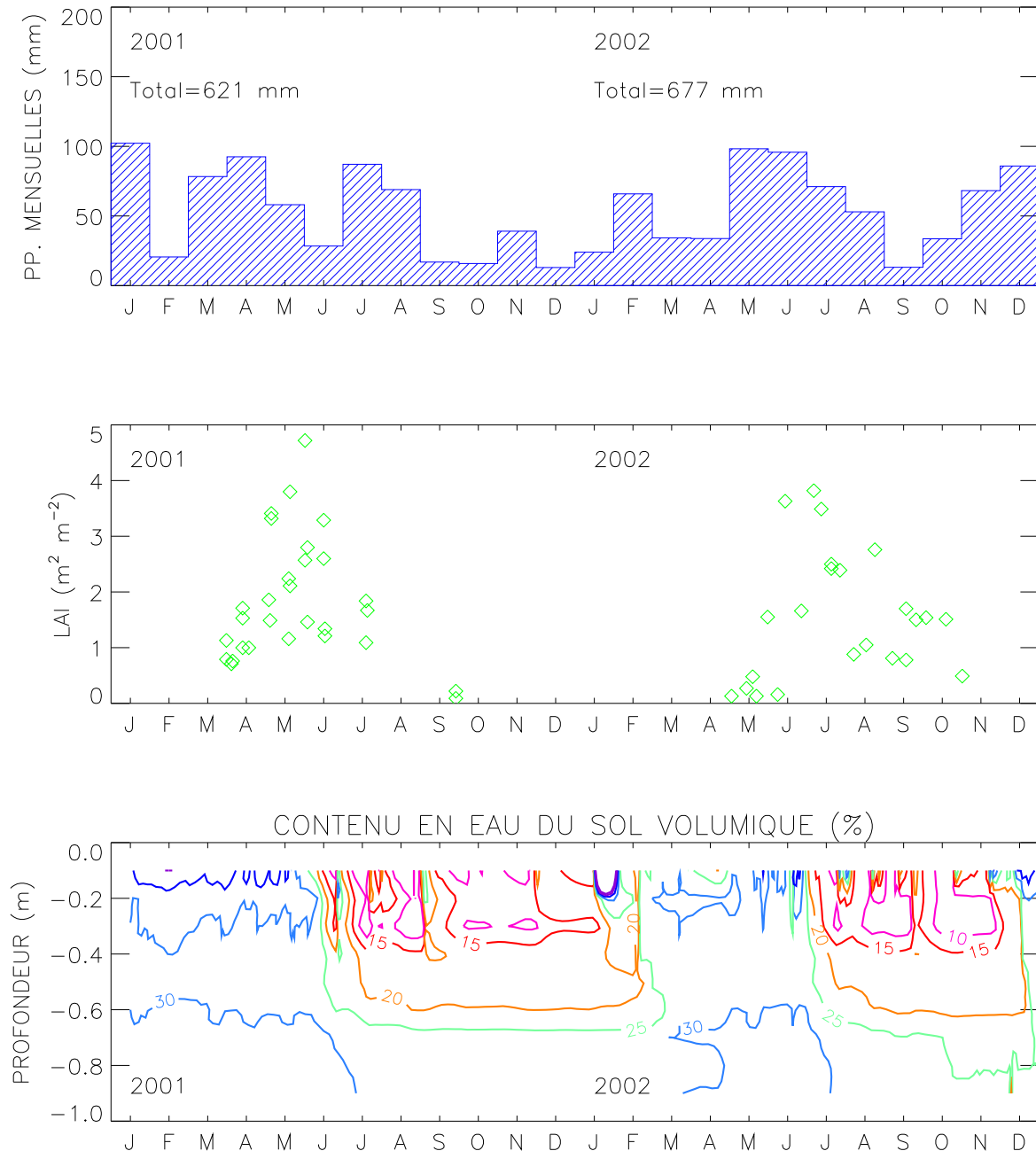


Figure IV-14 : Mesures de précipitations mensuelles, indice foliaire (LAI) et contenu en eau volumique sur le site de SMOSREX pour les années 2001 et 2002.

La dispersion sur les mesures de LAI est dûe au caractère aléatoire spatialement de celui-ci, mais présente toutefois la tendance générale d'évolution de ce paramètre sur le site. On constate une croissance importante de mars à fin mai avec un optimum voisin de $2 m^2 m^{-2}$ en moyenne en 2001, puis une décroissance après l'épiaison jusqu'à fin Août.

IV.2 Expérience de fertilisation en azote

L'expérience de terrain qui a été menée sur le site du Fauga et qui va être présentée, a été réalisée de mars à mai 2001, en collaboration avec le CESBIO (Centre d'Etude Spatiale de la Biosphère) de Toulouse, notamment, Malika Gouasmi (étudiante), Patrick Mordelet (chercheur CNRS) et l'objectif était de retrouver par l'expérimentation les paramètres e et f du modèle de

croissance, sur un couvert de jachère. Pour cela nous avons réalisé un enclos grillagé d'une quinzaine de mètres carré (pour protéger la végétation des herbivores), dans lequel nous avons délimité 4 placettes de taille identiques. Chaque placette a reçu en début d'expérience (21 mars), une solution minérale identique correspondant à 58 g m^{-2} de K_2HPO_4 et 68 g m^{-2} de CaSO_4 . Ce premier apport a été effectué afin d'enrichir le sol en potassium et calcium et limiter toute carence autre qu'azotée qui serait venue perturber l'analyse des résultats. Par la suite, chaque placette, excepté le témoin, a fait l'objet de deux enrichissements en azote, à deux étapes de la croissance de la végétation, en mars et avril (Tableau IV-11).

Traitements N / NH_4NO_3	22 mars (g/m^2)	19 avril (+100%)(g/m^2)	Total (g/m^2)
N_0	0 / 0	0 / 0	0 / 0
N_-	2 / 5.71	4 / 11.42	6 / 17.13
N_+	7 / 20.00	14 / 40.00	21 / 60.00
N_{++}	13 / 37.14	27 / 77.14	40 / 114.28

Tableau IV-11 : Quantités d'azote minéral apportées sur chaque placette. Le traitement N_0 correspond à la placette témoin.

Les doses sur les placettes ont été réparties selon un gradient dans la fertilisation de façon à obtenir au moment de la coupe finale une dynamique entre les placettes, dans la dilution en azote. Les traitements ont été nommés par ordre croissant en fertilisation, N_0 , N_- , N_+ et N_{++} (Tableau IV-11). Au maximum estimé du développement foliaire, avant l'épiaison des graminées, nous avons réalisé une coupe selon le schéma de la Figure IV-15 et Figure IV-16.

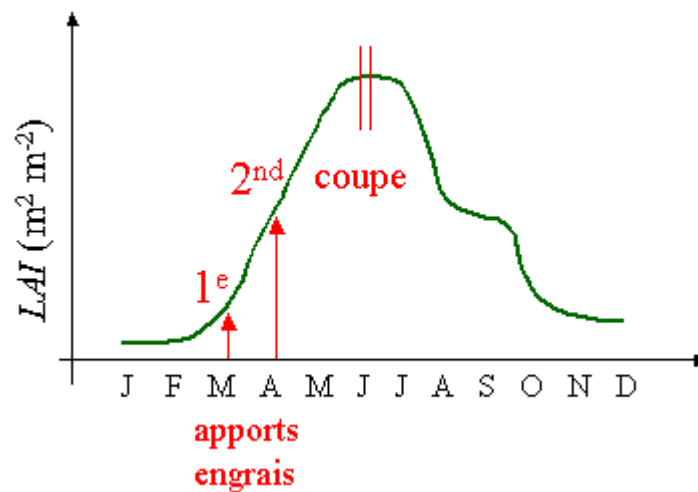


Figure IV-15 : Schéma d'organisation de l'expérience d'enrichissement.

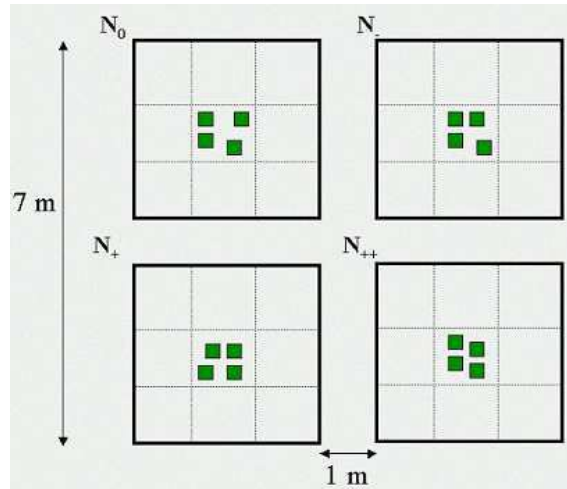


Figure IV-16 : schéma d'organisation des placettes

Les échantillons récoltés ont ensuite été mesurés au planimètre à bande, puis pesés après séchage en étuve. Les analyses de teneur en azote de chaque échantillon ont été effectuées par le CESBIO. Les résultats sont détaillés en annexe II et résumés Tableau IV-12. On constate une augmentation croissante des paramètres de biomasse, LAI et N_T mesuré en fonction de l'enrichissement en azote proposé (Figure IV-17). On peut noter que le plateau de l'effet de fertilisation est atteint au niveau N_+ avec une stabilisation de la croissance des différents paramètres, voire une décroissance.

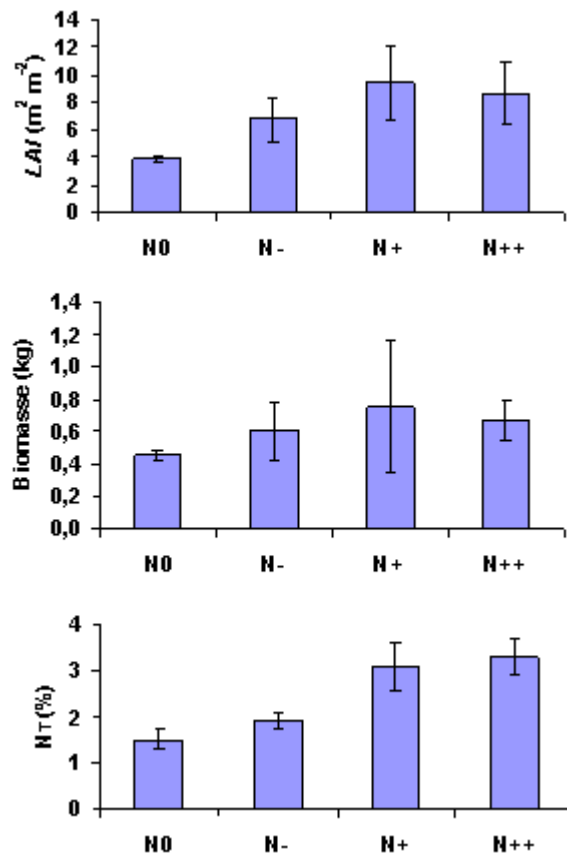


Figure IV-17 : Moyennes des mesures des différentes placettes groupées par niveau d'enrichissement en azote. Sont présentés l'indice foliaire LAI , la biomasse sèche et la teneur en azote foliaire.

Paramètre	N_0	$N_.$	N_+	N_{++}
N_T (%)	1.5	1.9	3.1	3.3
LAI ($m^2 m^{-2}$)	3.9	6.7	9.4	8.6
B_T ($g m^{-2}$)	451.4	601.7	751.8	667.4
LAR ($m^2 kg^{-1}$)	8.7	11.4	13.6	13.3

Tableau IV-12 : Paramètres moyens mesures sur les placettes en fonction du niveau d'enrichissement azoté.

Il est à noter qu'en coupant les placettes pour mesurer au planimètre la surface foliaire, nous avons constaté une différence de composition spécifique et de structure du couvert entre les différents niveaux d'enrichissement en azote. Cette différence était surtout notable entre N_0 , N_+ et N_{++} avec pour les placettes enrichies, des feuilles et des tiges significativement plus grandes, plus grosses et plus vertes, avec une plus grande quantité de géraniums (*Geranium dissectum*). Malheureusement nous n'avons pas réalisé d'étude plus détaillée de détermination des espèces et d'analyse de structure. Seules les valeurs de biomasse, de teneur en azote et de surface foliaire peuvent traduire ces observations.

IV.3 Paramètres morphologiques

Les résultats concernant la détermination des paramètres de plasticité e et f de la jachère à partir des mesures de l'expérience d'enrichissement en azote menée au Fauga sont présentés Figure IV-18. On constate que les valeurs moyennes de LAI de chaque niveau d'enrichissement en azote sont très bien corrélées à la biomasse aérienne mesurée avec une pente de $0.053 kg m^{-2}$ et un coefficient de corrélation de 0.99. La dynamique satisfaisante sur les valeurs de dilution de l'azote dans la plante permet d'établir une régression linéaire avec un très bon coefficient de corrélation ($r^2=0.93$) et d'en déduire les paramètres e et f représentatifs de la jachère, $2.04 m^2 kg^{-1} \%^{-1}$ et $6.32 m^2 kg^{-1}$, respectivement. Les mesures ayant été effectuées sur la totalité des parties aérienne (à l'exclusion des feuilles sénescence), les résultats présentés sont représentatifs d'une relation $LAR-N_T$.

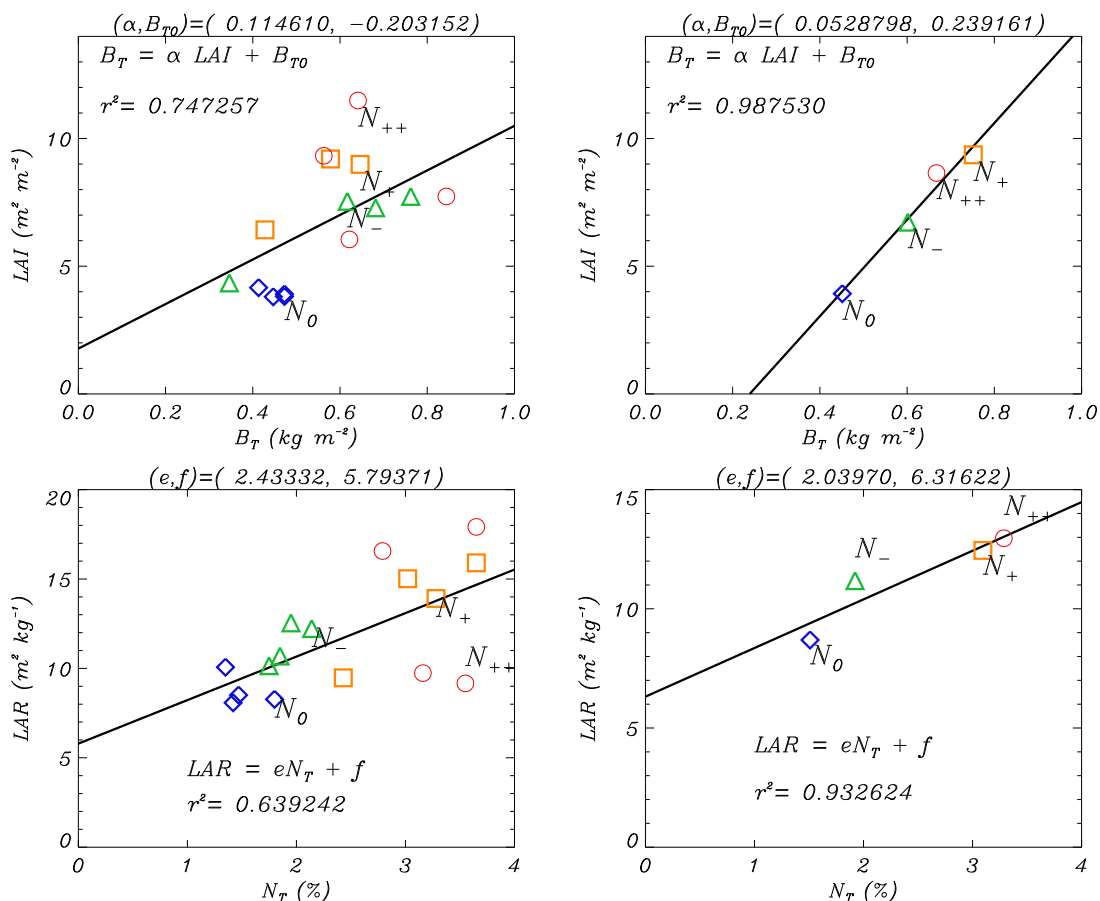


Figure IV-18 : Comparaison des différentes grandeurs mesurées lors de l'expérience en fonction de l'enrichissement en azote. Les valeurs par placettes (à gauche) et par niveau d'enrichissement azoté (losanges : N_0 , triangles : N_- , carrés : N_+ et cercles : N_{++}) sont moyenné (à droite).

IV.4 Application

Grâce aux forçage météorologique continu disponible sur l'année 2001 (Figure IV-14), nous avons mis en place un jeu de simulations avec ISBA- A_g s. Les paramètres de surface représentatifs du site et utilisés pour les simulations de la jachère dans différentes conditions de fertilisation azotée, ont été pour une grande part mesurés sur le site. Les paramètres inconnus ont été imposés arbitrairement, le Tableau IV-13 résume les valeurs de ces paramètres.

Les paramètres du modèle de croissance et de photosynthèse ont été repris du travail de Calvet (2000). Le paramètre de plasticité f correspond à celui mesuré sur le site, tandis que le paramètre e est déduit de la relation (IV-25) reliant e à f . Pour la simulation, nous conservons la valeur de f et utilisons la valeur de e correspondante au projeté sur la régression. Nous considérons que la détermination des paramètres e et f effectuée sur la base de mesures de LAR et non de SLA ont une valeur plus faible de e alors que la valeur de f est plus stable. Les valeurs appliquées dans les simulations sont résumées dans le Tableau IV-14.

Afin de reproduire par la simulation les résultats de l'expérimentation azotée, nous avons ajusté le paramètre N_a , représentatif de la sensibilité à l'enrichissement azoté et à la variabilité climatique, pour chaque simulation représentative d'un niveau d'enrichissement azoté. 4 ajustements ont ainsi été effectués correspondants à la paramétrisation représentative du site N_{ref} , du témoin N_0 de l'expérience d'enrichissement (qui a bénéficié des apports minéraux de base - Tableau IV-11), du premier niveau d'enrichissement N_- et des deux derniers niveaux

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

confondus N_+ et N_{++} . Na est optimisé en calant le LAI_{max} de chaque simulation sur les observations. Les résultats de ces ajustements sont résumés Tableau IV-14 et Tableau IV-15.

Les simulations associées à ces résultats sont présentées Figure IV-19.

Symbole	Définition	Valeur	Référence
Paramètres de sol			
d_2	Profondeur de sol	0.95 m	Mesure
CLAY	Fraction d'argile	22.8 %	Mesure
SAND	Fraction de sable	32.0 %	Mesure
w_{wilt}	Point de flétrissement	0.17 m³m⁻³	Mesure
w_{fc}	Capacité au champ	0.30 m³m⁻³	Mesure
Paramètres de végétation			
veg	Couverture végétale	100 %	Imposé
α_s	Albédo de surface	0.194	Mesure
ϵ	Emissivité de surface	0.97	Imposé
h	Hauteur de couvert	variable	Mesure
z_0	Longueur de rugosité dynamique	0.13×h m	Imposé
kB^{-1}	Coefficient de rugosité	6.01	Imposé
C_v	Capacité thermique de la végétation	2.0×10⁻⁵ Km²J⁻¹	Imposé

Tableau IV-13: Paramètres de surface utilisés dans l'application SMOSREX.

Paramètres	Valeur	Référence
Stratégie	Offensif	Calvet, (2000)
g_m^* (mm s ⁻¹)	0.56	Calvet, (2000)
τ_M (jours)	80	Calvet, (2000)
θ_c	0.5	Calvet, (2000)
f (m ⁻² kg ⁻¹)	6.32	Mesure expérimentale
e (m ⁻² kg ⁻¹ % ⁻¹)	5.84	Dédit de f (IV-25)

Tableau IV-14: Paramètres A-g_s utilisés pour effectuer les simulations SMOSREX.

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

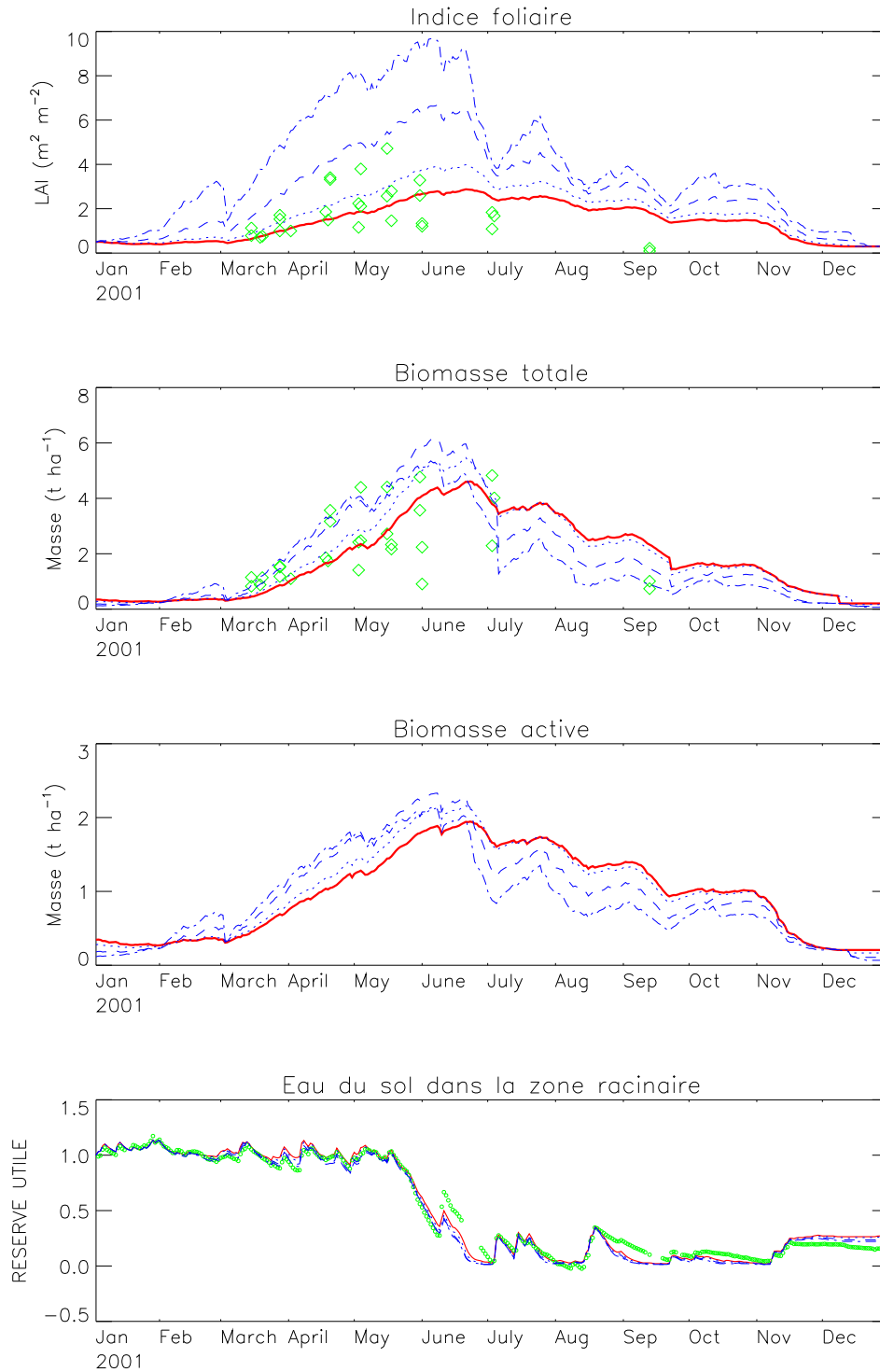


Figure IV-19 : Simulation de l'indice foliaire, la biomasse aérienne totale, la biomasse active et la réserve utile sur le site de SMOSREX pour l'année 2001. Les observations sont en vert et les différentes simulations correspondent à un enrichissement N_0 , N_- , N_+ et N_{++} . La simulation représentative du site sans apport en minéraux N_{ref} est présentée en rouge.

Chapitre IV : Vers un traitement du carbone

Les résultats de simulation présentent une dynamique sur les valeurs de LAI maximum comparable aux valeurs observées mesurées en mai lors de l'expérience d'enrichissement (Tableau IV-12). Les ordres de grandeurs entre observations et simulations sont également respectés pour la biomasse totale aérienne maximum avec toutefois une sous-estimation du modèle dans les gammes d'enrichissement en azote N_+ et N_{++} . On peut constater que la valeur de N_a est proportionnelle au traitement azoté et atteint sa valeur maximum de 6.5 % pour simuler un enrichissement en azote non limitant.

Traitements	N_a (%)	LAI_{max} ($m^2 m^{-2}$)	B_{Tmax} ($g m^{-2}$)	LAR ($kg m^{-2}$)	B_{max} ($g m^{-2}$)	B/LAI ($g m^{-2}$)
N_{ref}	1.4	2.6	461	5.6	195	75
N_0	2.0	3.7	547	6.8	216	58
$N_.$	3.7	6.5	618	10.5	233	36
$N_+ \text{ et } N_{++}$	6.5	9.5	535	17.7	213	22

Tableau IV-15 : Comparaison des paramètres caractéristiques des simulations concernant la jachère sans traitement (N_{ref}), et les traitements N_0 , $N_.$, N_+ et N_{++} réunis.

v Conclusion

Le règne végétal comporte une grande diversité fonctionnelle. Cette diversité peut être abordée par la recherche de corrélations entre les différentes caractéristiques biologiques. Or, certaines combinaisons de caractéristiques biologiques du végétal se retrouvent chez un grand nombre d'espèces (Reich *et al.*, 1997). Ainsi, il a été montré par de nombreux auteurs (Garnier *et al.*, 1997, Evans, 1989) qu'une caractéristique morphologique telle que la surface spécifique foliaire (*SLA*) était fortement corrélée à la vitesse relative de croissance, à la capacité photosynthétique et à la teneur en azote des feuilles. Ce rapport est de plus corrélé négativement à la durée de vie des feuilles (Reich *et al.*, 1992).

A l'interface entre des traits permettant une productivité élevée et des traits liés à la conservation des ressources chez les végétaux, ce trait de structure semble bien résumer le mode de gestion des ressources chez les végétaux. C'est pour cette dernière raison que le rapport inverse de biomasse/*LAI* ($\alpha_B = SLA^{-1}$) a été choisi comme paramètre clef du modèle de croissance dans ISBA-*A-g_s* (Calvet *et al.*, 1998).

Afin d'améliorer la paramétrisation de ce paramètre α_B dans le modèle, Calvet et Soussana (2001) ont exploré la possibilité de relier ce rapport aux différentes contraintes environnementales. Ils ont intégré la faculté d'adaptation morphologique des végétaux, au travers de deux paramètres de plasticité e et f , qui représentent respectivement, la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression entre le *SLA* et la teneur en azote foliaire (N). Cette nouvelle version permet de simuler le compartiment de biomasse active ainsi que ceux de biomasse de structure et racinaire.

Ainsi, 5 paramètres sont dorénavant nécessaires pour piloter le modèle de photosynthèse et de croissance (g_m, N_a, e, f, τ_M), cette nouvelle version du modèle peut être appliquée dans les modèles atmosphériques et hydrologiques pour quantifier la réponse de la végétation au changement climatique et ses conséquences en terme de demande azotée.

Afin de renseigner ce modèle, la méta-analyse présentée dans ce travail propose un grand nombre de valeurs des paramètres e et f concernant des plantes de type herbacée ($n=47$) et ligneuses ($n=38$). Ce travail peut servir de base à une application à grande échelle. Toutefois un travail complémentaire de détermination de ces paramètres pour les espèces les plus fréquentes et répandues sur le globe devra être mené.

Une expérience de terrain sur une jachère multi-spécifique a permis de montrer que ce formalisme était applicable sur des couverts composés et une validation des simulations du modèle a pu être menée sur le site de prélèvement.

Enfin, une approche utilisant le modèle de culture STICS comme référence de simulation a été menée. Les paramètres de plasticité e et f ont été déterminés pour 5 variétés de blé et des simulations comparatives ISBA-*A-g_s*/STICS ont été effectuées.

Conclusion générale

Mon travail de thèse s'est articulé autour du schéma de surface ISBA (Noilhan et Planton, 1989) que j'ai essentiellement utilisé à l'échelle locale sur des sites expérimentaux. Ce modèle robuste a été développé de façon continue par le CNRM que ce soit dans la paramétrisation du sol (Boone *et al.*, 1999; Mahfouf et Noilhan, 1996), dans son couplage avec les modèles hydrologiques (Habets *et al.*, 1999) ou dans la modélisation de la biomasse et de l'indice foliaire (Calvet *et al.*, 1998). C'est cette dernière option d'ISBA, nommée ISBA-A-gs, qui a été utilisée dans ce travail.

Ce modèle générique de végétation interactive, nommé ISBA-A-gs, répond aux objectifs suivants :

- pouvoir s'affranchir de la connaissance a priori de l'indice foliaire pour des applications locales et régionales,
- répondre à la demande formulée par les modélisateurs du climat soucieux du rôle important de rétroaction de la végétation dans le processus de changement climatique,
- utiliser un nombre réduit de paramètres afin de garantir une certaine robustesse à des échelles spatiales différentes.

De plus, ce modèle permet de simuler de manière plus réaliste la résistance stomatique du couvert, puisque son lien fonctionnel avec la photosynthèse est pris en compte au travers du module *A-gs* (Jacobs *et al.*, 1996). Ce lien a permis d'aborder pour la première fois au CNRM, l'estimation des flux de CO₂ au-dessus des couverts végétaux.

L'expérience MUREX (Calvet *et al.*, 1999) a apporté une base de données offrant la possibilité de valider le modèle dans divers domaines, notamment le fonctionnement de la végétation. Cette base de données expérimentale a permis à Calvet (2000) de détailler la formulation de l'ouverture stomatique en fonction de l'humidité de l'air et de la réserve en eau du sol. Conjointement, une méta-analyse des données de la bibliographie concernant le comportement stomatique des végétaux herbacés a permis de progresser dans la représentation des effets du stress hydrique dans le modèle sur la transpiration et l'assimilation carbonée. Deux comportements distincts du fonctionnement de la végétation en réponse au stress hydrique ont été observés et une approche de modélisation a été proposée. Ces deux comportements ont été nommés "offensif" et "défensif" et se distinguent l'un de l'autre de la manière suivante :

- Comportement **offensif** : ce comportement reflète une certaine tolérance vis-à-vis du stress hydrique du sol. L'efficacité d'utilisation de l'eau (*WUE*) reste quasiment constante dans les premières étapes du stress. Ce comportement peut être associé à des végétaux dont le système racinaire est bien développé ou dont le cycle de vie est court.
- Comportement **défensif** : ce comportement reflète plutôt un évitement du stress hydrique par le végétal qui se traduit dès les premières phases du stress par une augmentation importante du *WUE*. Le végétal limite ses pertes en eau en fermant ses stomates. Le comportement défensif caractérise ainsi des végétaux dont la réponse stomatique est forte.

Conclusions générales

Ce travail de méta-analyse a été approfondi dans le cadre de ma thèse (Chapitre II § II) et étendu aux végétaux de type ligneux (Chapitre II § III). Ainsi, ces deux comportements ont été modélisés dans ISBA- $A-g_s$. Cependant, en accord avec les observations, des paramétrisations distinctes selon le caractère herbacé ou ligneux du couvert ont été introduites dans ISBA- $A-g_s$ (Calvet *et al.*, 2003).

La base de données EUROFLUX (Aubinet *et al.*, 2000) m'a donné le matériel adéquat pour appliquer et évaluer le modèle sur plusieurs sites forestiers. Ainsi, grâce aux collaborations avec les centres INRA de Bordeaux et de Nancy, j'ai bénéficié de toutes les mesures de flux et de masses réalisées sur les sites du Bray (forêt des Landes) et de Hesse (forêt des Vosges), respectivement.

L'application du modèle à ces deux sites contrastés du point de vue des essences présentes (conifères et feuillus), de leur type de sol (sableux et argileux) et de leur climat (océanique et tempéré-continentale) a montré l'intérêt de prendre en compte plus finement la réponse stomatique de la végétation aux stress hydriques du sol et de l'air (Chapitre III).

Dans le cas du Bray, nous avons appliqué directement l'analyse à l'échelle de la feuille réalisée Chapitre II. De plus, l'étude a montré le rôle important du sous-bois, et son introduction dans le calcul de la conductance stomatique s'est avérée bénéfique à l'estimation des flux. La réponse stomatique au stress hydrique du sol est apparue offensive pour le hêtre et défensive pour le pin maritime. La réponse du sous-bois est quant à elle offensive de type herbacé.

Ces applications ont également permis de tester la capacité du modèle à simuler le flux de CO₂ entre la végétation et l'atmosphère au pas de temps fin, ainsi que le bilan net annuel de l'écosystème.

Parallèlement, une nouvelle version du modèle ISBA- $A-g_s$ a été développée pour prendre en compte l'effet du climat sur la végétation et la dilution de l'azote. Cette version du modèle permet de simuler l'effet de la disponibilité en azote sur la croissance de la végétation (Calvet et Soussana, 2001). En effet, certains traits morphologiques tels que la surface spécifique foliaire (SLA), la capacité photosynthétique (A_{max}) et la teneur en azote des feuilles (N) ou leur durée de vie évoluent en fonction des conditions environnementales (Garnier *et al.*, 2001; Reich *et al.*, 1997). Calvet et Soussana, (2001) ont proposé comme paramètres clefs du modèle de croissance, deux paramètres nommés e et f correspondant respectivement, à la pente, ou sensibilité du SLA à la concentration en azote dans la plante et l'ordonnée à l'origine, ou valeur minimale létale du SLA , de la régression entre SLA et N . Ainsi, le rapport utilisé pour convertir la biomasse en LAI dans le modèle (α_b) est égal à l'inverse du SLA et devient une fonction des paramètres de plasticité e et f et de la concentration en azote des feuilles.

Afin d'étendre la définition de ces deux paramètres de plasticité au plus grand nombre d'espèces, une méta-analyse des données de la littérature a permis de déterminer leurs valeurs pour près de 90 espèces herbacées et ligneuses (Chapitre IV § II). En complément, une expérience d'enrichissement réalisée en 2001 en collaboration avec le CESBIO sur la jachère de SMOSREX (Chapitre IV § IV) montre que cette approche peut être appliquée à un couvert multi-spécifique.

Les paramètres de plasticité pour une culture de blé ont été estimés à partir du modèle générique STICS de l'INRA (Chapitre IV § III).

Conclusions générales

De nombreux prolongements à ce travail peuvent être envisagés. En voici quelques axes :

- Une première version du modèle a montré que son utilisation en végétation dynamique pouvait améliorer les résultats hydrologiques du bassin de l'Adour (Voirin *et al.*, 2001). Ce genre d'application devra être renouvelé avec les dernières versions du modèle. Les résultats pourraient aboutir à une application opérationnelle du modèle dans sa version végétation interactive qui viendrait compléter la version déjà en place. Enfin, ce type d'application est nécessaire dans un contexte de changement climatique.

- On peut envisager à court terme d'effectuer des applications avec ISBA-*A-g_s* dans ses versions "stress" puis "azote" à l'échelle régionale puis globale. Ce type d'application nécessite cependant la connaissance a priori des paramètres du modèle en tout point de maille. Une base de données comme ECOCLIMAP (Masson *et al.*, 2002) propose une couverture globale à 1 km de résolution. Le travail de méta-analyse déjà engagé devra être prolongé pour renseigner ce type de base. Une telle étude est en cours au CNRM (thèse d'A.L. Gibelin 2002-2005). L'objectif principal de ce travail est de prendre en compte de façon réaliste la rétroaction de la végétation dans les scénarios du changement climatique qui envisagent dès maintenant une élévation de la teneur en gaz carbonique atmosphérique, une augmentation de la température moyenne et des bouleversements dans le régime des pluies.

- Les résultats d'application concernant l'estimation des flux de CO₂ entre la végétation et l'atmosphère présentés dans ce travail sont encourageants. Toutefois, ils mettent en évidence que la respiration associée du sol et de la végétation est un terme clef dans l'estimation des flux nets de l'écosystème. De plus, les études qui ont été présentées jusqu'à présent montrent une dépendance complexe à de nombreux facteurs environnementaux, pédologiques et climatiques (Valentini *et al.*, 2000). Le travail d'intercomparaison PILPS-C1 a mis en évidence qu'il était possible d'ajuster un modèle à l'échelle locale mais qu'une application plus globale ou qui s'étendrait sur une échelle temporelle supérieure à 10 ans devrait faire appel à des modèles plus complexes comme, par exemple, le modèle CENTURY, qui gère le bilan de carbone des différents compartiments d'un écosystème. Le modèle ISBA-*A-g_s* peut désormais être couplé à de tels modèles.

- La télédétection permet une observation globale de la surface terrestre dans différents domaines spectraux avec des résolutions temporelles et spatiales compatibles avec celle du modèle ISBA-*A-g_s*. Elle représente à ce titre un outil intéressant pour contraindre la paramétrisation et l'initialisation du modèle, via le signal télédétekté dépendant de la biomasse du couvert végétal. ISBA-*A-g_s* possède dès lors toutes les caractéristiques pour assimiler des données télédétektées que ce soit dans le Vis-PIR ou les micro-ondes. Un mode "multi-patch" a été développé et permet d'aborder les milieux hétérogènes. De récents travaux ont montré la possibilité d'estimer les flux de CO₂ au-dessus de couverts agricoles (Inoue *et al.*, 2003). Ce type d'approche peut être envisagé pour étalonner ou valider le modèle.

Conclusions générales

Glossaire

Caractère ligneux : l'arbre est un végétal qui se singularise par sa grande taille et sa longévité. Sa solidité et sa rigidité sont assurées par son caractère ligneux, c'est-à-dire sa capacité à produire du bois.

Mésophylle : tissu interne des feuilles des plantes supérieures comportant des cellules photosynthétiques à chloroplaste à granum.

Chloroplaste : organite des cellules végétales contenant des pigments récepteurs de l'énergie solaire, notamment de la chlorophylle, et siège de la photosynthèse.

Carboxylation : réaction biochimique de réduction du carbone, intervenant dans le cycle de Calvin. Elle conduit au premier produit C3, l'APG (acide phosphoglycérique), de l'assimilation photosynthétique du CO₂. Elle est catalysée par la Rubisco.

Indice de nutrition azoté : indicateur de référence approprié pour mesurer un éventuel déficit, car il correspond au rapport entre la teneur en azote total des parties aériennes et la teneur critique en azote, c'est à dire la teneur minimale en azote nécessaire pour maximiser la croissance en matière sèche de la plante.

Surface spécifique des feuilles : SLA (Surface Leaf Area) est le rapport surface/masse sèche des feuilles. Cet index décrivant la structure des feuilles est un bon indicateur de l'efficacité d'interception de la lumière par unité de biomasse foliaire. Il est très fortement corrélé à la vitesse relative de croissance, à la capacité photosynthétique et à la teneur en azote des feuilles.

Cotylédons : réserves situées à l'intérieur de la graine ressemblant à une (monocotylédon) ou à deux (dicotylédon) grosses masses blanches.

Photosynthèse : processus au cours duquel les plantes chlorophylliennes utilisent la lumière comme source d'énergie pour synthétiser de la matière organique, notamment des sucres, à partir de l'eau et du dioxyde de carbone disponible dans le milieu. Ce processus s'accompagne d'un dégagement d'oxygène.

Conclusions générales

Liste des symboles

α	-	Albédo du sol et de la végétation
η	s^{-1}	Taux de respiration de maintenance de la biomasse de structure
τ	s	Constante de un jour
ε	-	Emissivité du sol et de la végétation
δ	-	Fraction de feuillage recouverte par l'eau interceptée
θ	$m^3 m^{-3}$	Contenu volumique extractible en eau du sol
Γ	$\mu mol mol^{-1}$	Point de Compensation
ε_0	$Mg J^{-1} PAR$	Efficacité d'utilisation de la lumière
ρ_a	$kg m^{-3}$	Densité de l'air au voisinage de la surface
α_B	$kg m^{-2}$	Rapport entre biomasse acive aérienne et <i>LAI</i>
θ_c	$m^3 m^{-3}$	Contenu volumique extractible critique en eau du sol
τ_M	jour	Durée de vie maximale de la végétation
ρ_w	$kg m^{-3}$	Densité de l'eau liquide
A_g	$mg CO_2 m^{-2} s^{-1}$	Taux de photosynthèse brute de la végétation
$A_{m,max}$	$mg CO_2 m^{-2} s^{-1}$	Taux de photosynthèse nette maximale de la végétation
A_n	$mg CO_2 m^{-2} s^{-1}$	Taux de photosynthèse nette de la végétation
A_{nfm}	$mg CO_2 m^{-2} s^{-1}$	Taux de photosynthèse nette maximale journalier de la végétation
B	$kg m^{-2}$	Biomasse active aérienne
B_s	$kg m^{-2}$	Biomasse de structure aérienne
B_{s2}	$kg m^{-2}$	Biomasse de structure souterraine
B_T	$kg m^{-2}$	Biomasse totale aérienne
B_{TOTAL}	$kg m^{-2}$	Biomasse totale de la végétation
C_1, C_2, C_3, C_4	-	Coefficients de la méthode "force restore" intervenant dans les calculs des échanges hydriques dans le sol
C_a	ppm	Concentration atmosphérique en dioxyde de carbone
C_G, C_V	$m^2 K J^{-1}$	Coefficients de l'inertie thermique du sol et de la végétation
C_H	-	Coefficient d'échange turbulent pour la température et l'humidité

C_i	ppm	Concentration intra-stomatique en dioxyde de carbone
C_p	$J\ kg^{-1}K^{-1}$	Chaleur spécifique de l'air
C_s	ppm	Concentration atmosphérique en dioxyde de carbone en surface des feuille
C_T	$m^2\ K\ J^{-1}$	Coefficients de l'inertie thermique de la surface
d_1	m	Epaisseur du réservoir superficiel de sol
d_2	m	Epaisseur du réservoir profond dans le sol (profondeur racinaire)
D_{max}	$g\ kg^{-1}$	Déficit maximum de saturation en vapeur d'eau toléré par la plante
D_{max}^*	$g\ kg^{-1}$	Déficit maximum de saturation en vapeur d'eau toléré par la plante en condition de non stress hydrique du sol
D_{max}^N	$g\ kg^{-1}$	Borne minimale de D_{max}
D_{max}^X	$g\ kg^{-1}$	Borne maximale de D_{max}
D_s	$g\ kg^{-1}$	Déficit de saturation en vapeur d'eau
e	$m^2\ kg^{-1}\ \%/^{-1}$	Coefficient de plasticité de la végétation
e_a	Pa	Pression vapeur de l'air au voisinage de la surface
E_g	$kg\ m^{-2}\ s^{-1}$	Flux d'évaporation total du sol nu
e_{sat}	Pa	Pression vapeur à saturation
E_{tr}	$mm\ s^{-1}$	Transpiration de la végétation
f	$m^2\ kg^{-1}$	Coefficient de plasticité de la végétation
f_0	-	Rapport optimal entre les concentration C_i et C_s
f_0^*	-	Rapport optimal entre les concentration C_i et C_s en condition hydrique de sol non stressé
f_0^N	-	Valeur minimale prise par f_0 en stratégie défensive
G	$W\ m^{-2}$	Flux de chaleur dans le sol
g_m^*	$mm\ s^{-1}$	Conductance mésophyllienne en condition non stressé
GPP	$g\ C\ m^{-2}\ an^{-1}$	Production primaire carbonée brute de la végétation
g_s	$m\ s^{-1}$	Conductance stomatique
h	m	Hauteur de la végétation
H	$W\ m^{-2}$	Flux de chaleur sensible
I_a	$W\ m^{-2}$	Rayonnement global incident photosynthétiquement actif
k_B^{-1}	-	Terme définissant la rugosité $\ln(z_0/z_{0h})$
LAI	$m^2\ m^{-2}$	Indice de surface foliaire
LAI_{min}	$m^2\ m^{-2}$	Indice de surface foliaire minimum
LAR	$m^2\ kg^{-1}$	Surface spécifique de la biomasse totale

LE	$W m^{-2}$	Flux de chaleur latente
LE_g	$W m^{-2}$	Flux de chaleur latente du sol nu
LE_i	$W m^{-2}$	Flux de chaleur latente lié à l'eau interceptée par le feuillage de la végétation
LE_{tr}	$W m^{-2}$	Flux de chaleur latente lié à la seule transpiration de la végétation
LE_v	$W m^{-2}$	Flux de chaleur latente de la végétation
M_B	$t ha^{-1} j^{-1}$	Mortalité de la biomasse active
M_{Bs}	$t ha^{-1} j^{-1}$	Mortalité de la biomasse de structure aérienne
M_{Bs2}	$t ha^{-1} j^{-1}$	Mortalité de la biomasse de structure souterraine
Na	%	Teneur en azote de la biomasse active
NEE	$g C m^{-2} an^{-1}$	Bilan carboné annuel net de l'écosystème
NPP	$g C m^{-2} an^{-1}$	Production primaire carbonée nette de la végétation
N_s	%	Teneur en azote de la biomasse de structure
N_T	%	Teneur en azote de la biomasse totale
P	$mm s^{-1}$	Taux de précipitation au dessus du couvert
P_g	$mm s^{-1}$	Taux de précipitation atteignant la surface du sol (eau non interceptée par la canopée)
q_a	$g kg^{-1}$	Humidité spécifique
Q_r	$mm s^{-1}$	Taux de ruissellement de surface
$q_{sat}(T)$	$g kg^{-1}$	Humidité spécifique à saturation à la température T
R_a	$s m^{-1}$	Résistance aérodynamique
R_{AT}	$W m^{-2}$	Flux radiatif infrarouge incident
R_{Bs}	$t ha^{-1} j^{-1}$	Respiration de la biomasse de structure aérienne
R_{Bs2}	$t ha^{-1} j^{-1}$	Respiration de la biomasse de structure souterraine
R_{eco}	$mg m^{-2} s^{-1}$	Respiration CO_2 de l'écosystème
R_G	$W m^{-2}$	Flux radiatif solaire incident
R_{GL}	$W m^{-2}$	Seuil du rayonnement solaire global dépendant de l'extension verticale de la végétation
R_n	$W m^{-2}$	Flux de rayonnement net en surface
R_s	$s m^{-1}$	Résistance stomatique
$R_{s min}$	$s m^{-1}$	Résistance stomatique minimum
S_B	$t ha^{-1} j^{-1}$	Stockage de la biomasse dans le compartiment de structure
SLA	$m^2 kg^{-1}$	Surface spécifique de la biomasse active
T_2	K	Température du sol profond
T_a	K	Température de l'air au voisinage de la surface

T_s	K	Température de surface
V_a	m s^{-1}	Vitesse du vent
veg	0 à 1	Fraction de couverture végétale
w_{fc}	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Contenu en eau volumique à la capacité au champ
w_g	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Contenu en eau volumique du réservoir de surface
w_g	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Contenu en eau volumique du réservoir de surface
W_r	mm s^{-1}	Eau interceptée par la végétation
$W_{r\ max}$	mm s^{-1}	Valeur maximum de W_r
w_{sat}	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Contenu en eau volumique à la saturation – porosité
w_{seq}	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Contenu en eau volumique du réservoir de surface à l'équilibre
w_{wilt}	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	Contenu en eau volumique au point de flétrissement
X_{clay}	%	Fraction d'argile
X_s	mm s^{-1}	Taux d'apport en eau phréatique
X_{sand}	%	Fraction de sable
ξ_0	m	Longueur de rugosité dynamique
ξ_{0b}	m	Longueur de rugosité thermique

CONSTANTES

σ	$5.67 \cdot 10^{-8} \text{ Wm}^{-2} \text{ K}^{-4}$	Constante de Stefan Boltzmann
γ	0.66 hPa K^{-1}	Constante psychométrique
κ	0.4	Constante de Von Karman
C_{h_2o}	$4.18 \cdot 10^{-6} \text{ Jm}^{-3}\text{K}^{-1}$	Capacité thermique volumétrique de l'eau
C_{mo}	$2.5 \cdot 10^{-6} \text{ Jm}^{-3}\text{K}^{-1}$	Capacité thermique volumétrique de la matière organique
L_f, L_v, L_s	J kg^{-1}	Chaleur latente de fusion, de vaporisation, et de sublimation
M_{air}	$28.9 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$	Masse molaire de l'air
M_C	$12 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$	Masse molaire du carbone
M_{co_2}	$44 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$	Masse molaire de la molécule de dioxyde de carbone
M_{h_2o}	$18 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$	Masse molaire de la molécule d'eau
M_N	$14 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$	Masse molaire de l'azote
R	$461 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$	Constante massique des gaz parfait

Acronymes

CESBIO	Centre d'Etude Spatiale de la BIOSphère
CNRM	Centre National de Recherches Météorologiques
CNRS	Centre National de Recherche Scientifique
EC	Eddy Correlation
ESA	European Space Agency
GCM	Global Circulation Model
GEWEX	Global Energy and Water cycle Experiment
GLASS	Global Land Atmosphere System Study
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique
ISBA	Interaction entre le Sol, la Biosphère et l'Atmosphère
KNMI	Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut
MUREX	Monitoring the Usable soil Reservoir EXperimentally
ONERA	Office National d'Etudes et de Recherches Aérospatiales
ORCHIDEE	Organizing Carbon and Hydrology In Dynamic EcosystEms
PILPS	Project for Inter-comparison of Land Surface Parameterisation Schemes
SiSPAT	Simple Sol Plante Atmosphere Transferts
SMOS	Soil Moisture and Ocean Salinity
SMOSREX	Surface Monitoring of the Soil Reservoir Experiment
STICS	Simulateur mulTIdisciplinaire pour les Cultures Standard
TSVA	modèle de Transfert entre le Sol la Végétation et l'Atmosphère
WCRP	World Climate Research Programme

Annexe I

Modèle de *LAI* du pin (Desprez-Loustau et Dupuis, 1994 ; Porté *et al.*, 2000)

La durée de vie d'une aiguille de pin est de 3 ans. Chaque année, une nouvelle cohorte d'aiguilles apparaît sur le rameau, ainsi le *LAI* du rameau complet (et donc de la canopée) correspond à la somme des *LAI* des 3 dernières cohortes sorties.

Avec la notation qui suit, le *LAI* de l'année n est

Le paramètre-clé de ce modèle de croissance est la date d'émergence des aiguilles de l'année ; cette date est notée **DNE (Date of Needle Emergence)** et correspond à une valeur de 1390° jour pour le pin maritime.

Jour Julien	0 à DNE-89	DNE-89 à DNE	DNE à DNE+61	DNE+61 à DNE+76	DNE+76 à DNE+92	DNE+92 à DNE+183	DNE+183 à 365
L_y	0		$L_{\max} \left(\frac{d - DNE}{92} \right)$		L_{\max}		
L_{y-1}	L_{\max}			$L_{\max} \left[1 - 0.2 \left(\frac{d - DNE - 61}{123} \right) \right]$		$0.8L_{\max}$	
L_{y-2}	$0.8L_{\max}$				$0.8L_{\max} \left[1 - \left(\frac{d - DNE - 75}{197} \right) \right]$		
L_{y-3}	$0.8L_{\max} \left[1 - \left(\frac{137 + d}{137 + DNE - 89} \right) \right]$		0				

Tableau A 1 : Table de calcul du *LAI* en fonction de la DNE, y correspond à l'année et d au jour julien

Cohorte	1988	1989	1996	1997	1998
L_{\max} ($m^2 m^{-2}$)	2.34	2.32			

Tableau A 2 : Surface maximum en fonction de l'année de cohorte

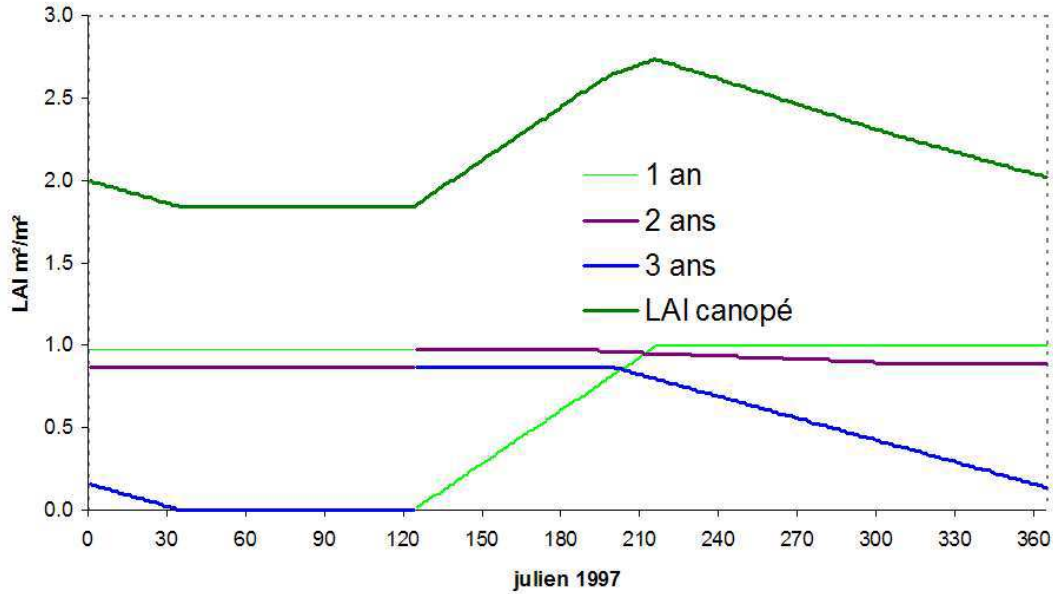


Figure A 1

Modèle de LAI du sous-bois de molinie (Loustau et Cochard, 1991; Ogée Jérôme, 2000)

Les stades phénologiques du sous-bois du Bray sont décrits par Loustau et Cochard (1991) à partir d'observations et de mesures de surfaces foliaires effectuées au Bray en 1988 et 1989. Ces mesures mettent en évidence une émergence des feuilles du sous-bois plus précoce que celle des aiguilles, d'environ 45 jours (fin mars) et une sénescence (fanaison) débutant vers la fin de l'été pour se terminer au mois de novembre. La valeur maximale du LAI de sous-bois est de l'ordre de $1.45 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ et est atteinte vers la fin du mois de juin.

Un modèle simple, prenant en compte ces observations, a été utilisé pour établir l'évolution du LAI du sous-bois (LAI_{sb}) et sa fraction de feuilles vivantes V_g .

Entre le mois de novembre et le mois de mars, le sous-bois est mort mais se décompose lentement : le LAI minimal ($LAI_{\min, sb}$), correspond à cette couverture hivernale.

De la même façon qu'en annexe 4, le paramètre-clé de ce modèle de croissance est la date d'émergence des feuilles de l'année. Cette date est notée **DLE (Date of Leaf Emergence)** et vaut :

$$DLE = DNE - 45, \text{ soit } DLE = 79 \text{ en } 1997.$$

LAI du sous-bois et fraction de feuilles vivantes :

Jour julien	1 à DLE	DLE à DLE+137	DLE+137 à 365
LAI_{sb}	$L_{\min} \left(\frac{DLE - d}{DLE} \right)$	$L_{\max} \min \left(1; \frac{d - DLE}{75} \right)$	$L_{\min} + (LAI_{\max} - LAI_{\min}) \left(\frac{366 - d}{366 - DLE - 47} \right)$
V_g	0	1.	$L_{\max} \max \left(0; \frac{DLE + 137 + 75 - d}{75} \right) / LAI_{sb}$

Tableau A 3 : Table de calcul du LAI en fonction de la DNE, y correspond à l'année et d au jour julien

Paramètres fixes :

$$LAI_{\min, sb} = 0.6$$

$$LAI_{\max, sb} = 1.45$$

Le LAI du sous-bois vivant pris en compte dans le modèle est la résultante : $V_g \times LAI_{sb}$

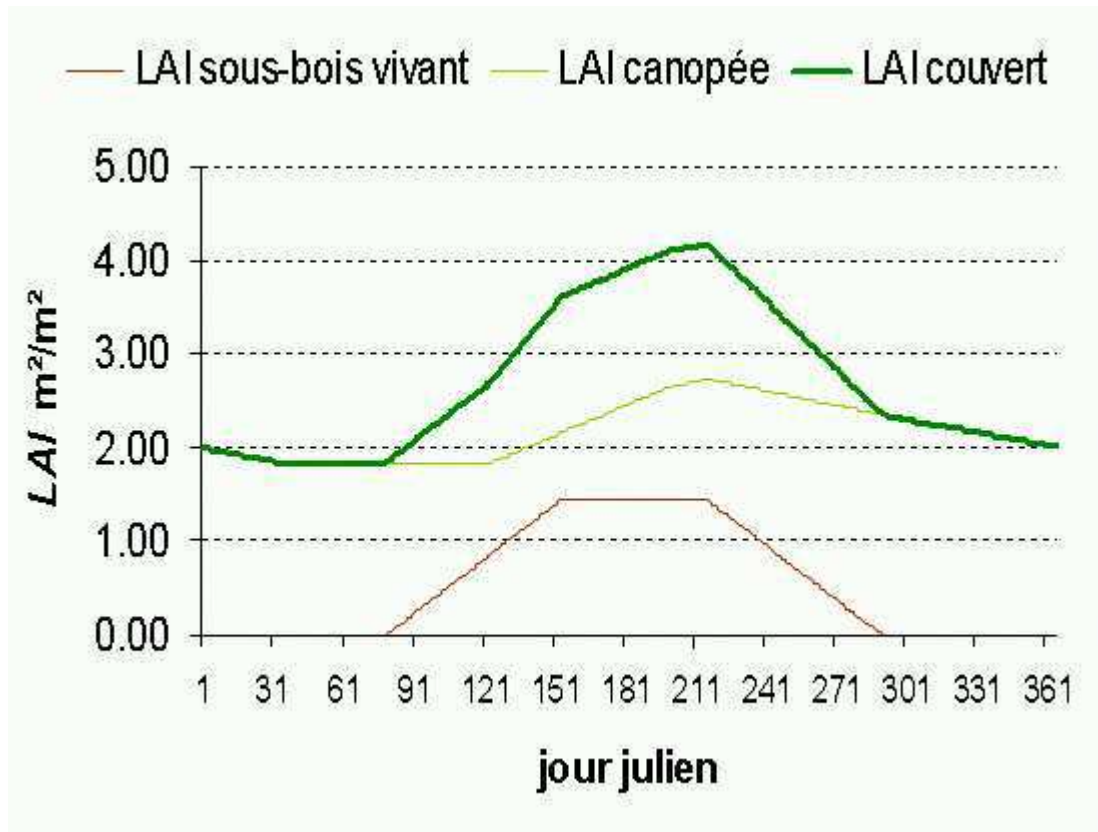


Figure A 2 : évolution du LAI du sous bois, du pin et du couvert.

Annexe II

Résultats des mesures de l'expérimentation d'enrichissement du Fauga

Réalisation : Printemps 2001

Apport en K_2HPO_4 : 58 g/m² de sol

Apport en $CaSO_4 \cdot 2H_2O$: 68 g/m² de sol

Apport en N / NH_4NO_3 (g/m²) – azote- selon les traitements :

Traitements N / NH_4NO_3	22 mars (g/m ²)	19 avril (+100%)(g/m ²)	Total (g/m ²)
N_0	0 / 0	0 / 0	0 / 0
N_-	2 / 5,71	4 / 11,42	6 / 17,13
N_+	7 / 20,00	14 / 40,00	21 / 60,00
N_{++}	13 / 37,14	27 / 77,14	40 / 114,28

Tableau A 4 : Quantités d'azote minéral apportées sur chaque placette. Le traitement N_0 correspond à la placette témoin.

m ² m ⁻²	Placette	N_0	N_-	N_+	N_{++}
LAI	P1	3,91	7,54	8,99	11,49
	P2	3,82	7,74	9,20	7,73
	P3	3,80	4,34	6,43	6,05
	P4	4,16	7,29	12,84	9,32
	moyenne	3,92	6,73	9,36	8,65
	ecart-types	0,17	1,60	2,64	2,32

Tableau A 5 : Surface foliaire observée sur chaque placette et pour les 4 niveaux d'enrichissement en azote

kg m ⁻²	Placette	N ₀	N ₋	N ₊	N ₊₊
Biomasse	P1	0,47264	0,61664	0,64608	0,64128
	P2	0,47264	0,76224	0,57824	0,84384
	P3	0,44704	0,34624	0,42784	0,62144
	P4	0,41344	0,68160	1,35488	0,56288
	moyenne	0,45144	0,60168	0,75176	0,66736
ecart-types	0,02806	0,18041	0,41229	0,12227	

Tableau A 6 : Biomasse aérienne observée sur chaque placette et pour les 4 niveaux d'enrichissement en azote

m ² kg ⁻¹	Placette	N ₀	N ₋	N ₊	N ₊₊
LAR	P1	8,27	12,23	13,91	17,92
	P2	8,08	10,15	15,91	9,16
	P3	8,51	12,54	15,02	9,74
	P4	10,07	10,69	9,47	16,57
	moyenne	8,73	11,40	13,58	13,35
ecart-types	0,91	1,16	2,85	4,54	

Tableau A 7 : Rapport entre la biomasse aérienne et la surface foliaire observé sur chaque placette et pour les 4 niveaux d'enrichissement en azote

%	Placette	N ₀	N ₋	N ₊	N ₊₊
N	P1	1,80	2,14	3,28	3,65
	P2	1,42	1,75	3,65	3,55
	P3	1,47	1,95	3,02	3,16
	P4	1,35	1,85	2,43	2,79
	moyenne	1,51	1,92	3,09	3,28
ecart-types	0,20	0,17	0,51	0,39	

Tableau A 8 : Teneur en azote dans la biomasse aérienne observé sur chaque placette et pour les 4 niveaux d'enrichissement en azote

Les résultats présentent une dynamique croissante de tous les paramètres mesurés (B, LAI et N_T) en réponse à l'enrichissement azoté.

Références Bibliographiques

- Aphalo P.J. et Jarvis P.G., 1991. Do stomata repond to relative humidity? *Plant Cell Environ.*, 14: 127-132.
- Aphalo P.J. et Lehto T., 1997. Effects of light quality on growth and N accumulation in birch seedlings. *Tree Phys.*, 17: 125-132.
- Arneth A., Kelliher F.M., McSeveny T.M. et Byers J.N., 1998. Fluxes of carbone and water in a *pinus radiata* forest subject to soil water deficit. *Aust. J. Plant Physiol.*, 25: 557-570.
- Attiwill P.M., Squire R.O. et Neales T.F., 1982. Photosynthesis and transpiration of *Pinus radiata* D. Don under plantation conditions in Southern Australia. II. First year seedlings and 5-year-old tree on aeolian sands at Rennick (south-western Victoria). *Aust. J. Plant Physiol.*, 9: 761-771.
- Aubinet M. *et al.*, 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests. The EUROFLUX methodology. *Adv. Ecol. Res.*, 30: 113-175.
- Bakker J.C., 1991. Leaf conductance of four glasshouse vegetable crops as affected by air humidity. *Agric. For. Meteorol.*, 55: 23-36.
- Baldocchi D. et Vogel C.A., 1996. Seasonal variation of energy and water vapor exchange rates above and below a boreal jack pine forest canopy. *J. Geophys. Res.*, 102(D24): 28939-28951.
- Ball J.T., Woodrow I.E. et Berry J.A., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: *Progress in photosynthesis Research.4.*, Dordrecht, pp. 5.221-5.224.
- Berbigier P., Bonnefond J.M. et Mellmann P., 2001. CO₂ and water vapour fluxes for 2 years above Euroflux forest site. *Agric. For. Meteorol.*, 108: 183-197.
- Boone A., Calvet J.-C. et Noilhan J., 1999. Inclusion of third soil layer in a land surface scheme using the force-restore method. *J. Appl. Meteor.*, 38: 1611-1630.
- Boone A., Masson V., Meyers T. et Noilhan J., 2000. The influence of the Inclusion of soil freezing on simulations by a soil-vegetation-atmosphere transfer scheme. *J. Appl. Meteor.*, 39: 1544-1569.
- Boone Aaron, 2000. Modélisation des processus hydrologiques dans le schéma de surface ISBA: Inclusion d'un réservoir hydrologique, du gel et modélisation de la neige. Doctorat Thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse III, 252 pp.
- Bosc A., Loustau D. et de Grancourt A., 2003. Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree. *Tree Phys.*, 23: 227-236.

- Braud I., Dantas-Antonino A.C., Vauclin M., Thony J.-L. et Ruelle P., 1995. A Simple Soil-Plant-Atmosphere Transfer model (SiSPAT): development and field verification. *J. Hydrol.*, 166: 213-250.
- Brisson N. *et al.*, 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie*, 18: 311-346.
- Brisson N. *et al.*, 2002. STICS: a generic model for simulating crops and their water and nitrogen balances. II. Model validation for wheat and maize. *Agronomie*, 22: 69-92.
- Brunet Y., Pradel E. et Camenen L., 1995. Introduction aux transferts turbulents. In: LeCroisic (Ed.), *Actes de l'Ecole-Chercheur INRA en Bioclimatologie*. Tome 1., France, pp. 405-423.
- Bunce J.A., 1985. Effect of boundary layer conductance on the response of stomata to humidity. *Plant, Cell Environ.*, 8: 55-57.
- Calbelguenne M. et Debaeke P., 1998. Experimental determination and modelling of the soil water extraction capacities of crops of maize, sunflower, soya bean, sorghum and wheat. *Plant and soil*, 202: 175-192.
- Calvet J.-C., 2000. Investigating soil and atmospheric plant water stress using physiological and micrometeorological data. *Agric. For. Meteorol.*, 103: 229-247.
- Calvet J.-C. *et al.*, 1999. MUREX: a land-surface field experiment to study the annual cycle of the energy and water budgets. *Ann. Geophysicae*, 17: 838-854.
- Calvet J.-C. et Noilhan J., 2000. From near-surface to root-zone soil moisture using year-round data. *J. Hydrom.*, 1: 393-411.
- Calvet J.-C., Noilhan J. et Bessemoulin P., 1998a. Retrieving the root-zone soil moisture from surface soil moisture or temperature estimates: a feasibility study based on field measurements. *J. Appl. Meteor.*, 37: 371-386.
- Calvet J.-C., Noilhan J., Roujean J.L., Bessemoulin P., Calbelguenne M., Olioso A. et Wigneron J.-P., 1998b. An interactive vegetation SVAT model tested against data from six contrasting sites. *Agric. For. Meteorol.*, 92: 73-95.
- Calvet J.-C., Rivalland V., Picon-Cochard C., Guehl J.M., Brunet Y. et Granier A., 2003. Modelling forest transpiration and CO₂ fluxes. Part I: Response to soil moisture stress. *Agric. For. Meteorol.*, (soumis).
- Calvet J.-C. et Soussana J.-F., 2001. Modelling CO₂-enrichment effects using an interactive vegetation SVAT scheme. *Agric. For. Meteorol.*, 108: 129-152.
- Casella E., Soussana J.-F. et Loiseau P., 1996. Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on temperate grass sward I Productivity and water use. *Plant and soil*, 182: 83-99.
- Chassagneux P. et Choissnel E., 1986. Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier I - Principes physiques et description du modèle. *Ann. For. Sci.*, 43(4): 505-520.
- Clapp R.B. et Hornberger G.M., 1978. Empirical equations for some hydraulic properties. *Water Resource Res.*, 14: 601-604.
- Cohen S. et Cohen Y., 1983. Field studies of leaf conductance response to environmental variables in Citrus. *J. Appl. Meteor.*, 20: 561-570.

- Collatz G.J., Ball J.T., Grivet C. et Berry J.A., 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Meteorol.*, 54: 107-136.
- Collatz G.J., Ribas-Carbo M. et Berry J.A., 1992. Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C₄ plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19: 519-538.
- Comstock J. et Ehleringer J., 1993. Stomatal response to humidity in Common Bean (*Phaseolus vulgaris*): Implications for maximum transpiration rate, water-use efficiency and productivity. *Aust. J. Plant Physiol.*, 20: 669-691.
- Cowan I.R., 1982. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. et Ziegler H (Eds), *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 12B. *Physiological Plant Ecology II. New Series*, Berlin, pp. 589-615.
- Curtis P.S., Vogel C.S., Wang X., Pregitzer K.S., Zak D.R. et al., 2000. Gas exchange, leaf nitrogen, and growth efficiency of *Populus tremuloides* in a CO₂-enriched atmosphere. *Ecological Applications*, 10(1): 3-17.
- Dai Z., Edwards G.E. et Ku M.S.B., 1992. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (Castor Bean) by leaf to air vapor pressure deficit. *Plant Physiol.*, 99: 1426-1434.
- Dang Q.-L., Margolis H.A., Coyea M.R., Sy M. et Collatz G.J., 1997. Regulation of branch-level gas exchange of boreal trees: roles of shoot water potential and vapor pressure difference. *Tree Phys.*, 17: 521-535.
- Deardorff J.W., 1977. A parameterization of ground surface moisture content for use in atmospheric prediction models. *J. Appl. Meteor.*, 16: 1182-1185.
- Deardorff J.W., 1978. Efficient prediction of ground surface temperature and moisture, with inclusion of a layer of vegetation. *J. Geophys. Res.*, 83: 1889-1903.
- Delire C., Calvet J.-C. et Noilhan J., 1997. Physical properties of Amazonian soils : A modeling study using the Anglo-Brazilian Amazonian Climate Observation Study data. *J. Geophys. Res.*, 102(D25): 30,119-30,133.
- Delpech F., 1996. Etude des vitesses de circulation de l'eau en sol sableux (horizons saturés et non saturés), Cemagref-Bordeaux, Cestas, France.
- Desprez-Loustau M.L. et Dupuis F., 1994. Variatio in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) - implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust fungus, *melampsora pinitorqua*. *Ann. For. Sci.*, 51: 553-568.
- Dewar R. C., 1995. Interpretation of an empirical model for stomatal conductance in terms of guard cell function. *Plant, Cell Environ.*, 18: 365-372.
- Diawara A., Loustau D. et Berbigier P., 1991. Comparaison of two methods for estimating the evaporation of *Pinus pinaster* (Ait) stand:: sap flow and energy balance with sensible heat flux measurements by an eddy covariance method. *Agric. For. Meteorol.*, 54: 49-66.
- Dickinson R.E., 1984. Modelling evapotranspiration for three dimensional global climate models. *Climate Processes and Climate Sensitivity Geophys. Monogr.*, 29: 58-72.
- Dickinson R.E., Henderson-Sellers A., Rosenzweig C. et Sellers P.J., 1991. Evapotranspiration models with canopy resistance for use in climate models, a review. *Agric. For. Meteorol.*, 54: 373-388.

- Dolman A.J., Moors E., Elbers J. et Snijders W., 1998. Evaporation and surface conductance of three temperate forests in Netherlands. *Ann. For. Sci.*, 55: 255-270.
- Dolman A.J., Moors E.J. et Elbers J.A., 2002. The carbon uptake of a mid latitude pine forest growing on sandy soil. *Agric. For. Meteorol.*, 111: 157-170.
- Douville H. et Royer J.F., 1997. Influence of the temperate and boreal forests on the Northern Hemisphere climate in the Météo-France climate model. *Climate Dyn.*, 13: 57-74.
- Dufrene E. et Saugier B., 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecol.*, 7: 97-104.
- El Hadj Moussa F., 1996. Circulation de l'eau dans un écosystème de pin maritime de Landes de Gascogne. Thèse de doctorat Thesis, Université de Pau et des Pays de l'Adour, Pau, France, 126 pp.
- El-Sharkawy M.A., Cock J.H. et Held K.A.A., 1984. Water use efficiency of Cassava. II. Differing sensitivity of stomata to air humidity in Cassava and other warm-climate species. *Crop Sci.*, 24: 503-507.
- Entry J.A., Runion G.B., Prior S.A., Mitchell R.J. et Rogers H.H., 1998. Influence of CO₂ enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings. *Plant and Soil*, 200: 3-11.
- Epron D., Farque L., Lucot E. et Badot P.M., 1999. Soil CO₂ efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Ann. For. Sci.*, 56: 221-226.
- Evans J.R., 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 78: 9-19.
- Fang C. et Moncrieff J.B., 1999. A model for soil CO₂ production and transport 1: Model development. *Agric. For. Meteorol.*, 95: 225-236.
- Farquhar G.D., Schulze E.-D. et Küppers M., 1980a. Responses to humidity by stomata of *Nicotinia glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7: 315-327.
- Farquhar G.D., Von Caemmerer S. et Berry J.A., 1980b. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149: 78-90.
- Farquhar G.D., Wong S.C., Evans J.R. et Hubick K.T., 1989. Photosynthesis and gas exchange. In: Hamlyn G.J., Flowers T.L. et Jones M.B. (Eds), *Plants under stress. Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Cambridge University Press, pp. 47-69.
- Faurié O., 1994. Interactions carbone-azote dans des associations prairiales graminées (*Lolium perenne* L.) légumineuses (*Trifolium repens* L.). Etude d'associations simulées en conditions contrôlées. Ph. D. Thesis, University Clermont II, Clermont-Ferrand, 203 pp.
- Foley J.A., Prentice I.C., Ramankutty N., Levis S., Pollard D., Sitch S. et Haxeltine A., 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeo. Cycl.*, 10(4): 603-628.
- Friends A.D. et Cox P.M., 1995. Modelling the effects of atmospheric CO₂ on vegetation-atmosphere interactions. *Agric. For. Meteorol.*, 73(3-4): 285-295.
- Garnier E., Cordonnier P., Guillermin J.L. et Sonié L., 1997. Specific leaf area and nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia (Berlin)*, 111: 490-498.

- Garnier E., Laurent G., Bellman A., Debain S., Berthelie P. et al., 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.*, 152: 69-83.
- Gash J.H.C., Shuttleworth W.J., Lloyd C.R., André J.C., Goutorbe J.-P. et Gelpe J., 1989. Micrometeorological measurements in les Landes forest during HAPEX-MOBILHY. *Agric. For. Meteorol.*, 46: 131-147.
- Giard D. et Bazile E., 2000. Implementation of a new assimilation scheme for soil and surface variables in a global NWP model. *Mon. Wea. Rev.*, 128: 997-1015.
- Giordani H., Noilhan J., Lacarrère P., Bessemoulin P. et Mascart P., 1996. Modelling the surface processes and the atmospheric boundary layer for semi-arid conditions. *Agric. For. Meteorol.*, 80: 263-287.
- Gonzalez-Sosa E., Braud I., Thony J.-L., Vauclin M., Bessemoulin P. et Calvet J.-C., 1999. Modelling heat and water exchanges of fallow land covered with plant-residue mulch. *Agric. For. Meteorol.*, 97: 151-169.
- Goudriaan J. et Van Laar H.H., 1978. Relations between leaf resistance, CO₂-concentration and CO₂-assimilation in maize, beans, lalang grass and sunflowers. *Photosynthetica*, 12: 155-169.
- Goudriaan J., Van Laar H.H., Van Keulen H. et Louwerse W., 1985. Photosynthesis, CO₂ and plant production. In: W. Day et R.K. Atkin (Eds), *Wheat Growth and Modelling*. 86. Serie A. Plenum Press, New York, pp. 107-122.
- Graham M.E.D. et Thurtell G.W., 1989. The effect of increased transpiration on photosynthesis of corn. II. Comparisons between hydroponically and soil-grown plants. *Agric. For. Meteorol.*, 44: 317-328.
- Granier A., Biron P. et Lemoine D., 2000a. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agric. For. Meteorol.*, 100: 291-308.
- Granier A., Bréda N., Biron P. et Villette S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Mod.*, 116: 269-283.
- Granier A. *et al.*, 2000b. The carbon balance of a young Beech forest. *Funct. Ecol.*, 14: 312-325.
- Granier A., Pilegaard K. et Jensen N.O., 2002. Similar net ecosystem exchange of beech stands located in France and Denmark. *Agric. For. Meteorol.*, 114(1-2): 75-82.
- Grantz D.A. et Meinzer F.C., 1990. Stomatal response to humidity in a sugarcane field: simultaneous porometric and micrometeorological measurements. *Plant, Cell Environ.*, 13: 27-37.
- Gucci R., Massai R., Xiloyannis C. et Flore J.A., 1996. The effect of drought and vapour pressure deficit on gas exchange of young Kiwifruit (*Actinidia deliciosa* var. *deliciosa*) vines. *Ann. Bot.*, 77: 605-613.
- Guehl J.M., Picon C., Aussenac G. et Gross P., 1994. Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Phys.*, 14: 707-724.
- Habets F. *et al.*, 1999a. The ISBA surface scheme in a macroscale hydrological model applied to Hapex-Mobilhy area. Part I: Model and database. *J. Hydrol.*, 217: 75-96.

- Habets F. *et al.*, 1999b. The ISBA surface scheme in a macroscale hydrological model applied to Hapex-Mobilhy area. Part II: Simulation of steamflows and annual water budget. *J. Hydrol.*, 217: 97-118.
- Hall A.E. et Schulze E.-D., 1980. Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation. *Plant, Cell Environ.*, 3: 467-474.
- Hall A.E., Schulze E.-D. et Lange O.L., 1976. Current perspectives of steady state stomatal responses to environment. In: Lange O.L., Kappen L. et Schulze E.-D. (Eds), *Water and Plant Life*. Springer Verlag, New York, pp. 169-188.
- Hassika P., Berbigier P. et Bonnefond J.M., 1997. Measurement and modelling of the photosynthetically active radiation transmitted in a canopy of maritime pine. *Ann. For. Sci.*, 54: 715-730.
- Henderson-Sellers A., Henderson-Sellers B., Verner J. et Pitman A.J., 1995. Comprehensibility of PILPS (Project for the Intercomparison of Landsurface Parameterisation Schemes) codes. *J. Climate*, 8: 1043-1059.
- Henderson-Sellers A., Yang Z.-L. et Dickinson R.E., 1993. The Project for Intercomparison of Land Surface Parameterization Schemes. *Bull. of Amer. Met. Soc.*, 74: 1335-1349.
- Hocking P.J. et Meyer C.P., 1991. Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry mater and nitrogen in wheat and maize. *Aust. J. Plant Physiol.*, 18: 339-356.
- Inoue Y., Oliosio A. et Choi W., 2003. Dynamic change of CO₂ flux over agricultural ecosystem and its relationship with remotely sensed thermal optical signatures, IGARSS.
- Jacobs C.M.J., 1995. Direct impact of atmospheric CO₂ enrichment on regional transpiration. Ph.D. Thesis, Agricultural University, Wageningen.
- Jacobs C.M.J., Van den Hurk B.J.J.M. et de Bruin H.A.R., 1996. Stomatal behaviour and photosynthetic rate of unstressed grapevines in semi-arid conditions. *Agric. For. Meteorol.*, 80: 111-134.
- Jacquemin B. et Noilhan J., 1990. Validation of a land surface parameterization using the HAPEX-MOBILHY data set. *Bound.-L. Meteorol.*, 52: 93-134.
- Janssens I.A., Kowaski I.A., Longdoz B. et Ceulemans R., 2000. Assessing forest soil CO₂ efflux: An in situ comparison of four techniques. *Tree Phys.*, 20: 23-32.
- Janssens I.A. *et al.*, 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 7: 269-278.
- Jarvis P.G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B273: 593-610.
- Ji J.J., 1995. A climate-vegetation interaction model: simulating physical and biological processes at the surface. *J. Biogeog.*, 22: 445-451.
- Joel G., Gamon J.A. et Field C.B., 1997. Production efficiency in sunflower: the role of water and nitrogen stress. *Remote Sens. Environ.*, 62: 176-188.
- Jolliet O. et Bailey B.J., 1992. The effect of climate on tomato transpiration in greenhouses: measurements and models comparison. *Agric. For. Meteorol.*, 58: 43-62.

- Kawamitsu Y., Yoda S. et Agata W., 1993. Humidity pretreatment affects the responses of stomata and CO₂ assimilation to vapor pressure difference in C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell Environ.*, 34(1): 113-119.
- Kerstiens G., 1996. Cuticular water permeability and its physiological significance. *J. Exp. Bot.*, 47(305): 1813-1832.
- Krinner G. *et al.*, 2003. A dynamical global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeo. Cycl.*, (soumis).
- Kucharik C.J. *et al.*, 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance and vegetation structure. *Global Biogeo. Cycl.*, 14(3): 795-825.
- Lagouarde J.P., Brunet Y., André R.G.B., Montembault D. et Courrier G., 1994. Utilisation de la température de surface sur la forêt de pin maritime des Landes (Sud-Ouest de la France): résultats préliminaires, Actes du 6ème Symposium International, ISPRS-CNES-INRA-ESA-CNRS-NASA. Mesures physiques et signatures en télédétection, Val d'Isère, pp. 801-808.
- Lamaud E., Brunet Y. et Berbigier P., 1996. Radiation and water use efficiencies of two coniferous forest canopies. *Phys. Chem. Earth*, 21: 361-365.
- Lamaud E., Ogée J., Brunet Y. et Berbigier P., 2001. Validation of flux measurements above the understorey of a pine forest. *Agric. For. Meteorol.*, 106: 187-203.
- Lebaude S., Le Goff N., Ottorini J. M. et Granier A., 2000. Carbon balance and tree growth in a *Fagus sylvatica* stand. *Ann. For. Sci.*, 57: 49-61.
- Lemaire G. et Denoix A., 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'ouest de la France. I. Etude en conditions de nutrition azotée et d'alimentation hydrique non limitantes. *Agronomie*, 7(6): 373-380.
- Lemaire G. et Gastal F., 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: Lemaire G. (Ed.), *Diagnosis of the nitrogen status in crops*. Springer Verlag, Berlin, pp. 3-43.
- Lemaire G. et Salette J., 1984a. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I.- Etude de l'effet du milieu. *Agronomie*, 4(5): 423-430.
- Lemaire G. et Salette J., 1984b. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. II.- Etude de la variabilité entre géotypes. *Agronomie*, 4(5): 431-436.
- Leuning R., 1990. Modelling stomatal behaviour and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17: 150-175.
- Leuning R., 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthetic model for C₃ plants. *Plant, Cell Environ.*, 18: 339-355.
- Lhomme J.P., 1991. The concept of canopy resistnace: historical survey and comparison of different approaches. *Agric. For. Meteorol.*, 54: 227-240.
- Liozon R., Badeck F.-W., Genty B., Meyer S. et Saugier B., 2000. Leaf photosynthetic characteristics of beech (*Fagus sylvatica*) saplings during three years of exposure to elevated CO₂ concentration. *Tree Phys.*, 20: 239-247.

- Lopez A., Fontan J., Barthomeuf M.O. et Minga A., 1988. Présentation de l'expérience ATILA: Action des Terpènes et de l'Isoprène dans l'Atmosphère (forêt des Landes). *Atmos. Environ.*, 22: 1881-1894.
- Louis J.F., 1979. A parametric model of vertical eddy fluxes in the atmosphere. *Bound.-L. Meteorol.*, 17: 187-202.
- Loustau D. et Cochard H., 1991. Utilisation d'une chambre de transpiration portable pour l'estimation de l'évaporation d'un sous-bois de pin maritime à Molinie (*Molinia coerulea* (L) Moench). *Ann. For. Sci.*, 48: 29-45.
- Loustau D., Delzon S., Bosc A. et al., in press. Soil CO₂ efflux in a chronosequence of maritime pine stands. *Annals of Forest Science*.
- Loustau D., Granier A. et El Hadj Moussa F., 1990. Evolution saisonnière de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Ann. For. Sci.*, 21: 599-618.
- Loyd J. et Taylor J.A., 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.*, 8: 315-323.
- Lynn B.H. et Carlson T.N., 1990. A stomatal resistance model illustrating plant vs. external control of transpiration. *Agric. For. Meteorol.*, 52: 5-43.
- Mahfouf J.F. et al., 1996. Analysis of transpiration results from the RICE and PILPS Workshop. *Global Planetary Change*, 13: 73-88.
- Mahfouf J.F. et Noilhan J., 1996. Inclusion of gravitational drainage in land surface scheme based on force-restore method. *J. Appl. Meteorol.*, 35: 987-992.
- Manzi A.O. et Planton S., 1994. Implementation of the ISBA parametrization scheme for land processes in GCM - an annual cycle experiment. *J. Hydrol.*, 155(353-387).
- Maroco J.P., Pereira J.S. et Chaves M.M., 1997. Stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure deficit in Sahelian species. *Aust. J. Plant Physiol.*, 24: 381-387.
- Masson V., Champeaux J.-L., Chauvin F., Meriguet C. et Lacaze R., 2002. A global database of Land surface parameters at 1km resolution in meteorological and climat models, Meteo-France CNRM, Note de centre n°66.
- Meinzer F.C., 1982. The effect of vapour pressure on stomatal control of gas exchange in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings. *Oecologia*, 54: 236-272.
- Meziane D. et Shipley B., 2001. Direct and indirect relationships between leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Ann. Bot.*, 88: 915-927.
- Monteith J.L., 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell Environ.*, 18: 357-364.
- Morison. J.I.L. et Gifford R.M., 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. A comparison of two C₃ and two C₄ grass species. *Plant Physiol.*, 71: 789-796.
- Mott K.A., 1990. Sensing of atmospheric CO₂ by plant. *Plant, Cell Environ.*, 13: 731-737.
- Mott K.A. et Parkhurst D.F., 1991. Stomatal response to humidity in air and helox. *Plant, Cell Environ.*, 14: 509-515.
- Mougin E., Lo Senn D., Rambal S., Gaston A. et Hiernaux P., 1995. A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. I: model description and validation. *Remote Sens. Environ.*, 52: 181-193.

- Noilhan J., André J.C., Bougeault P., Goutorbe J.-P. et Lacarrère P., 1991. Some aspects of the Hapex-Mobilhy programme: the data base and the modelling strategy. *Surveys in Geoph.*, 12: 31-61.
- Noilhan J. et Lacarrère P., 1995. GCM Grid-Scale Evaporation from Mesoscale Modeling. *J. Climate*, 8(2): 206-223.
- Noilhan J. et Mahfouf J.F., 1996. The ISBA land surface parametrisation scheme. *Global Planetary Change*, 13: 145-159.
- Noilhan J. et Planton S., 1989. A simple parameterisation of land surface processes for meteorological models. *Mon. Wea. Rev.*, 117: 536-549.
- Norman J.M., Garcia R. et Verma S.B., 1992. Soil surface CO₂ fluxes and the carbone budget of a grassland. *J. Geophys. Res.*, 97(D17): 18,845-18,853.
- Ogée J. et Brunet Y., 2002. A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *J. Hydrol.*, 255(1-4): 212-233.
- Ogée J., Brunet Y., Loustau D., Berbigier P. et Delzon S., 2003. Musica, a CO₂, water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. *Global Change Biology*, 9: 697-717.
- Ogée J., Lamaud E., Brunet Y., Berbigier P. et Bonnefond J.M., 2001. A long-term study of soil heat flux under a forest canopy. *Agric. For. Meteorol.*, 106: 173-186.
- Ogée Jérôme, 2000. Développement et applications du modèle MUSICA: étude des échanges gazeux d'eau et de carbone entre une pinède landaise et l'atmosphère. Dr. Thesis, Université Paul Sabatier - Toulouse III, Bordeaux, 252 pp.
- Olioso A., Carlson T.N. et Brisson N., 1996. Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agric. For. Meteorol.*, 81: 41-59.
- Oren R., Sperry J. S., Katul G. G., Pataki D. E., Ewers B. E., Phillips N. et Schäfer K. V. R., 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell Environ.*, 22: 1515-1526.
- Parton W.J., Schimel D.S., Cole C.V. et Ojima D.S., 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Science Society of America Journal*, 51: 1173-1179.
- Picon C., Guehl J.M. et Ferhi A., 1996. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell Environ.*, 19: 182-190.
- Pitman A.J. *et al.*, 1993. Results from the off-line Control Simulation Phase of the Project for Intercomparison of Land surface Parameterisation Schemes (PILPS). In.7. GEWEX technical note. IGPO Publication Series, pp. 47.
- Polcher J., 1995. Sensitivity of tropical convection to land surface processes. *J. Atmos. Sci.*, 52: 3143-3161.
- Porté A., Bosc A., Champion I. et Loustau D., 2000. Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Ann. For. Sci.*, 57: 73-86.
- Porté A. et Loustau D., 1998. Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year-old *Pinus pinaster*. *Tree Phys.*, 18: 223-232.

- Porté Annabel, 1999. Modélisation des effets du bilan hydrique sur la production primaire et la croissance d'un couvert de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) en Lande Humide. Dr. Thesis, Université Paris XI, 197 pp.
- Reich P.B., Walters M.B. et Ellsworth D.S., 1992. Leaf life span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62(3): 365-392.
- Reich P.B., Walters M.B. et Ellsworth D.S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Ecology*, 94: 13730-13734.
- Rivalland V., Calvet J.-C., Berbigier P., Brunet Y., Granier A. et Guehl J.M., 2003. Modelling forest transpiration and CO₂ fluxes. Part II: Application to two Euroflux sites. *Agric. For. Meteorol.*, soumis.
- Roberntz P., 1999. Effects of long-term CO₂ enrichment and nutrient availability in Norway spruce. I. Phenology and morphology of branches. *Trees*, 13: 188-198.
- Roderick M.L., Berry S.L. et Noble I.R., 1999. The relationship between leaf composition and morphology at elevated CO₂ concentrations. *New Phytol.*, 143: 63-72.
- Roderick M.L., Berry S.L. et Noble I.R., 2000. A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Funct. Ecol.*, 14: 423-437.
- Ronda R. J., De Bruin H. A. et Holtslag A. A., 2001. Representation of the canopy conductance in modeling the surface energy budget for low vegetation. *J. Appl. Meteor.*, 40: 1431-1444.
- Roujean J.L., 1996. A tractable physical model of shortwave radiation interception by vegetative canopies. *J. Geophys. Res.*, 101(D5): 9523-9532.
- Ryser P. et Eek L., 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *Amer. J. Bot.*, 87(3): 402-411.
- Sala A. et Tenhunen J.D., 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agric. For. Meteorol.*, 78: 203-222.
- Salette J. et Lemaire G., 1981. Sur la formulation de la teneur en azote de graminées fouragères pendant leur croissance: formulation d'une loi de dilution. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 292: 875-878.
- Sandford A.P. et Jarvis P.G., 1986. Stomatal responses to humidity in selected conifers. *Tree Phys.*, 2: 89-103.
- Schortemeyer M., Atkin O.K., McFarlane N. et Evans J.R., 1999. The impact of elevated CO₂ and nitrate supply on growth, biomass allocation, nitrogen partitioning and N₂ fixation of *Acacia melanoxylon*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 26: 737-747.
- Sellers P.J., Bounoua L., Collatz G.J., Randall D.A., Dazlich D.A. et et al., 1996. Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO₂ on climate. *Science*, 271: 1402-1406.
- Sellers P.J., Hall F.G., Asrar G., Strebel D.E. et Murphy R.E., 1992. An overview of The first International Satellite Land Surface Climatology Project (ISLSCP) Field Experiment (FIFE). *J. Geophys. Res.*, 97(D17): 18345-18371.
- Sellers P.J., Mintz Y., Sud Y.C. et Dalcher A., 1986. The design of a Simple Biosphere model (SiB) for use within general circulation models. *J. Atmos. Sci.*, 43: 505-633.

- Sellers P.J. *et al.*, 1995. A revised surface parametrization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation. *J. Climate*, 9: 676-705.
- Sims D.A., Luo Y. et Seemann J.R., 1998. Comparison of photosynthetic acclimation to elevated CO₂ and limited nitrogen supply in soybean. *Plant, Cell Environ.*, 21: 945-952.
- Soussana J.-F., Casella E. et Loiseau P., 1996. Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on temperate grass sward II Plant nitrogen budgets and root fraction. *Plant and soil*, 182: 101-114.
- Staley D. O. et Jurica G. M., 1972. Effective atmospheric emissivity under clear skies. *J. Appl. Meteor.*, 11: 349-356.
- Steenveld G.J., 2002. On photosynthesis parameters for A-gs surface scheme for high vegetation, KNMI, De Bilt, Technical report.
- Tardieu F. et Davies W.J., 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant Cell Environ.*, 16: 341-349.
- Thorpe M.R., Warrit B. et Landsberg J.J., 1980. Response of apple leaf stomata: a model for single leaves and a whole tree. *Plant, Cell Environ.*, 3: 23-27.
- Tjoelker M.G., Reich P.B. et Oleksyn J., 1999. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell Environ.*, 22: 767-778.
- Tognetti R. et Johnson J.D., 1999. Responses to elevated atmospheric CO₂ concentration and nitrogen supply of *Quercus ilex* L. seedlings from a coppice stand growing at a natural CO₂ spring. *Ann. For. Sci.*, 56: 549-561.
- Turner N.C., Schulze E.-D. et Gollan T., 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia*, 63: 338-342.
- Turner N.C., Schulze E.-D. et Gollan T., 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia (Berlin)*, 65: 348-355.
- Valentini R., 2002. Fluxes of carbon, water and energy of European forests. *Ecological Studies*, Vol. 163. Springer, 266 pp.
- Valentini R. *et al.*, 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404: 861-865.
- Van Dam J.C. *et al.*, 1997. SWAP version 2.0, Theory. Simulation of water flow, solute transport and plant growth in the Soil-Water-Air-Plant environment. Report 71, DLO Winand Staring Centre, Department Water Resources, Wageningen Agricultural University, Wageningen.
- Van de Vijver C.A.D.M., Boot R.G.A., Poorter H. et Lambers H., 1993. Phenotypic plasticity in response to nitrate supply of an inherently fast-growing species from a fertile habitat and an inherently slow-growing species from an infertile habitat. *Oecologia*, 96: 548-554.
- Van Heemst, 1986. Potential crop production. In: H. Van Keulen et J. Wolf (Eds), *Modelling of agricultural production: weather, soil and crops. Simulation Moographs*. Pudoc, Wageningen.

- Verhoeff A., De Bruin H. A. et Van Der Hurk B. J. J. M., 1997. Some practical notes on the kB^{-1} for sparse vegetation. *J. Appl. Meteor.*, 36: 560-572.
- Verseghy D., McFarlane N.A. et Lazare M., 1993. CLASS - A Canadian land surface scheme for GCMs: II. Vegetation model and coupled runs. *Int. J. Climatol.*, 13: 347-370.
- Verseghy S.L., 1991. A canadian land surface scheme for GCMs. I. Soil Model. *Int. J. Climatol.*, 11: 111-133.
- Voirin S., Calvet J.-C., Habets F. et Noilhan J., 2001. Interactive vegetation modelling at a regional scale: application to the Adour basin. *Phys. Chem. Earth*, 26(5-6): 479-484.
- Voirin-Morel Sophie, 2003. Modélisation distribuée des flux d'eau et d'énergie et des débits à l'échelle régionale du bassin Adour-Garonne. Doctorat Thesis, Univ. Paul Sabatier, Toulouse III.
- Will R.E. et Teskey R.O., 1997. Effect of irradiance and vapour pressure deficit on stomatal response to CO₂ enrichment of four tree species. *J. Exp. Bot.*, 48(317): 2095-2102.
- Wilson K.B. *et al.*, 2002. Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agric. For. Meteorol.*, 113: 223-243.

- Fin -