



**HAL**  
open science

## **Transpiration et photosynthèse du Pin maritime : aproches de modélisation au niveau de l'aiguille à l'échelle du couvert.**

Denis Loustau, A. Porté, Alexandre Bosc, Hervé Sinoquet, B. Kruijt

### ► To cite this version:

Denis Loustau, A. Porté, Alexandre Bosc, Hervé Sinoquet, B. Kruijt. Transpiration et photosynthèse du Pin maritime : aproches de modélisation au niveau de l'aiguille à l'échelle du couvert.. *Revue forestière française*, 1999, 51 (2), pp.266-280. 10.4267/2042/5436 . hal-03443527

**HAL Id: hal-03443527**

**<https://hal.science/hal-03443527>**

Submitted on 23 Nov 2021

**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.

---

# TRANSPIRATION ET PHOTOSYNTHÈSE DU PIN MARITIME : APPROCHES DE MODÉLISATION DU NIVEAU DE L'AIGUILLE À L'ÉCHELLE DU COUVERT

---

D. LOUSTAU - A. PORTÉ - A. BOSC  
H. SINOQUET - B. KRUIJT

---

La photosynthèse est le processus par lequel l'arbre acquiert et assimile l'énergie et le carbone nécessaires à son métabolisme et à sa croissance. La photosynthèse des végétaux terrestres est étroitement couplée à leur fonctionnement hydrique, la diffusion de la vapeur et du dioxyde de carbone entre l'atmosphère externe et l'intérieur de la feuille s'effectuant par un point de passage commun, le pore stomatique. De plus, les réactions biochimiques de la photosynthèse et de la respiration sont sensibles à la température de la feuille qui dépend de son bilan d'énergie et de sa transpiration. Le bilan d'énergie, la transpiration et la photosynthèse sont contrôlés par des facteurs externes, comme la température ou l'humidité de l'air, et des facteurs internes liés à l'état physiologique de la plante : stress hydrique, nutrition azotée, etc. Représenter ces processus et ses principales régulations de façon simple, ce que nous désignons sous le terme de "modélisation", répond à différents objectifs :

- intégrer dans le temps et l'espace les échanges foliaires d'eau et de carbone : cette intégration permet de calculer par exemple le gain de carbone et la consommation en eau d'une branche, d'un arbre ou d'un peuplement, échelles d'approche pertinentes en sciences forestières ;

- analyser la sensibilité du fonctionnement primaire de l'arbre et de l'écosystème aux facteurs du milieu. Cette analyse débouche sur la simulation des effets d'interventions sylvicoles (éclaircies ou élagage) sur le fonctionnement de l'arbre et permet de fournir une base rationnelle à des prédictions du comportement des arbres sous un climat modifié (augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique, de la température de l'air) ;

- améliorer la représentation des surfaces forestières dans les modèles globaux de climat et leurs conséquences régionales.

Les modèles mis au point doivent être continuellement éprouvés avec des données mesurées en conditions naturelles. Cette épreuve permet d'apprécier leur capacité à représenter la réalité du fonctionnement des arbres forestiers telle que nous pouvons la décrire par des mesures de flux ou de stockage d'énergie, d'eau, de carbone ou d'azote. Le développement récent de techniques de mesure et d'acquisition des flux d'énergie et de masse échangés rend

possible aujourd'hui cette validation à des niveaux d'intégration supérieurs à la feuille (cm<sup>2</sup>) : l'arbre (100 m<sup>2</sup>), le couvert (ha), le massif forestier (km<sup>2</sup>). Par exemple, des mesures des flux d'énergie, vapeur d'eau et carbone échangés entre forêt et atmosphère sont maintenant réalisées couramment sur des intervalles de temps de plusieurs années par différents laboratoires européens, américains, australiens ou néo-zélandais.

Ces mesures sont actuellement en cours en France pour deux écosystèmes forestiers, la hêtraie de plaine (forêt de Hesse, cf. article Granier dans ce numéro) et la forêt de Pin maritime en lande humide (site du Bray), dans le cadre du programme européen EUROFLUX. Cet article illustre l'approche de modélisation dans le cas de la forêt de Pin maritime, telle qu'elle est conduite par les laboratoires d'Écophysiologie et de Bioclimatologie du centre INRA de Bordeaux.

## NIVEAU DE LA FEUILLE

### Transpiration et bilan d'énergie

Le bilan d'énergie d'une feuille peut s'écrire sous la forme :

$$R_n = H + \lambda.E + S + M \quad (1)$$

Le membre de gauche,  $R_n$ , correspond au rayonnement net absorbé par la feuille. Le membre de droite est la somme du flux de chaleur sensible,  $H$ , de la transpiration,  $\lambda.E$ , du stockage de chaleur dans la feuille,  $S$ , et de l'absorption d'énergie liée aux réactions biochimiques, dont la photosynthèse,  $M$ . Ces flux correspondent à des processus physiques simples, facilement accessibles à la mesure et donc assez bien connus. Le flux d'énergie biochimique,  $M$ , est faible et généralement négligé. On sait représenter ces flux par des modèles basés sur relativement peu d'hypothèses qui concernent l'homogénéité des propriétés de surface de la feuille et des flux radiatifs. Les variables d'entrée sont des données décrivant l'environnement radiatif (courtes et grandes longueurs d'ondes) de la feuille et les conditions atmosphériques environnantes (température, humidité de l'air). Les paramètres nécessaires décrivent les propriétés radiatives spectrales de la feuille (publiées pour le Pin maritime par Berbigier et Bonnefond, 1995), ses caractéristiques thermiques et ses propriétés diffusives (conductances aérodynamiques, stomatique et cuticulaire), qui règlent l'intensité des échanges de vapeur d'eau entre extérieur et intérieur de la feuille.

L'une des principales difficultés de la modélisation du bilan d'énergie réside dans la représentation de la régulation stomatique qui est gouvernée à la fois par des facteurs d'origine externe (humidité de l'air, rayonnement utile, température, concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub>) et interne (statut hydrique de la plante, et autres stress d'origines diverses). Deux types de représentation empiriques du fonctionnement stomatique sont utilisés : l'approche de Jarvis (1976) représente la conductance stomatique comme le produit de la conductance maximale possible et de fonctions limitantes (valeurs entre 0 et 1), chacune décrivant la réponse stomatique à l'un des facteurs de l'environnement de la plante. Cette approche a été adaptée pour le Pin maritime par Loustau *et al.* (1996) dans le cadre du projet portugais STRIDE. L'approche de Ball, Woodrow et Berry (1989) relie directement la conductance stomatique à l'assimilation du CO<sub>2</sub>, l'humidité relative de l'air et la concentration en CO<sub>2</sub>. Bosc (1993) a montré que cette approche fournit une description correcte de la conductance stomatique de rameaux de Pin maritime, mais qu'elle pose un problème de paramétrage.

Une deuxième difficulté vient du fait que les flux d'énergie émis par la feuille,  $H$  et  $\lambda.E$ , dépendent de la température foliaire qui elle-même dépend du bilan d'énergie. La solution globale du bilan d'énergie foliaire ne peut être obtenue que par approximations successives suivant

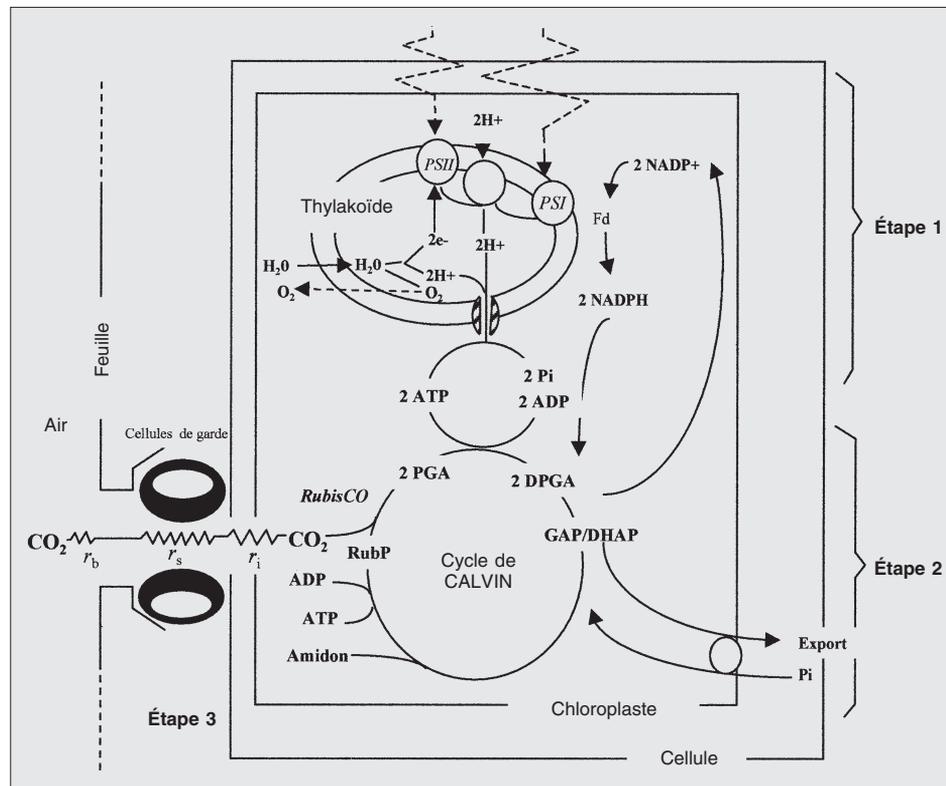
un schéma de calcul itératif : initialement la température de la feuille est supposée égale à celle de l'air, les conductances et les flux d'énergie sont calculés avec cette première valeur. La solution trouvée permet de calculer une deuxième valeur de température foliaire qui sert de valeur initiale pour une deuxième itération et ainsi de suite, jusqu'à ce que le critère de convergence que l'on se donne soit satisfait. Cette méthode de calcul par approximation n'était appliquée qu'au niveau de la feuille jusqu'à l'apparition de moyens de calcul assez puissants permettant d'opérer ce type de calcul aux niveaux arbre et couvert.

### Photosynthèse

Elle est couramment mesurée par la vitesse d'émission ou d'assimilation de différents produits (ex.  $O_2$ ) ou substrats (ex.  $CO_2$ ). Dans la suite, nous nous référerons à la vitesse d'assimilation du  $CO_2$ . La photosynthèse met en œuvre trois étapes :

- la conversion d'énergie lumineuse en pouvoir réducteur (**réactions claires**), qui dépend du flux de photons absorbé par les antennes collectrices de lumière ;
- la fixation de ce pouvoir réducteur sous forme de liaison covalente dans une molécule de glucide (**réactions sombres**). Cette réaction est catalysée par une enzyme, la RubisCO ;
- la diffusion du  $CO_2$  entre l'atmosphère et son site de fixation par la RubisCO (réaction de carboxylation). Le trajet depuis l'atmosphère extérieure jusqu'à ce site de carboxylation comprend plusieurs étapes : passage de la couche d'air entourant la feuille (couche limite), du pore stomatique dont l'ouverture est régulée par les cellules de garde, transfert dans le mésophylle de la feuille.

Figure 1  
REPRÉSENTATION DU  
MODÈLE DE FARQUHAR  
ET AL. (1980)  
ET DES LIMITATIONS  
IMPOSÉES SUR UNE  
COURBE DE RÉPONSE  
DE LA PHOTOSYTHÈSE  
À L'ÉCLAIREMENT

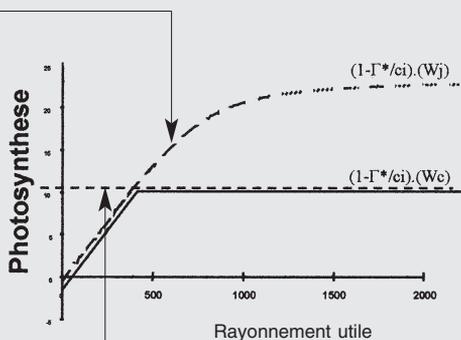


Chacune de ces trois étapes limite la photosynthèse de manière isolée ou simultanée, en fonction des facteurs limitants du milieu : lumière (1), azote et phosphore (2 et 3), température (1 et 2), concentration en CO<sub>2</sub> (2) et disponibilité en eau (3 et 2). De plus, la deuxième étape de la photosynthèse est contrôlée rétroactivement (**feedback**) par la demande en sucres de la plante, évitant que la plante ne fixe plus de carbone qu'elle n'est capable d'en utiliser. Nous ne développerons pas plus l'importance de ce couplage photosynthèse - croissance mais on peut noter qu'il joue un rôle important pour expliquer les phénomènes d'acclimatation du fonctionnement de la plante à un changement dans la disponibilité de ses différentes ressources (augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique par exemple).

Plusieurs approches ont été proposées pour représenter de façon simple la photosynthèse par un modèle mathématique (Chartier et Béthenod, 1977 ; Charles-Edwards, 1981). Le modèle actuellement le plus répandu est le modèle de Farquhar *et al.* (1980) (figure 1, ci-dessous), qui intègre les limitations des étapes (1) et (2) par une loi de type "facteur limitant". Dans ce modèle, la limitation par l'étape 2 est représentée par la cinétique enzymatique de l'enzyme catalysant la fixation du CO<sub>2</sub>, la RubisCO, sur un sucre en C5, le Ribulose-biPhosphate (RubP).

L'adaptation de ce modèle a été réalisée sur de jeunes plants de Pin maritime par Ben Brahim (1996) et sur des arbres de 25 ans par Porté et Loustau (1998). La figure 2 (p. 270) illustre par exemple la façon dont ce modèle permet d'analyser les effets de la nutrition phosphatée sur la photosynthèse du Pin maritime. La réduction du niveau de nutrition en phosphore a d'abord affecté la photosynthèse en réduisant la surface foliaire de la plante. À un degré de carence plus fort, la carence phosphatée a agi sur la vitesse des réactions sombres (activité de la RubisCO – étape 2) qui réduit le taux de photosynthèse en lumière saturante (flèche 2). Enfin, les niveaux extrêmes de carence (dose 0 = absence de phosphore) affectent

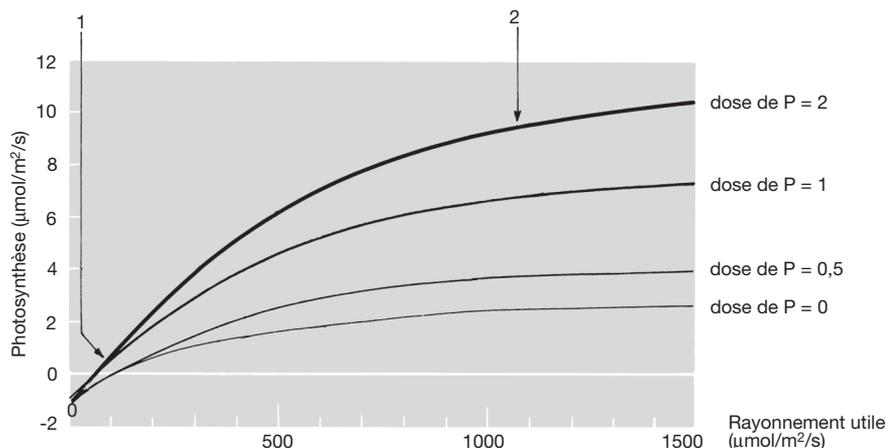
l'efficacité quantique de carboxylation (étape 1, flèche 1 sur la figure 2) que l'on observe sur la pente initiale de la réponse de la photosynthèse à l'éclairement. L'ensemble des travaux réalisés durant cette thèse a montré que, pour les faibles niveaux de nutrition rencontrés en conditions naturelles, le Pin maritime adapte son taux d'assimilation du carbone au niveau de la disponibilité en phosphore du sol à travers l'ajustement de son indice foliaire et en réduisant la photosynthèse de la fraction ensoleillée du feuillage. Empiriquement, on observe de fait un accroissement de l'indice foliaire en réponse à la fertilisation phosphatée.



La courbe de réponse de la photosynthèse à l'éclairement (trait plein) suit les limites imposées successivement par le flux de transport d'électrons (étape 1, tirets longs), W<sub>j</sub>, à faible éclairement, et par la vitesse de carboxylation (étape 2, tirets courts), W<sub>c</sub>, à éclairement saturant. La réaction compétitive d'oxygénation catalysée par la RubisCO n'est pas représentée.

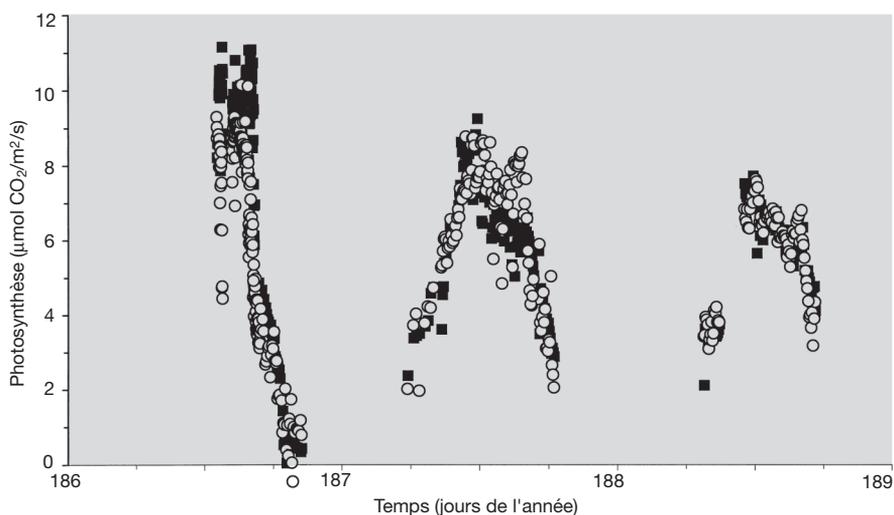
La figure 3 (ci-dessous) correspond à une autre application du modèle de Farquhar *et al.* (1980) sur aiguilles de Pin maritime adulte (25 ans). Des mesures de photosynthèse ont été réalisées durant 3 jours (jour 186-188). Le modèle (symboles pleins) peut décrire correctement l'évolution journalière de la photosynthèse (symboles vides) d'aiguilles de pins en peuplement.

Figure 2 **COURBES DE RÉPONSE DE LA PHOTOSYNTÈSE À L'ÉCLAIREMENT**  
chez de jeunes plants de Pin maritime soumis à différents niveaux de nutrition phosphatée  
(température = 25 °C, HR = 60 %, [CO<sub>2</sub>] = 350 μmol/mol)



Chaque courbe correspond à un niveau de nutrition (doses 0, 0,5, 1 et 2) et représente la réponse moyenne par traitement modélisée suivant le modèle de Farquhar *et al.* (données tirées de la thèse de M. Ben Brahim, 1996). On a indiqué les effets de la nutrition en phosphate : elle affecte à la fois la vitesse de transfert d'électrons (partie initiale de la courbe de réponse sous éclaircissement faible, flèche 1) et la vitesse de carboxylation (représentée par le taux de photosynthèse à éclaircissement saturant, flèche 2)

Figure 3 **PHOTOSYNTÈSE D'AIGUILLES ÂGÉES D'UN AN**  
mesurée *in situ* sur un Pin adulte de 25 ans au site du Bray (juillet 1995) (symboles vides)  
et valeurs prédites par le modèle de Farquhar *et al.* (symboles pleins)



Résultats obtenus dans le cadre du DEA de Porté (1995)

## NIVEAUX ARBRE ET COUVERT

Les processus élémentaires au sein d'une couronne ou d'un couvert homogène sont identiques à ceux du niveau feuille. La modélisation revient à poser un problème d'intégration de ces processus à un niveau supérieur. Dans le cas de processus à réponse linéaire, la connaissance de la valeur moyenne d'une variable par unité de feuillage suffit pour en calculer une valeur intégrée pour cette unité, simplement par addition. Mais les processus impliqués dans la photosynthèse ne répondent pas linéairement aux facteurs de l'environnement, le cas le plus flagrant étant la réponse de la photosynthèse à l'éclairement (figure 2, p. 270). Le problème d'intégration de la photosynthèse sur le feuillage d'un arbre ou d'un couvert est donc complexe en raison de l'hétérogénéité du microclimat lumineux et de la variabilité des propriétés optiques, géométriques, et biochimiques des feuilles au sein de la couronne. La première phase du travail d'intégration des modèles "feuille" aux niveaux arbre et couvert est donc de décrire la variabilité des conditions microclimatiques (rayonnement, température, humidité de l'air) et des caractéristiques foliaires dans le couvert. Cela suppose la description de :

- la structure spatiale du feuillage et la distribution des caractéristiques radiatives, diffuses et biochimiques dans cette structure ;
- la distribution du rayonnement sur le feuillage ;
- l'atténuation de la turbulence et les variations dans le couvert de la température et de l'humidité de l'air.

Il existe plusieurs approches de modélisation du bilan d'énergie, de la photosynthèse et de la transpiration d'un couvert végétal. On peut les classer en fonction de la façon dont elles représentent la structure du couvert.

### L'approche "grosse feuille"

Le modèle le plus simple représente le couvert comme une grosse feuille homogène soumise à un microclimat moyen, identique sur toute sa surface. Cette approximation a d'abord été utilisée pour les modèles de bilan d'énergie et transpiration. C'est le cas du modèle de bilan d'énergie-évapotranspiration de Penman-Monteith appliqué aux peuplements de Pin maritime par Gash *et al.* (1989). Cette approche a donné de bons résultats. Disposant aujourd'hui de mesures de flux de carbone échangé par le couvert entier, on peut considérer celui-ci comme une unité d'étude dont on caractérise la photosynthèse par des paramètres macroscopiques. On définit ainsi un paramètre de couvert appelé "efficacité d'utilisation du rayonnement", rapport entre la quantité de carbone échangé et le rayonnement utile absorbé par le couvert entier. On analyse alors empiriquement les effets de l'environnement sur cette efficacité par des méthodes statistiques. Lamaud *et al.* (1997) ont ainsi mis en évidence l'effet de la répartition du rayonnement visible entre ses composantes directe et diffuse sur les échanges de CO<sub>2</sub> mesurés au-dessus d'un couvert de Pin maritime. Cette approche très empirique présente l'intérêt de synthétiser le comportement d'un couvert par des lois statistiques simples et fournit un outil facile à utiliser pour calculer le gain de carbone d'un couvert végétal. Une deuxième approche de type "grosse feuille" assimile la canopée à une feuille fonctionnant suivant le modèle de Farquhar *et al.* (Lloyd *et al.*, 1995). Cette approche est en fait une sorte de parallèle à l'approche de Penman-Monteith pour modéliser la photosynthèse au niveau du couvert. On a démontré que cette simplification s'applique sous certaines hypothèses concernant la distribution des capacités de photosynthèse dans la canopée (Sellers *et al.*, 1992), mais la vérification de cette hypothèse pose un certain nombre de problèmes (de Pury et Farquhar, 1997). Les résultats de Porté et Loustau (1998) montrent qu'une des hypothèses de base de cette approche (qui postule que la distribution de la capacité de photosynthèse dans

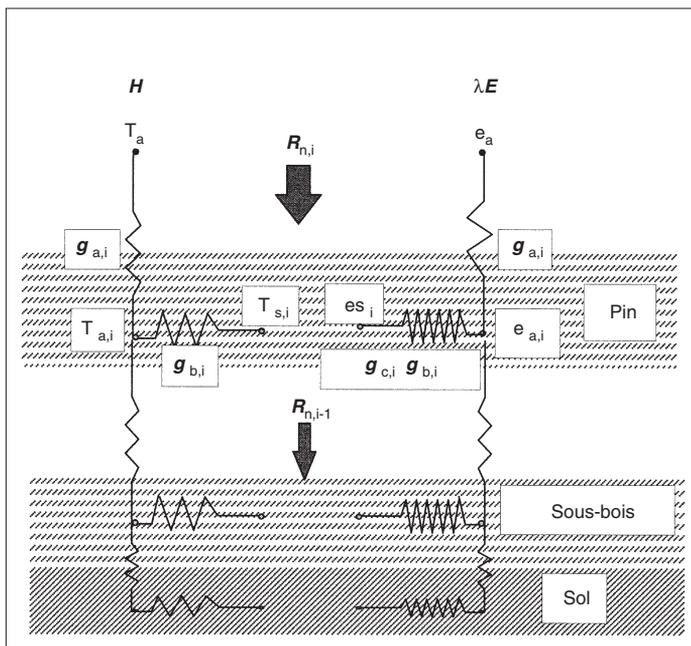
le couvert est linéairement corrélée avec la quantité de lumière absorbée par le feuillage) ne semble pas réalisée dans le cas du Pin maritime. Ce résultat peut s'expliquer par le faible indice foliaire des couverts de pins maritimes où l'ambiance lumineuse du feuillage est relativement moins contrastée que dans le cas de couverts plus denses.

### L'approche multicouches

Elle consiste à séparer le couvert en 6 à 10 tranches horizontales superposées et à calculer le bilan radiatif, la photosynthèse et la transpiration de chaque couche séparément. Dans le cas de couverts homogènes horizontalement, cette approche a été appliquée par Goudriaan (1977) et reprise sur Douglas par Mohren dans le modèle FORGRO (Mohren, 1987), ou Baldocchi et Harley dans le modèle CANOAK (Baldocchi et Harley, 1995). Une approche élégante, intermédiaire entre les modèles grosse feuille et multicouches, a été proposée plus récemment par de Pury et Farquhar (1997). Le couvert est divisé en deux fractions traitées séparément comme des grosses feuilles, une fraction ombrée et une fraction éclairée. Pour chaque fraction, l'intégration de la photosynthèse est traitée simplement comme le produit de la surface foliaire par le taux de photosynthèse correspondant à l'éclairement moyen absorbé. La relation photosynthèse-éclairage est considérée comme approximativement linéaire dans les deux cas, croissante pour la fraction à l'ombre et constante pour la fraction éclairée.

Pour estimer la contribution des différentes composantes du couvert au bilan hydrique, Granier et Loustau (1994), Berbigier *et al.* (1991, 1996), et Loustau *et al.* (1998) ont différencié deux couches dans le couvert, correspondant respectivement à la canopée des arbres et au sous-bois, et une couche correspondant au sol (figure 4, ci-dessous). La surface foliaire des différentes couches évolue au cours de l'année sous le contrôle des sommes de températures

Figure 4 **REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DU MODÈLE DE TRANSPIRATION-BILAN HYDRIQUE à trois couches adapté pour un peuplement de Pins maritimes** (tiré de Loustau *et al.*, 1997)

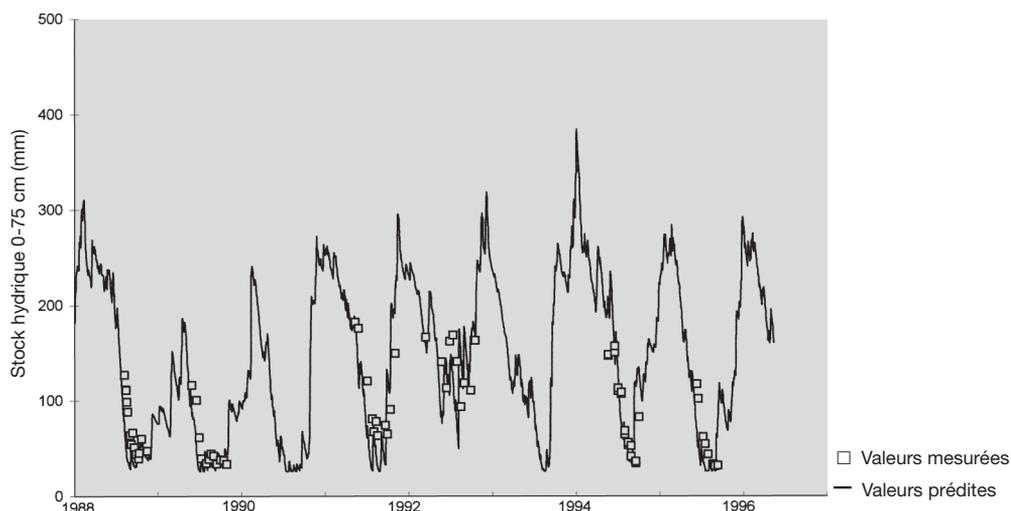


Le flux d'évapotranspiration  $\lambda E$  (partie droite du diagramme) est la somme des transferts de vapeur depuis chaque couche  $i$  (à la pression de vapeur  $e_{s,i}$ ) et l'atmosphère ( $e_{a,i}$ ) à travers une série de résistances de surface ( $g_{c,i}$ ) et de couche limite ( $g_{b,i}$ ). Les transferts entre couches traversent une résistance aérodynamique  $g_{a,i}$ . Le flux de chaleur latente  $H$  (partie gauche du diagramme) suit un parcours symétrique mais sans résistance de surface.

cumulées depuis le début de l'année et du stress hydrique. La phénologie de la croissance de chaque espèce est représentée par des relations linéaires ajustées à des données observées depuis 1987 pour la Molinie et d'après le dispositif multilocal et multiprovenance étudié par Desprez-Loustau et Dupuis (1994) pour le Pin maritime. Le rayonnement net,  $R_n$ , est distribué suivant la loi de Beer-Lambert entre chaque couche qui est ensuite traitée suivant l'approche grosse feuille de Penman-Monteith : le flux d'évapotranspiration,  $\lambda E$ , résulte du transfert entre chaque couche et l'atmosphère suivant le gradient de pression de vapeur d'eau, à travers une série de conductance stomatique, de couche limite et aérodynamique. Ce modèle permet de prédire convenablement l'évolution du bilan hydrique d'une parcelle de pins sur des laps de temps allant de la journée à plusieurs années (figure 5, ci-dessous). Une application importante de ces travaux est d'analyser la sensibilité du bilan hydrique et de ses composantes à différents facteurs climatiques et à la structure du couvert. Cette analyse permet d'apprécier les effets respectifs de changement de température, d'humidité de l'air, de rayonnement ou de précipitations sur le bilan hydrique et donne une estimation de l'impact de différents scénarios climatiques (Loustau, Bert et Trichet, 1998). Elle permet également d'analyser les effets de l'éclaircie ou du débroussaillage en donnant une estimation quantitative de l'impact sur le bilan hydrique d'une réduction de l'indice foliaire des différentes strates du couvert.

Figure 5 **ÉVOLUTION DU STOCK HYDRIQUE DE LA ZONE RACINAIRE DU SOL (0-75 cm) DE 1988 À 1996 au site expérimental du Bray**

Les valeurs mesurées sont la moyenne de mesures effectuées à l'aide d'une sonde neutronique sur un réseau de 20 tubes d'accès répartis sur une placette échantillon de 5 000 m<sup>2</sup> (Brejon de la Vergnée, 1988)



### Modélisation du couvert en trois dimensions (3D)

C'est la seule approche permettant d'aborder le niveau arbre en décrivant une variabilité inter-arbres, une couronne individuelle étant difficilement modélisable par les deux précédentes approches. L'intérêt des modèles basés sur une représentation en trois dimensions de la canopée est de permettre d'intégrer les modèles **feuille** sur le couvert à partir d'une description simplifiée mais réaliste de la distribution du rayonnement sur le feuillage. Pour réaliser cette intégration, la description du microclimat dans la canopée et des caractéristiques du feuillage est préalablement nécessaire. La structure du couvert engendre une atténuation du

rayonnement et de la turbulence qui induisent des variations d'humidité de l'air et de température des feuilles dans le couvert. En réponse à cette variation du microclimat dans la couronne, les caractéristiques du feuillage de la plupart des espèces d'arbres se différencient en fonction de leur position dans la canopée. La plus connue de ces variations est la différenciation du feuillage entre feuilles "d'ombre" et "de lumière".

Deux modèles 3D sont actuellement étudiés en vue d'une application au Pin maritime, le modèle "Maestro" (Wang et Jarvis, 1990) et le modèle "RIRI" (Sinoquet et Bonhomme, 1992). Nous donnerons ici pour information l'état d'avancement des deux premières étapes de cette approche de modélisation en 3D.

- *Structure spatiale du feuillage dans un couvert de Pin maritime*

Les éléments du couvert

Le couvert comprend deux espèces végétales et une couche "sol" couverte de litière. Le Pin maritime occupe la strate arborescente et la Molinie couvre presque exclusivement la strate herbacée. Le couvert de Pin maritime comporte deux à trois années d'aiguilles et des éléments ligneux (tronc, branches) ou reproducteurs (cônes femelles, fleurs mâles). Les propriétés radiatives des aiguilles varient de façon négligeable avec leur âge (Berbigier et Bonnefond, 1995) mais leurs caractéristiques photosynthétiques évoluent sensiblement au cours du vieillissement (Porté et Loustau, 1998) ainsi que leur fonctionnement stomatique (Loustau *et al.*, 1996). Au sein d'une même cohorte, les variations en fonction de la position des aiguilles sont en revanche négligeables. Le tronc, les rameaux et les branches contribuent à la dispersion du rayonnement dans le couvert et présentent des caractéristiques radiatives spécifiques. La Molinie a été moins bien caractérisée jusqu'à maintenant et la strate herbacée est représentée par une couche horizontale homogène dont les caractéristiques radiatives ou biochimiques n'évoluent pas dans le temps.

Distribution spatiale

La détermination de la structure spatiale des éléments du feuillage peut être établie à partir de digitaliseurs comme celui utilisé sur le Noyer par Sinoquet *et al.* (1997), mais cette méthode demande à être testée sur un couvert forestier développé. La mesure manuelle de la distribution dans l'espace des classes d'âge des aiguilles, des branches et des troncs par échantillonnage destructif est donc la seule méthode applicable et a été opérée sur un échantillon représentatif de 14 arbres au site du Bray et de 30 arbres sur une parcelle voisine âgée de 7 ans (Porté, 1999). Elle est en cours de réalisation sur d'autres classes d'âge de peuplements de lande humide. Le poids sec, la surface massique et la position des aiguilles d'un échantillon de 200 branches ont été mesurés, et cet échantillonnage a servi à calculer la distribution spatiale de la surface foliaire à partir des relations allométriques établies sur ces 200 branches, et appliquées ensuite à l'ensemble des branches des 14 arbres, soit un effectif total qui s'élève à environ 2 000.

La distribution spatiale du feuillage est modélisée en acceptant les hypothèses suivantes :

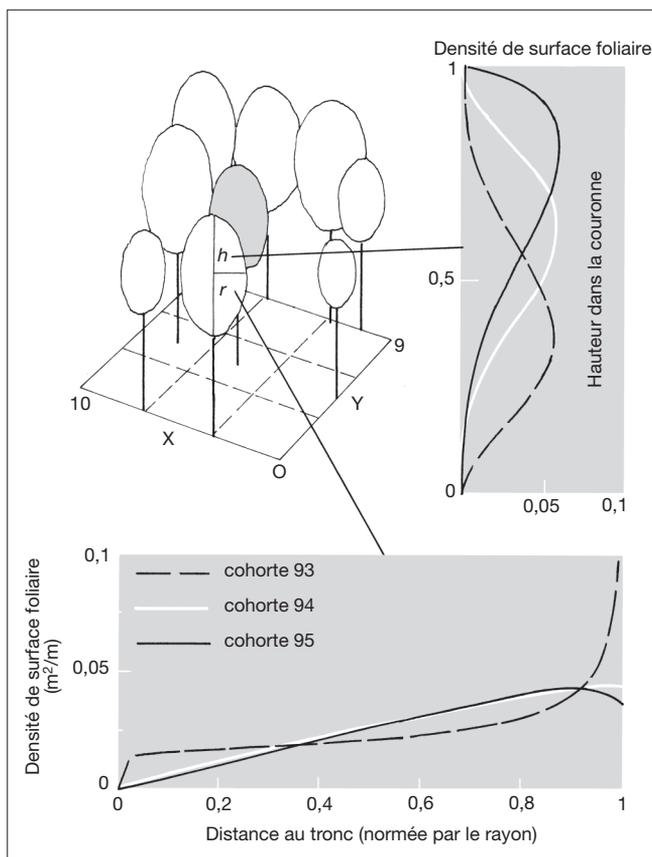
- tous les arbres (maximum de 900 arbres dans une scène) présentent une couronne de forme ellipsoïde définie par la longueur de son grand axe et de son petit axe et par sa position dans le couvert ;
- la contribution des branches et du tronc est ignorée ;
- les distributions verticales et horizontales de la densité de surface foliaire des différentes cohortes dans ces ellipsoïdes sont décrites par des fonctions bêta de la forme :

$$y = x^{b_1} \cdot (1 - x)^{b_2} \cdot b_3$$

Figure 6

**REPRÉSENTATION DES COURONNES DES 9 ARBRES DANS LA SCÈNE UTILISÉE POUR LA COMPARAISON DES MODÈLES MAESTRO ET RIRI**

Chaque couronne est définie par sa position dans l'espace en trois dimensions, sa hauteur ( $h$ ), son rayon ( $r$ ) et sa surface foliaire totale. La couronne de l'arbre cible, au sein duquel ont été effectuées les mesures de rayonnement, est grisée. La distribution de la surface foliaire entre les trois cohortes de 1, 2 et 3 ans, de même que les profils verticaux et horizontaux de densité de surface foliaire dans la couronne sont identiques pour les arbres



Le modèle RIRI divise le volume du couvert en cellules ou voxels dont le contenu (= surface et distribution angulaire des différents éléments) peut être individuellement renseigné. RIRI simule des scènes comportant typiquement 700-800 cellules. Dans les deux modèles, les caractéristiques photosynthétiques

du feuillage sont liées à leur teneur surfacique en azote qui peut varier en fonction de l'éclairement moyen reçu par le voxel (hypothèse d'optimisation de la distribution de l'azote dans le feuillage). La figure 6 (ci-dessus) représente la scène de peuplement utilisée dans les simulations comparatives des deux modèles, ainsi que les profils moyens de distribution verticaux et horizontaux de la densité de surface foliaire ajustés sur les données mesurées. Les valeurs de dimensions (rayon ou hauteur) sont normées ainsi que celles des surfaces foliaires. On peut noter le décalage vers le bas du houppier des cohortes d'aiguilles les plus âgées.

• *Distribution du rayonnement dans le feuillage*

MAESTRO calcule séparément le bilan radiatif du rayonnement direct et du rayonnement diffus (le rayonnement diffus céleste est traité suivant Steven et Unsworth, 1979) et distingue trois longueurs d'onde, le visible (400-700 nm), le proche Infra Rouge et l'Infra Rouge thermique. La contribution du rayonnement rediffusé (d'ordre 1) par réflexion ou transmission depuis les cellules voisines ou le sol est prise en compte. Le rayonnement net et le rayonnement visible reçus par le feuillage de chaque cellule sont ensuite utilisés pour calculer respectivement la transpiration et la photosynthèse des éléments de la cellule. L'intégration sur l'arbre et le couvert sont calculées numériquement à partir d'une grille d'échantillonnage comprenant 52 à 72 points dont les contributions pondérées sont intégrées sur la couronne, puis le couvert, entiers.

Le modèle RIRI calcule la contribution du rayonnement rediffusé dans les trois classes de longueur d'onde, ce calcul étant étendu à l'ensemble des cellules de la scène. L'interaction entre la température foliaire et le rayonnement dans l'Infra Rouge thermique est prise en compte dans la version la plus récente du modèle (RIRI-RATP, Sinoquet et Leroux, non publié). Ce dernier point est particulièrement intéressant puisqu'il permet d'éviter l'hypothèse que la température de la feuille est égale à celle de l'air et donc de prendre en compte les effets de la température foliaire sur le fonctionnement stomatique, la transpiration et la photosynthèse foliaires. Ces effets sont sans doute négligeables en l'absence de stress hydrique, mais deviennent importants pour décrire le comportement du couvert durant les sécheresses estivales par exemple. En effet, le stress hydrique provoque une fermeture stomatique et une baisse importante de la transpiration foliaire qui se traduit par une élévation de la température foliaire pouvant atteindre plusieurs degrés Celsius.

Aucun modèle ne prend en compte actuellement les effets de pénombre, difficiles à représenter, mais dont les conséquences sur la distribution du rayonnement utile sur le feuillage et sur la photosynthèse peuvent être importantes (Oker-Blom, 1985).

Nous avons comparé les performances de ces deux modèles avec des mesures de rayonnement visible effectuées par un ensemble de 72 capteurs répartis sur cinq niveaux dans la couronne d'un arbre cible. Ces mesures sont représentées dans la figure 7 (ci-dessous) : la courbe représente l'évolution journalière du rayonnement incident au-dessus des arbres et les points la distribution du rayonnement visible incident à différentes hauteurs dans la couronne au cours d'une journée de novembre 1995. La figure 8 (p. 277) compare les distributions mesurées (issues des mesures précédentes) et simulées avec les deux modèles du rayonnement et permet d'apprécier la façon dont ils rendent compte des valeurs mesurées.

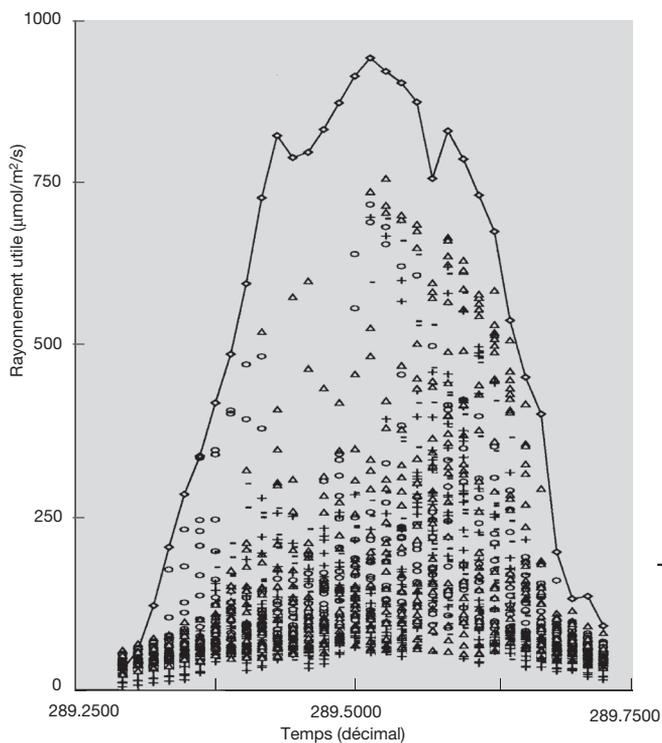
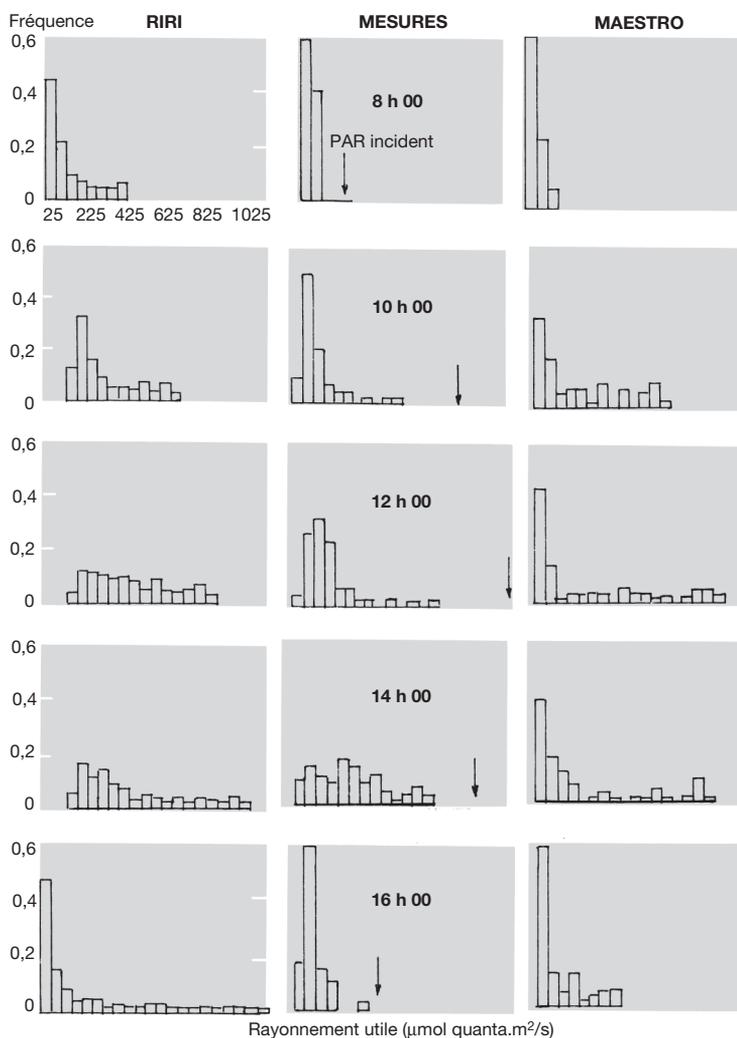


Figure 7  
**ÉVOLUTION DU RAYONNEMENT VERTICAL INCIDENT UTILE**  
(400-700 nm) au-dessus du couvert (trait plein) et reçu sur 72 capteurs répartis dans la couronne d'un arbre cible du site du Bray au cours du jour 289 (16 octobre 1995). Les capteurs sont répartis par niveau dans la couronne, chaque niveau étant repéré par un verticille situé dans un quart du houppier. Les verticilles sont numérotés du haut vers le bas de la couronne

- ◆ Rayonnement utile incident au-dessus du couvert
- Rayonnement utile transmis au niveau du verticille 1
- △ Verticille 3
- Verticille 5
- + Verticille 7

Figure 8

**ÉVOLUTION DE LA DISTRIBUTION DU RAYONNEMENT INCIDENT UTILE**  
 (400-700 nm) mesuré au jour 289 (colonne centrale),  
 simulé par RIRI (colonne de gauche) et par Maestro (colonne de droite).  
 La flèche verticale indique la valeur mesurée au-dessus de couvert



Chacun des deux modèles rend compte de l'évolution journalière de la distribution du rayonnement dans la couronne mais tous deux présentent aussi des écarts importants avec les mesures à différents instants de la journée.

• *Variations spatiales de la vitesse de vent, l'humidité de l'air, la température et la teneur en CO<sub>2</sub>*

En raison de leur forte rugosité, les gradients d'humidité et de température dans les couverts forestiers sont peu contrastés. L'atténuation de la vitesse de vent peut être marquée mais son impact sur les échanges diffusifs est faible. Prendre en compte ces variations entraîne donc des variations peu importantes des valeurs calculées des échanges gazeux foliaires à condition que les flux de stockage de chaleur dans la feuille soient faibles. Ces variations de température et de teneur en eau de l'air dans le couvert forestier sont par exemple considérées

comme négligeables dans le modèle MAESTRO, initialement mis au point sur Épicéa de Sitka en Écosse. Cependant, dans le cas d'un rayonnement élevé et de fermeture stomatique (provoquée par un déficit hydrique édaphique ou un fort déficit de pression de vapeur dans l'air), les flux de stockage, *S*, deviennent importants au point d'élever la température des feuilles au soleil de plusieurs degrés Celsius au-dessus de la température de l'air, les feuilles à l'ombre restant à une température proche de celle de l'air. Négliger ces écarts entraîne alors des erreurs importantes sur les valeurs calculées de conductances et de flux. Les variations de teneur en CO<sub>2</sub> dans le couvert sont quant à elles généralement faibles dans la journée. Elles peuvent être importantes durant la nuit en régime d'inversion où le CO<sub>2</sub> émis par respiration reste "piégé" dans le couvert. Mais l'impact de cette élévation de la teneur de l'air en CO<sub>2</sub> sur les échanges du couvert est faible et pour cette raison négligé.

Actuellement, les variations dans le couvert de différentes variables comme la température de l'air, la pression de vapeur ou la teneur en CO<sub>2</sub> sont prises en compte dans certains modèles multicouches (Baldocchi et Harley, 1995 ; de Pury et Farquhar, 1997) et commencent à l'être dans des modèles 3D.

## PERSPECTIVES

L'approche de la photosynthèse des couverts forestiers par la modélisation est assez nouvelle en France, mais elle constitue potentiellement un outil puissant à la fois pour les gestionnaires, les scientifiques étudiant le fonctionnement primaire et les cycles de matière dans les écosystèmes forestiers et les météorologues désireux de paramétrer la surface terrestre pour différents biomes. Un travail important d'évaluation des différents types de modèles de couvert présentés rapidement ici est actuellement en cours à travers le suivi des sites du Bray et de Hesse, dans le cadre du programme européen EUROFLUX (cf. article Granier, dans ce numéro ; Lamaud *et al.*, 1997). Au-delà de cette phase de validation, on comprend facilement l'apport potentiel de ces modèles dont les plus simples permettent par exemple de comprendre et d'analyser les fluctuations saisonnières et annuelles de la productivité forestière (modèles "grosse feuille" et multicouches), les plus complexes pouvant simuler par exemple l'effet de manipulations de la structure du couvert (éclaircies, élagages ou débroussaillage) sur l'interception de la lumière et l'acquisition de carbone d'arbres individuels. Par ailleurs, cette approche écophysiological de la productivité primaire forestière est nécessaire pour prédire la réponse du fonctionnement primaire d'écosystèmes forestiers aux facteurs du climat et ses interactions avec la nutrition minérale.

D. LOUSTAU – A. PORTÉ – A. BOSC  
Laboratoire d'Écophysologie et Nutrition  
INRA – Forêts  
BP 45  
F-33610 GAZINET

H. SINOQUET  
UA Bioclimatologie – PIAF  
Site de Crouelle  
234, avenue du Brézet  
F-63039 CLERMONT-FERRAND CEDEX 2

B. KRUIJT  
Institute of Ecology  
and Resource Management  
UNIVERSITY OF EDINBURGH  
Darwin's Building King's  
Buildings  
Mayfield Road  
EH9 3JU EDINBURGH (Royaume-Uni)

## Remerciements

Les résultats présentés dans cet article ont été obtenus dans le cadre des projets suivants : LTEEF-1 (DG XII CT94-0468), EUROFLUX (DG XII, CT95-0078), "Landes 2" (GIP-ECOFOR). La comparaison entre les modèles MAESTRO et RIRI a été effectuée au cours d'une mission longue durée de D. Loustau à l'Université d'Edimbourg (Écosse) financée par une bourse OTAN.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALDOCCHI (D.), HARLEY (P.). — Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf Model Parameterisation. II. Model testing and application. — *Plant Cell Environment*, 18, 1995, pp. 1146-1173.
- BALL (J.T.), WOODROW (I.E.), BERRY (J.A.). — A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In : Progress in photosynthesis research. Vol. IV. Proceedings of the VII international congress on photosynthesis / I. Biggins Eds. — Dordrecht : Martinus Nijhoff, 1987. — pp. 221-224.
- BEN BRAHIM (M.). — Effets de la nutrition phosphatée sur la photosynthèse et la croissance de jeunes plants de Pin maritime. — Nancy : Université Nancy I, 1996 (Thèse).
- BERBIGIER (P.), LOUSTAU (D.), DIAWARA (A.). — Étude microclimatique de l'effet de la sécheresse sur l'évaporation d'une plantation de Pin maritime à sous-bois de Molinie. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 48, 1991, pp. 157-177.
- BERBIGIER (P.), BONNEFOND (J.-M.). — Measurements and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 52, 1995, pp. 23-42.
- BOSC (A.). — Mise au point d'un dispositif permettant l'étude des échanges gazeux de Pin maritime et premiers résultats. — Université d'Orsay, 1993. — 44 p. + annexes (Mémoire de DEA Écologie générale et Production végétale).
- BREJON DE LA VERGNÉE (G.). — Optimisation d'un réseau de mesures de l'humidité volumique du sol à l'aide de la théorie des variables régionalisées. — Rennes : ENSA, 1988 (Mémoire de DAA).
- CHARLES-EDWARDS (D.A.). — The mathematics of photosynthesis and productivity. — London : Academic Press, 1981. — 121 p. (Experimental Botany Series).
- CHARTIER (P.), BETHENOD (O.). — La Productivité primaire à l'échelle de la feuille. In : Les Processus de la production végétale primaire. Les travaux du programme biologique international de la photosynthèse / A. Moyse et al. Eds. — Paris : Gauthier-Villars, 1977. — pp. 77-112.
- DE PURY (D.G.G.), FARQUHAR (G.D.). — Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. — *Plant Cell Environment*, 20, 1997, pp. 537-557.
- DESPREZ-LOUSTAU (M.-L.), DUPUIS (F.). — Variation 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 piniitorqua*. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 51, 1994, pp. 553-556.
- FARQUHAR (G.D.), VON CAEMMERER (S.), BERRY (J.A.). — A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. — *Planta*, 149, 1980, pp. 78-90.
- GASH (J.H.C.), SHUTTLEWORTH (W.J.), LLOYD (C.R.), ANDRÉ (J.-C.), GOUTORBE (J.-P.), GELPE (J.). — Micrometeorological measurements in Les Landes Forest during Hapex-Mobilhy. — *Agricultural and Forest Meteorology*, 46, 1989, pp. 131-147.
- GOUDRIAAN (J.). — Crop Micrometeorology : a simulation study. — Wageningen : Pudoc, 1977.
- GRANIER (A.), LOUSTAU (D.). — Measuring and modelling the transpiration of maritime pine canopy from sap flow data. — *Agricultural and Forest Meteorology*, 71, 1994, pp. 61-81.
- JARVIS (P.G.). — The interpretation of the variation of leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. — *Philosophical Transaction of the Royal Society London*, 273, 1976, pp. 593-610.
- LAMAUD (E.), BRUNET (Y.), BERBIGIER (P.). — Radiation and water use efficiencies of two coniferous forest canopies. — Proceedings of the EGS XXI General Assembly, The Hague, 6-10 May 1996. — EGS, 1997. — 5 p. (sous presse).
- LLOYD (J.), GRACE (J.), MIRANDA (A.C.), MEIR (P.), WONG (S.C.), MIRANDA (H.S.), WRIGHT (I.R.), GASH (J.H.C.), MCINTYRE (J.). — A simple calibrated model of Amazon rainforest productivity based on leaf biochemical properties. — *Plant Cell Environment*, 18, 1995, pp. 1146-1156.
- LOUSTAU (D.), BERBIGIER (P.), KRAMER (K.). — Sensitivity of the water balance of South-western France Maritime Pine Forests to climate. In : Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest / G.M.J. Mohren, K. Kramer, S. Sabaté Eds. — Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1998. — pp. 193-207.

- LOUSTAU (D.), BERBIGIER (P.), ROUMAGNAC (P.), ARRUDA-PACHECO (C.), DAVID (S.A.), FERREIRA (M.I.), PERREIRA (J.S.), TAVARES (R.). — Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal. I- Seasonal course of water flux through maritime Pine. — *Oecologia*, 107, 1996, pp. 33-42.
- LOUSTAU (D.), TRICHET (P.), BERT (D.). — La Productivité forestière du Massif landais et sa gestion durable. — *Revue forestière française*, vol. LI, 1999 (à paraître).
- MOHREN (G.M.J.). — Simulation of forest growth applied to Douglas fir stands in the Netherlands. — *Agricultural University Wageningen* (The Netherlands), 1987. — 184 p. (Dissertation).
- OKER-BLOM (P.). — The influence of penumbra on the distribution of direct solar radiation in a canopy of scots pine. — *Photosynthetica*, 19, 1985, pp. 312-317.
- PORTÉ (A.). — Étude de la variabilité des caractéristiques photosynthétiques du Pin maritime en conditions naturelles (*Pinus pinaster* Ait.). Paramétrisation du modèle de Farquhar. — Université d'Orsay, 1995. — 44 p. + annexes (Mémoire de DEA Écologie générale et Production végétale).
- PORTÉ (A.). — Modélisation des effets du bilan hydrique sur la croissance d'un peuplement de Pin maritime en Lande humide. — Université d'Orsay, 1999 (à paraître) (Thèse de Doctorat).
- PORTÉ (A.), LOUSTAU (D.). — Variability of photosynthetic characteristics within the crown of a 25-year-old maritime pine. — *Tree Physiology*, 18, 1998, pp. 223-233.
- SELLERS (P.J.), BERRY (J.A.), COLLATZ (G.J.), FIELD (C.B.), HALL (F.G.). — Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. III- A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. — *Remote Sensing of Environment*, 42, 1992, pp. 187-216.
- SINOQUET (H.), RIVET (P.). — Measurement and visualisation of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. — *Trees*, 11, 1997, pp. 265-270.
- SINOQUET (H.), BONHOMME (R.). — Modelling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. — *Agricultural and Forest Meteorology*, 62, 1992, pp. 219-240.
- STEVEN (M.D.), UNSWORTH (M.H.). — The diffuse solar irradiance of slopes under cloudless skies. — *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 105, 1979, pp. 593-602.
- WANG (Y.P.), JARVIS (P.G.). — Description and validation of an array model - MAESTRO. — *Agricultural and Forest Meteorology*, 51, 1990, pp. 257-280.

---

#### TRANSPIRATION ET PHOTOSYNTÈSE DU PIN MARITIME : APPROCHES DE MODÉLISATION DU NIVEAU DE L'AIGUILLE À L'ÉCHELLE DU COUVERT (Résumé)

Cet article présente l'avancement des travaux de modélisation des processus de transpiration, bilan d'énergie, bilan hydrique et photosynthèse du Pin maritime aux niveaux aiguille, arbre et couvert. La modélisation de ces processus repose sur la description de la structure du couvert et de la distribution des caractéristiques physiques et biologiques des différents éléments de cette structure. La représentation de cette structure va du plus simple, comme dans le cas du modèle "grosse feuille" où le couvert est considéré comme un milieu continu et homogène, au plus complexe avec les modèles à trois dimensions incluant une représentation statistique ou discrète de la distribution des éléments du couvert. Sur Pin maritime, différentes approches ont été appliquées depuis le démarrage de ce programme avec le projet Hapex-Mobilhy en 1986. Les résultats obtenus sont brièvement évoqués et les perspectives dans le cadre des projets soutenant ce programme (Projets européens DG XII Euroflux et Lteef-2, Projet GIP-Ecofor "Landes 2") sont exposées.

#### TRANSPIRATION AND PHOTOSYNTHESIS OF THE MARITIME PINE : MODELING APPROACHES FROM THE LEVEL OF THE NEEDLE TO THE SCALE OF THE CANOPY (Abstract)

This paper summarizes the main steps of a research project aimed at modeling the transpiration, energy balance, water balance and photosynthesis of maritime pine at the needle, tree and canopy levels. Modeling the processes governing the energy and mass fluxes exchanged between forest and atmosphere requires a description of the canopy structure and of the distribution of main canopy characteristics. Canopy structure models vary from the simplest "big-leaf" scheme (canopy is assumed to be homogenous and continuous) to sophisticated 3D models including either a statistical or discrete distribution of canopy elements. For the maritime pine canopy, several approaches have been applied since the beginning of this program with the Hapex-Mobilhy international project in 1986. The results obtained so far are illustrated and the prospects offered by recent projects (European projects "Environment" Euroflux and Lteef-2, Project GIP-Ecofor "Landes 2") are outlined.