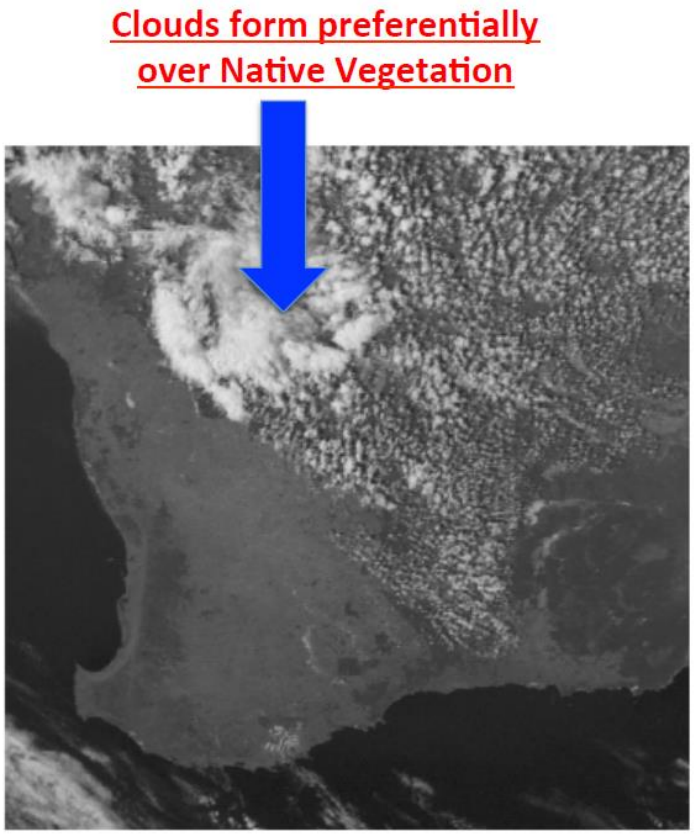
Modélisation en écophysiologie pour la représentation du fonctionnement des peuplement végétaux en lien avec les facteurs environnementaux

Nicolas Martin
nicolas.martin@avignon.inra.fr
André Chanzy
achanzy@avignon.inra.fr

INRA
SCIENCE & IMPACT

Domaines d'application de la modélisation fonctionnelle

- **Flux hydriques dans le système sol plante atmosphère**
  - Interactions avec l'atmosphère ➔ modélisation du climat régional
  - Interactions avec les compartiments hydriques (nappes, eaux superficielles)
  - Aide à la décision (irrigation, aménagement …)



Domaines d'application de la modélisation fonctionnelle

Flux de carbone dans le système sol-plante-atmosphère

- Comprendre le bilan de C de la végétation et sa sensibilité à l'environnement
- Pour aider à prédire le climat (Complétion des schémas de surface des GCM)

Friedlingstein et al 2003 JoC

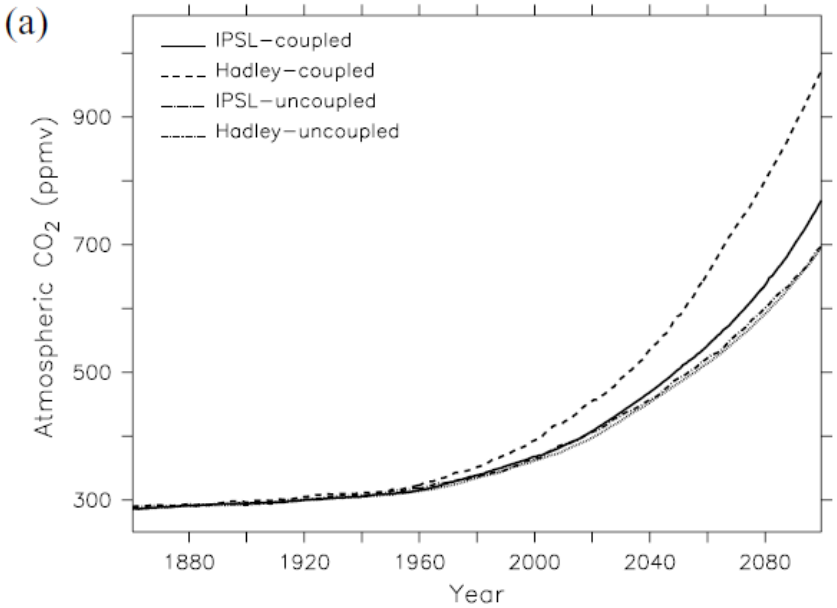
Friedlingstein et al 2006 JoC

Domaines d'application de la modélisation fonctionnelle

Flux de carbone dans le système sol-plante-atmosphère

- Comprendre le bilan de C de la végétation et sa sensibilité à l'environnement
- Pour aider à prédire le climat (Complétion des schémas de surface des GCM)

Modèles couplés Climat-Végétation



Friedlingstein et al 2003 JoC

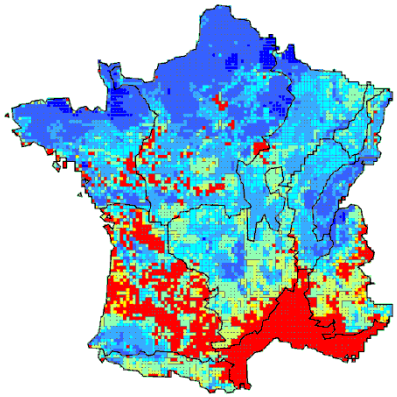
Friedlingstein et al 2006 JoC

Domaines d'application de la modélisation fonctionnelle

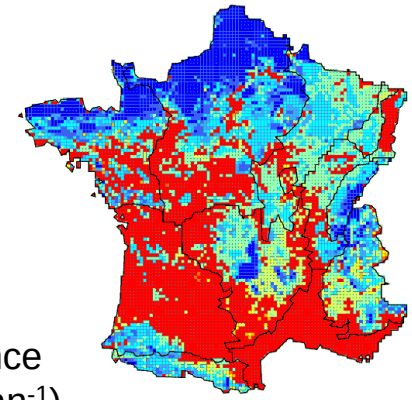
Flux de carbone dans le système sol-plante-atmosphère

- Comprendre le bilan de C des forêts et sa sensibilité à l'environnement
- Pour aider prédire le climat (Complétion des schémas de surface des GCM)
- Simuler la production forestières: aide à la gestion
- <u>Effet du changement clim. sur la biodiversité (aires de répartition)</u>

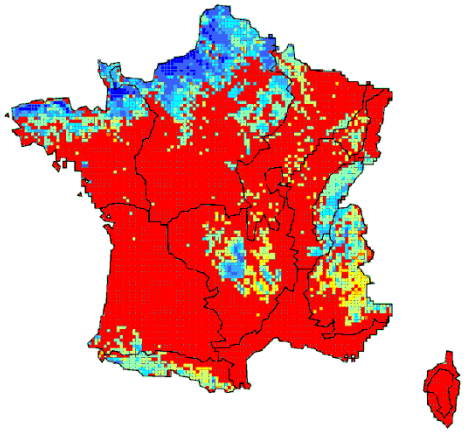
Période 1971-2000
CO_2 actuel
(348 ppm)



Période 2046-2065
CO_2 2050
(494 ppm)



Période 2046-2065
CO_2 actuel
(348 ppm)



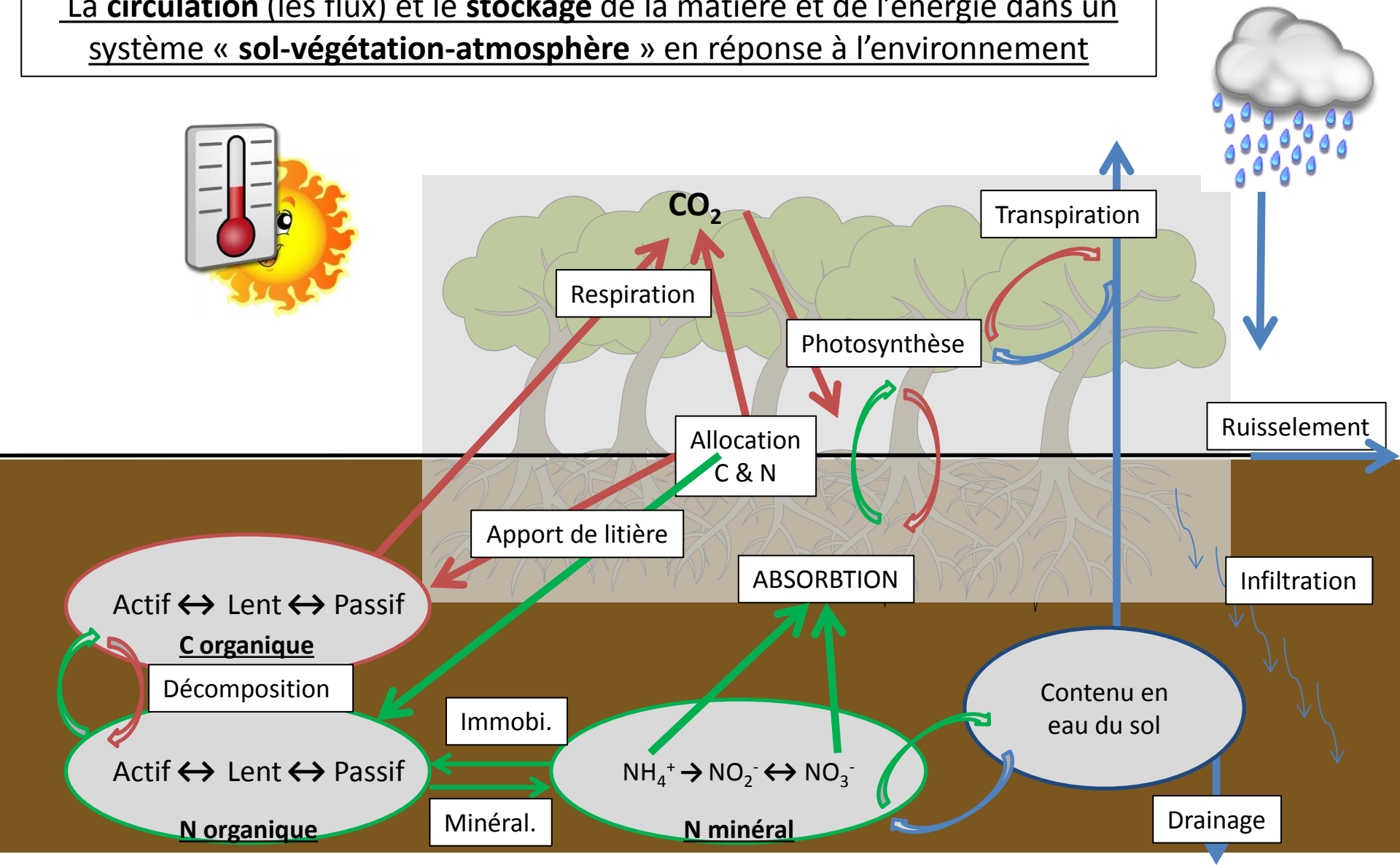
croissance
(m^3 ha^{-1} an^{-1})

0 5 11

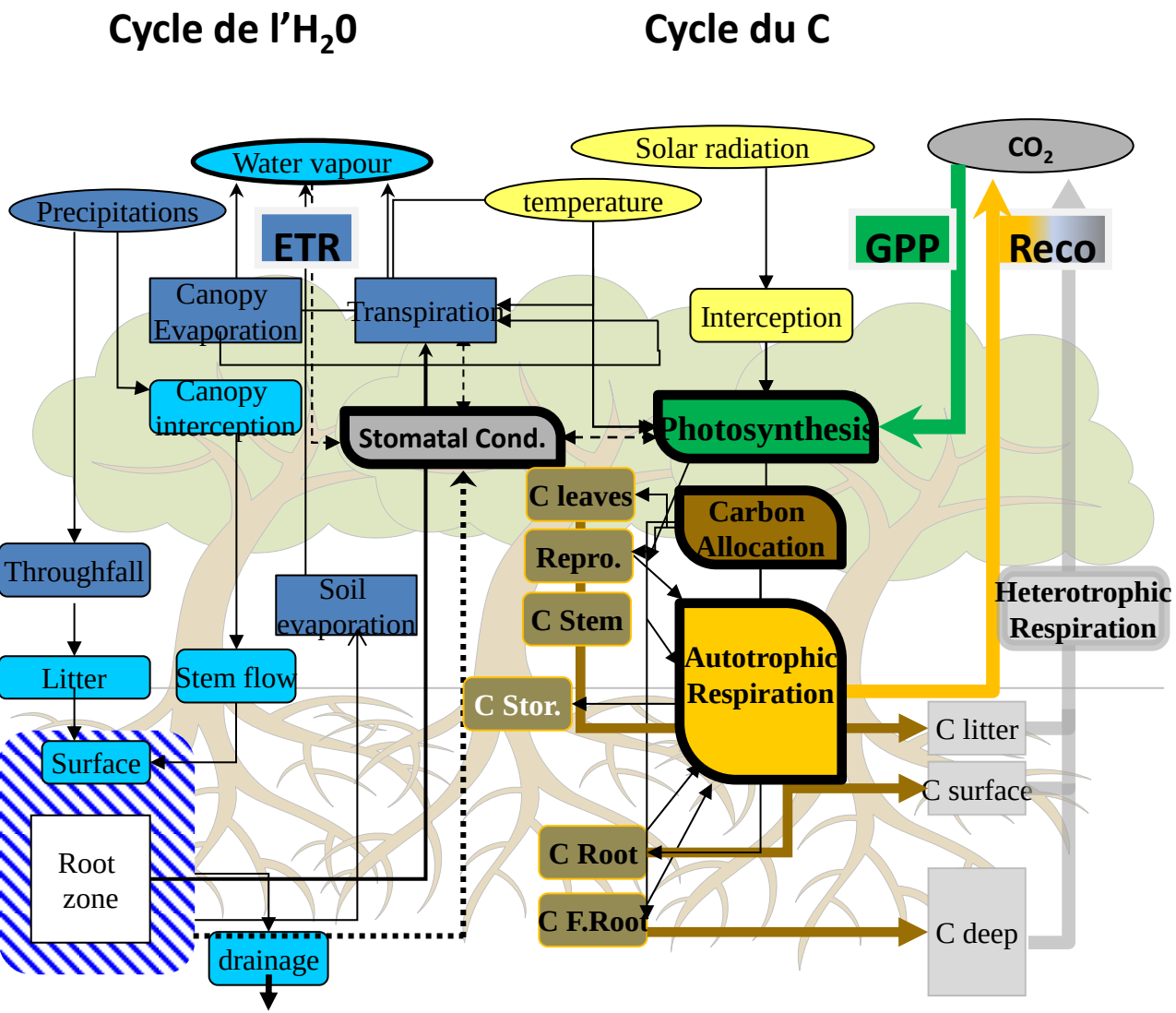
Cheaib et al., 2014 Ecology letters

Objets et processus modélisés

On cherche à modéliser le fonctionnement:
La **circulation** (les flux) et le **stockage** de la matière et de l'énergie dans un système « **sol-végétation-atmosphère** » en réponse à l'environnement



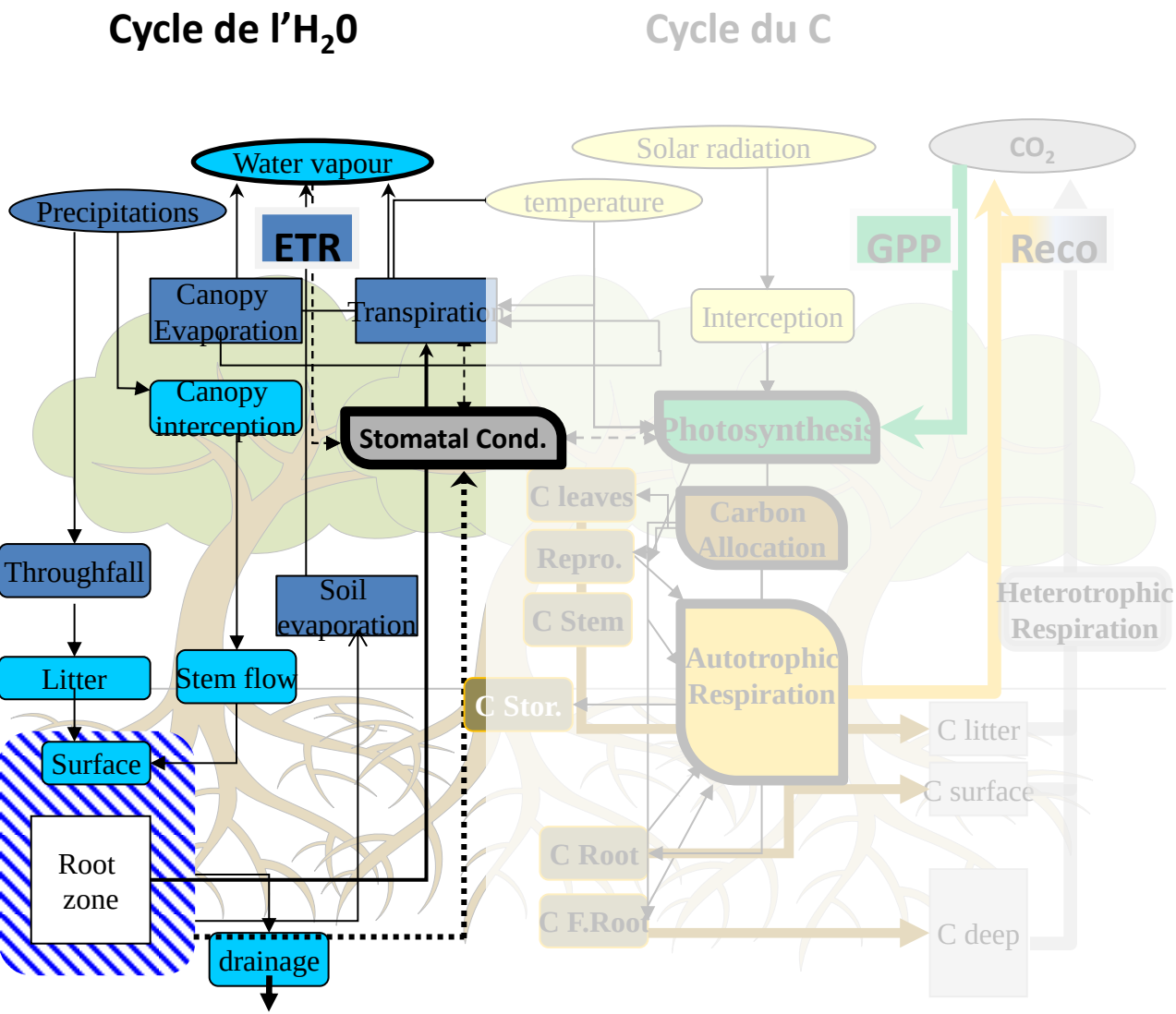
Modèle de processus écophysiologique



- 2D Stand-scale model
- Half Hourly time step
- Average Tree (Monospecific)
- Water budget
- Carbon Budget
- Carbon allocation

From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

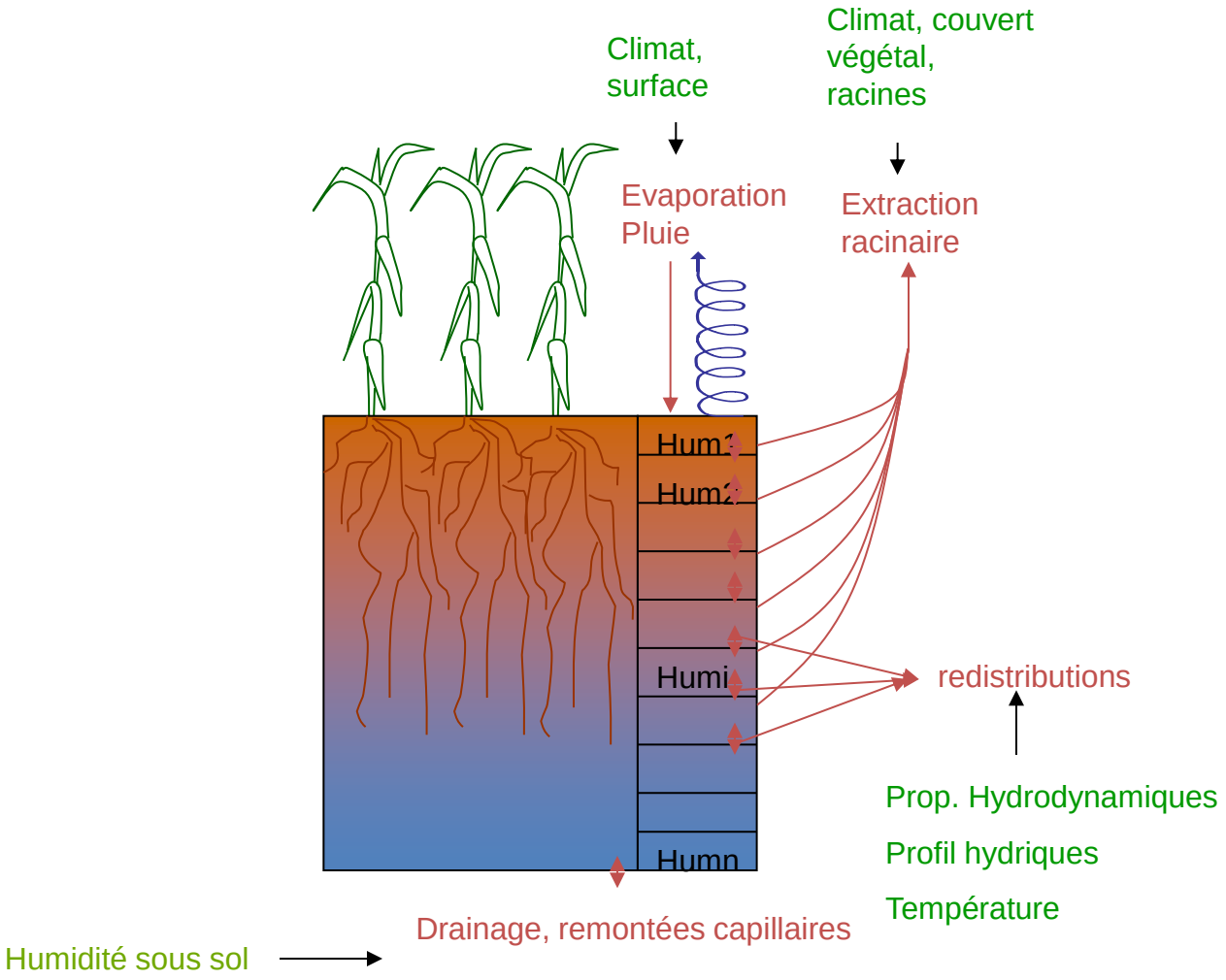
Modèle de processus écophysiologique



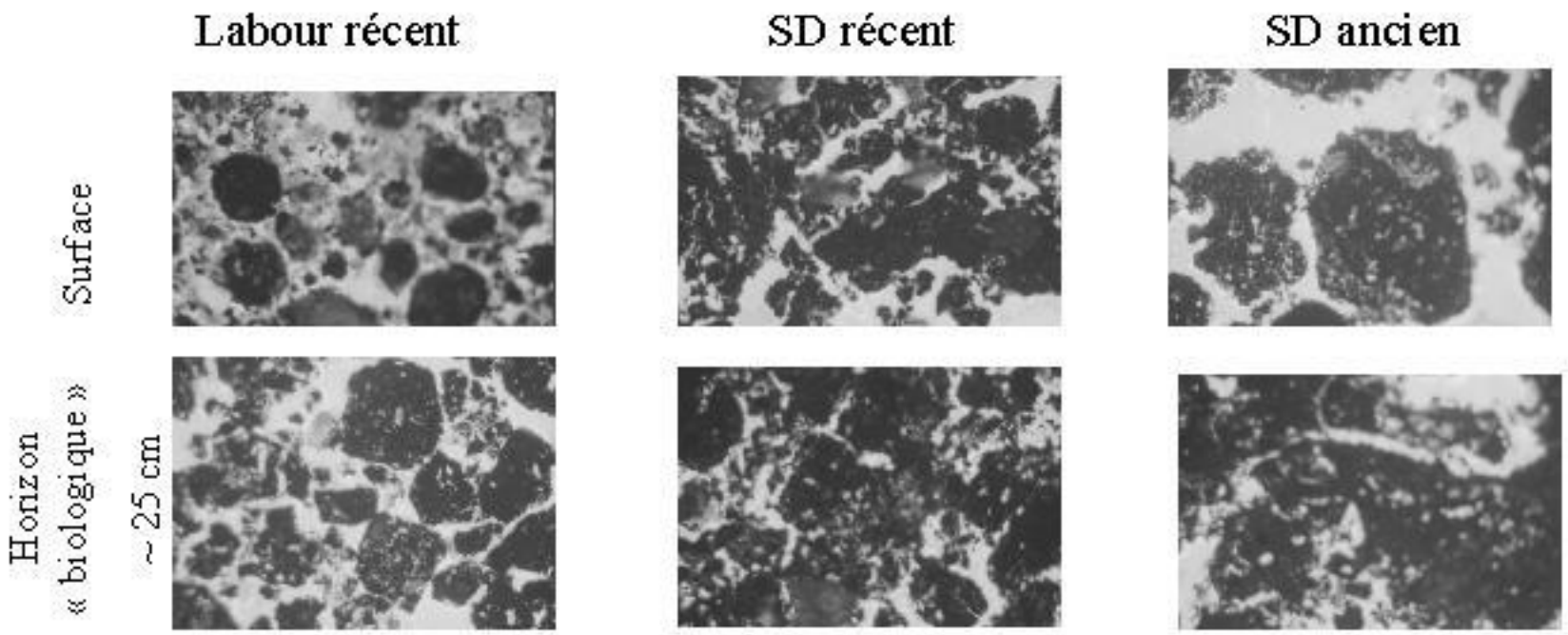
- 2D Stand-scale model
- Half Hourly time step
- Average Tree (Monospecific)
- Water budget
- Carbon Budget
- Carbon allocation

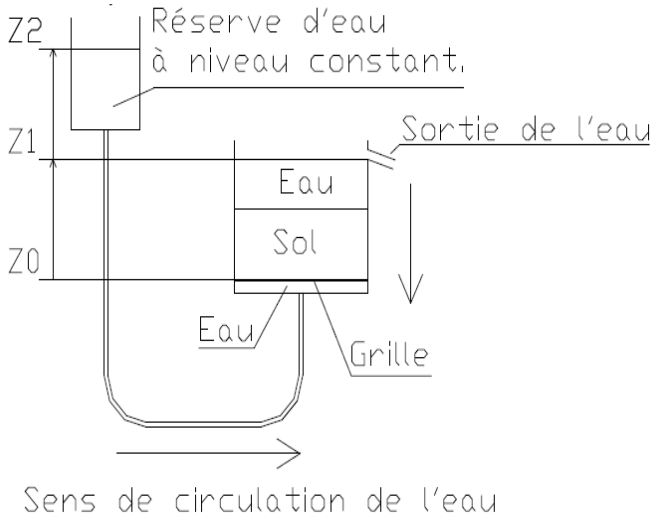
From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

Les bilans et transferts hydriques vus du sol



Le sol un milieu Poreux complexe





$$q = K\,\frac{\Delta H}{L}$$

Généralisation aux milieux non saturé

$$q = K\,\frac{\partial \psi}{\partial z}$$

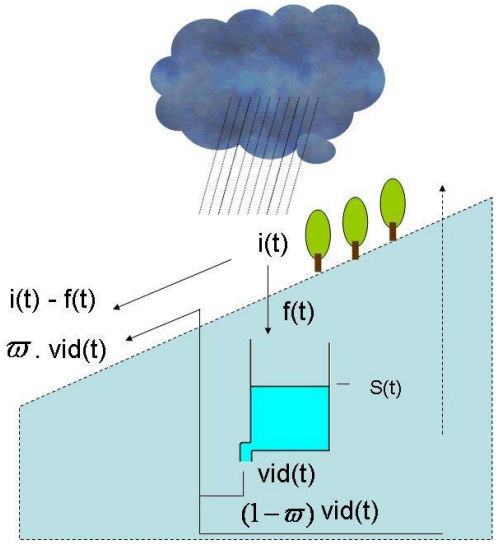
La modélisation des transferts

$$q = K\frac{\partial \psi}{\partial z}$$

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial q}{\partial z}$$

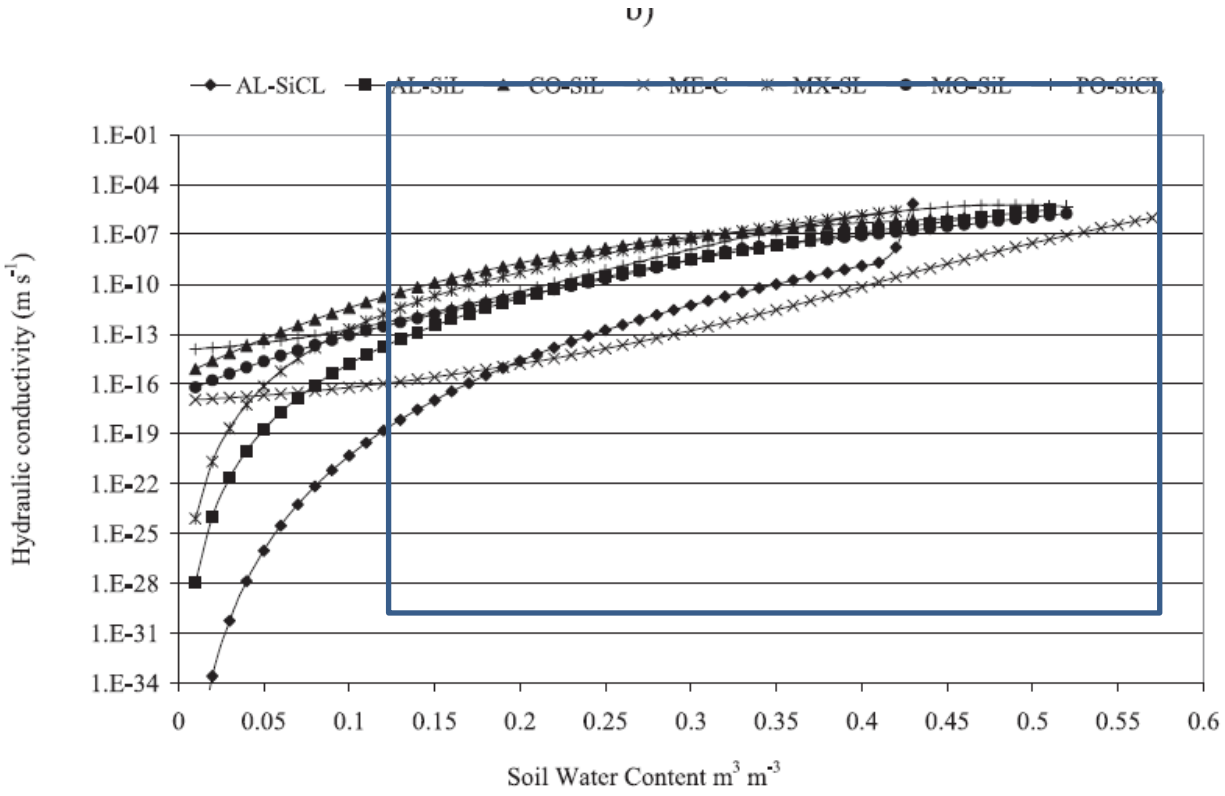
$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \times \left[K(\theta)\ \frac{\partial \psi}{\partial z}\right]$$

$$K(\theta)\ ;\ \psi\ (\theta)$$



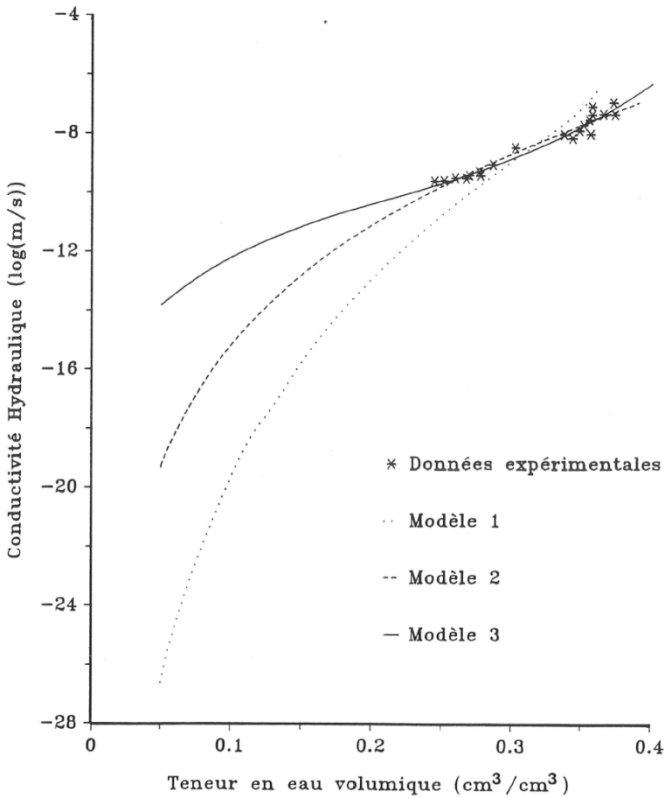
Taille du réservoir (
Paramétrage des
« fuites »

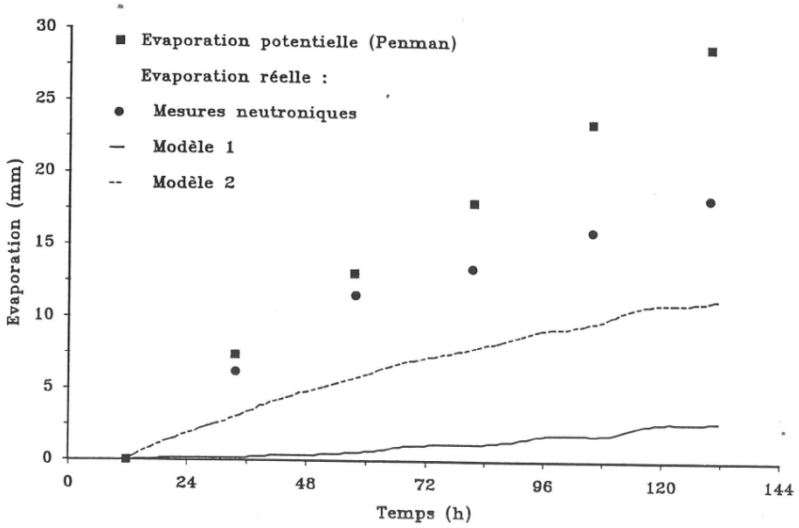
Le problème est dans la détermination des paramètres



Relations fortement non linéaires
Forte sensibilité
Variables dans l'espace
Variable dans le temps

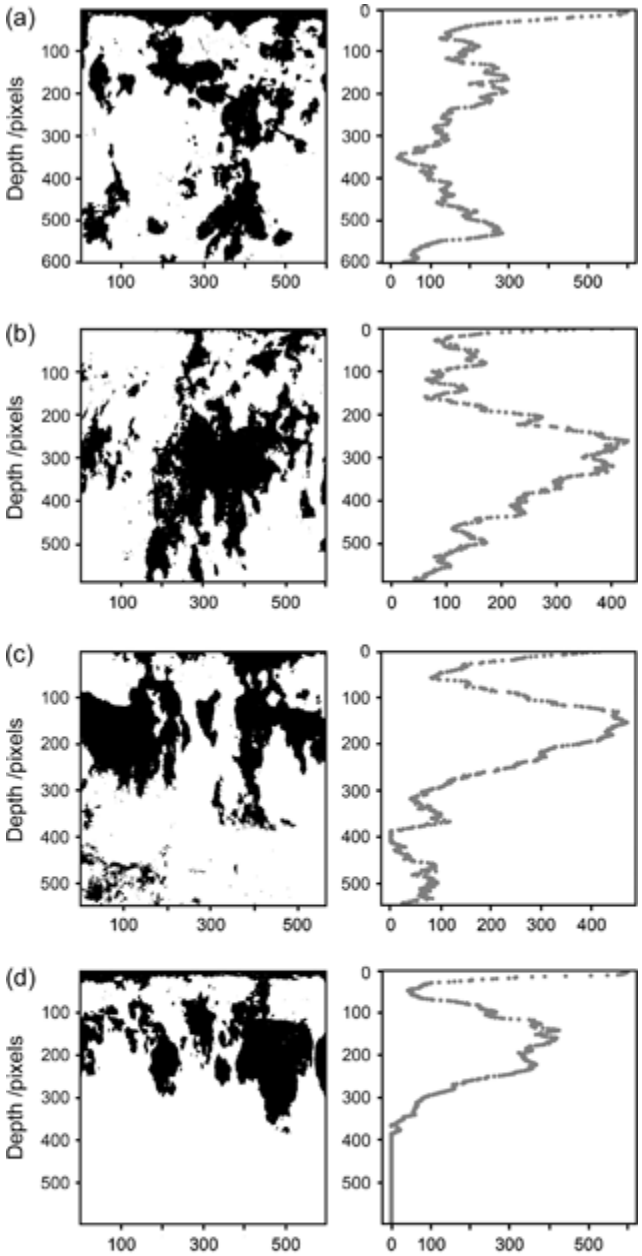
Le problème est dans la détermination des paramètres





Witono 1988

Les flux préférentiels

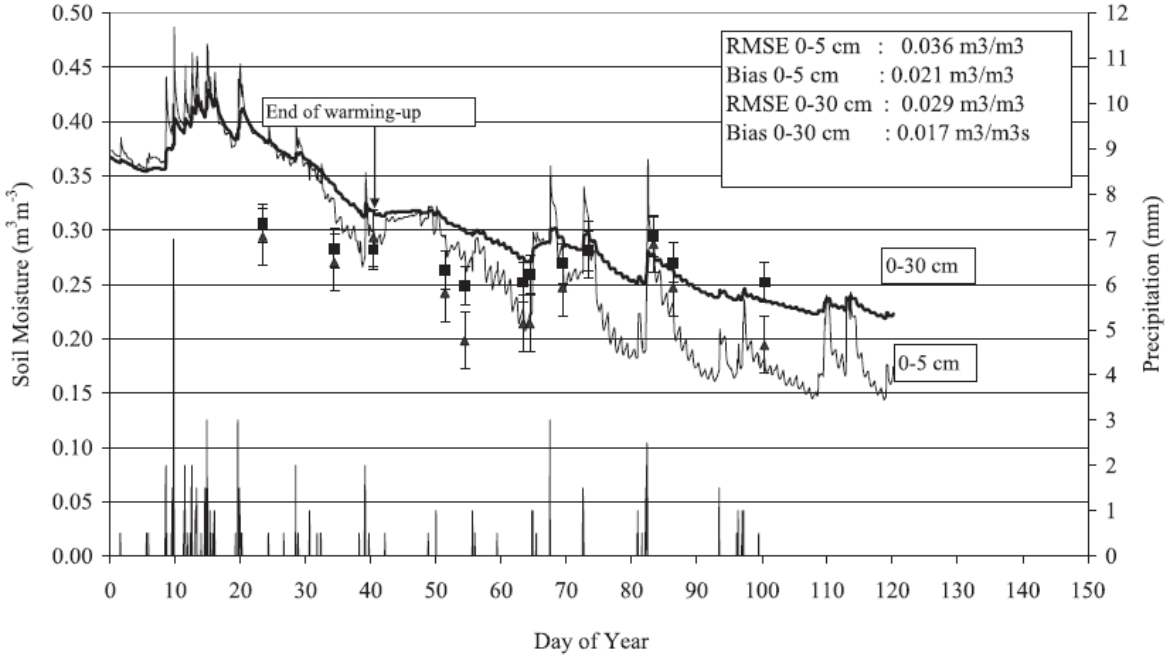


Que faire?

- **Des mesures, beaucoup de mesures**

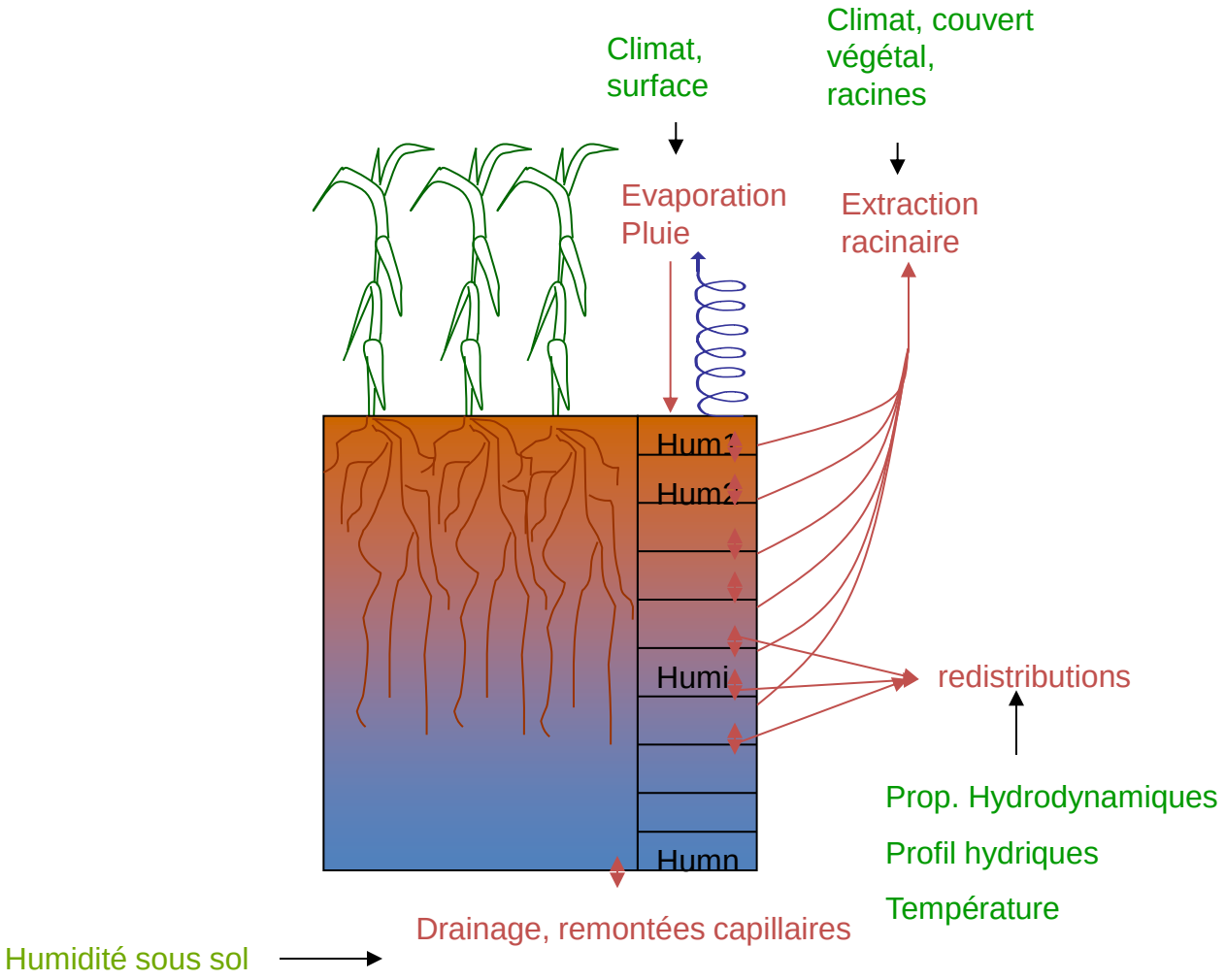
- **Utiliser des fonctions de pédotransferts**

  - Utiliser un proxi plus facilement mesurable (granulométrie, teneur en matière organiques, densité apparente du sol) ou plus souvent cartographier
  - Fonctions empiriques

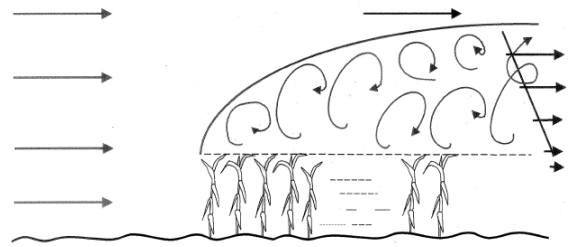


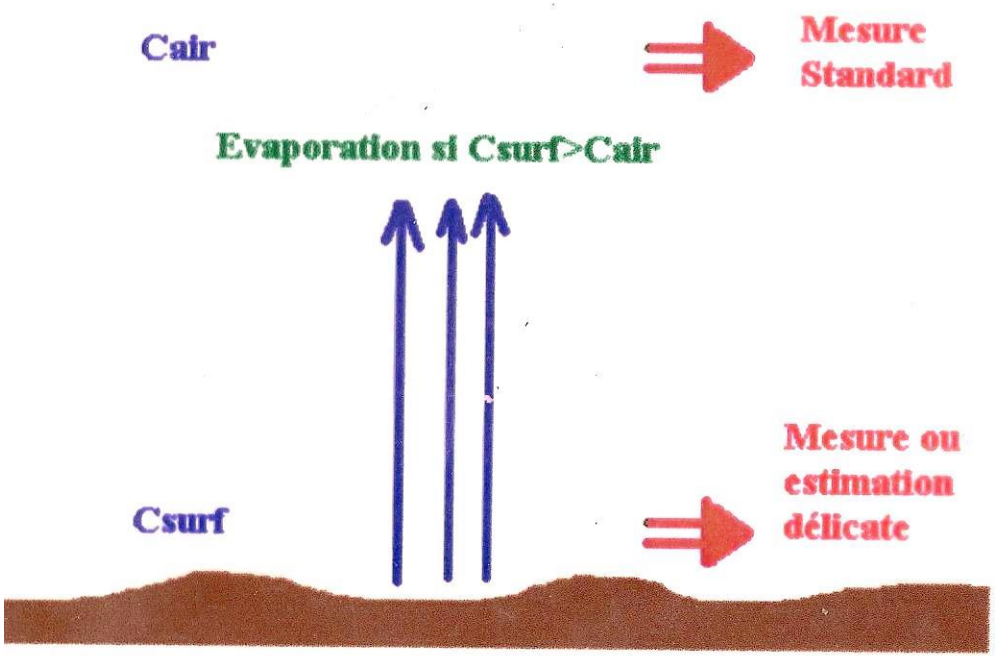
Chanzy et al. WRR 2008

Les bilans et transferts hydriques vus du sol



L'évaporation





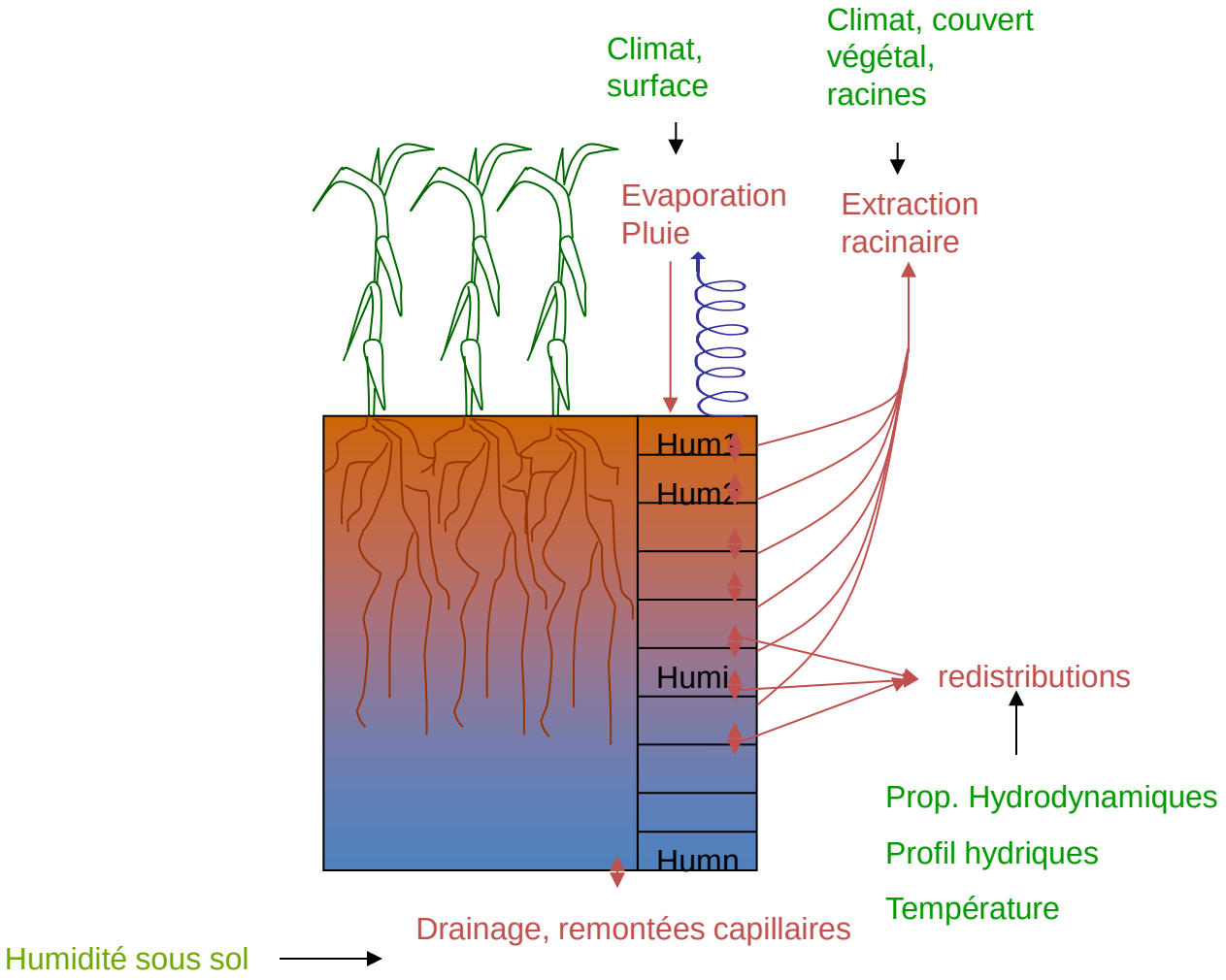
$$E = \frac{Csurf - Cair}{R_a}$$

$$Csurf = f(Tsurf, \psi\, surf)$$

$$Si\ surface\ humide\ Csurf = f(Tsurf) \Rightarrow Ep$$

$$E = kc(\theta)\ Ep$$

Les bilans et transferts hydriques vus du sol

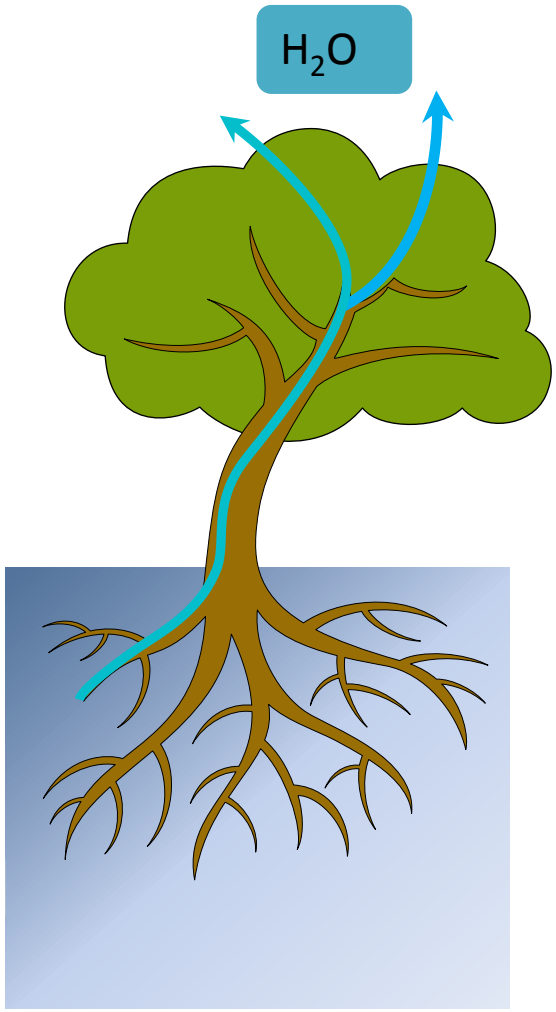


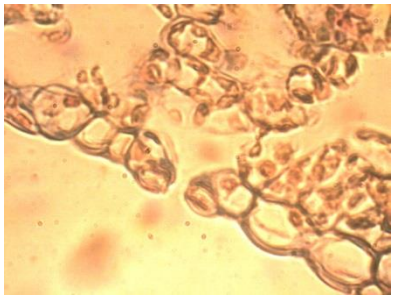
Le prélèvement racinaire

Ψ_{atm}

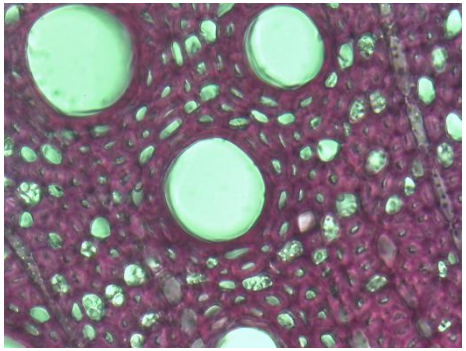
Ψ_{leaf}

Ψ_{soil}

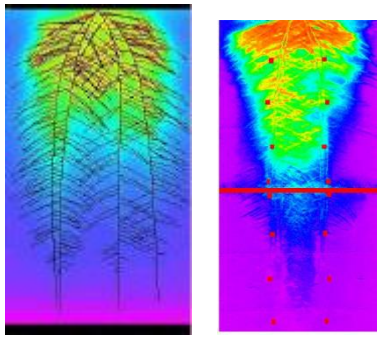




$$Tr = gs \times (\Psi_{leaf} - \Psi_{atm})$$

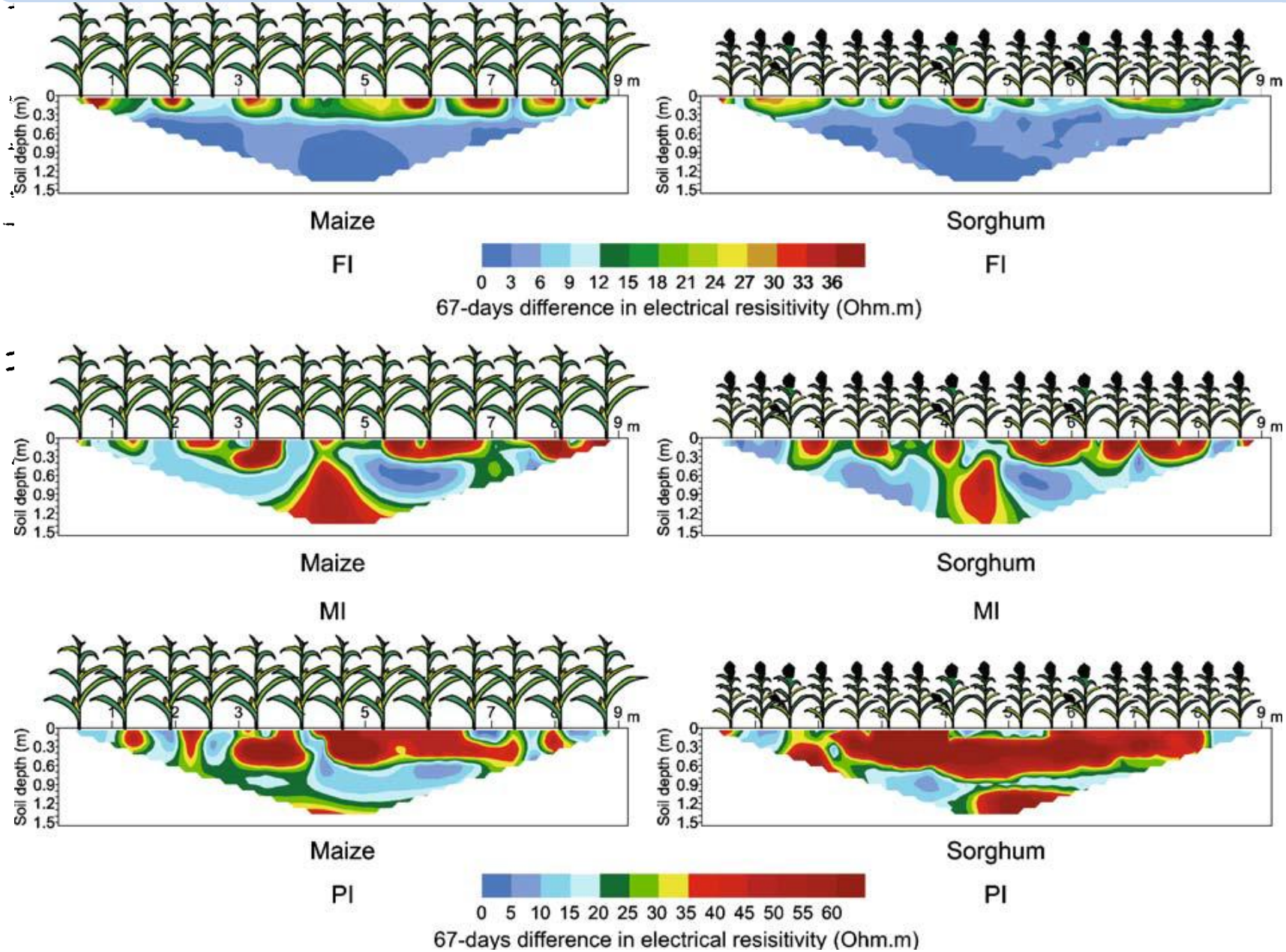


$$q_{tronc} = K_{arbre} \times (\Psi_{leaf} - \Psi_{root})$$



$$q = K_{root} \times (\Psi_{root} - \Psi_{soil})$$

Les systèmes racinaires



Stratégies de modélisation

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \times \left[K(\theta) \ \frac{\partial \psi}{\partial z} \right] + S$$

Contrôle par les racines

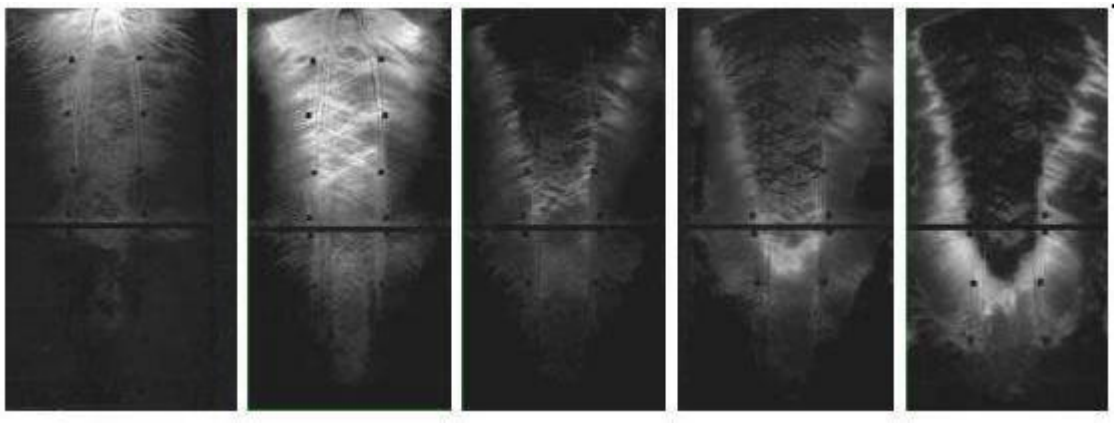
On détermine ψ_{plante} maximisant le l'extraction racinaire

$$S(z) = - K\,(\psi_{plante} - \psi_z)$$

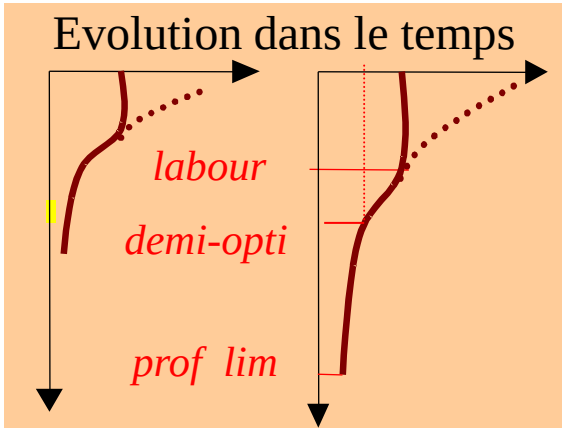
Contrôle par les stomates

On calcule Tr et on répercute l'extraction en fonction d'une fonction décrivant la répartition racinaire

$$S(z) = \alpha(\theta, z) \cdot g(z) \cdot T$$



Doussan 2004



Modélisation des flux d'eau et d'énergie dans le couvert

Schéma monocouche

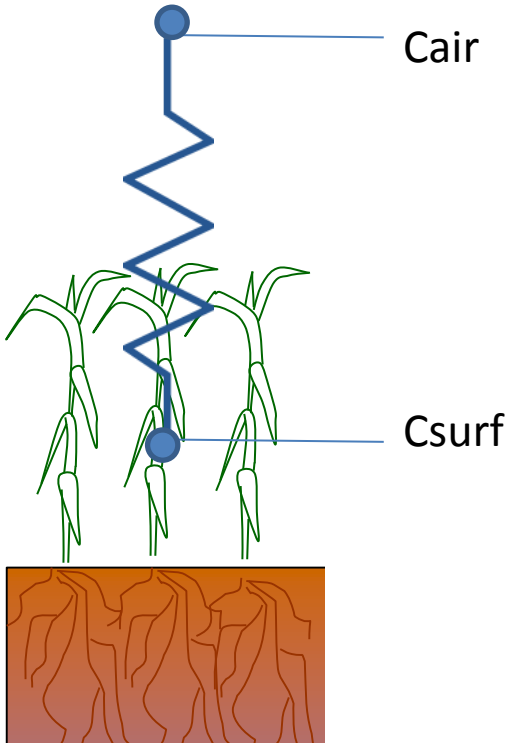
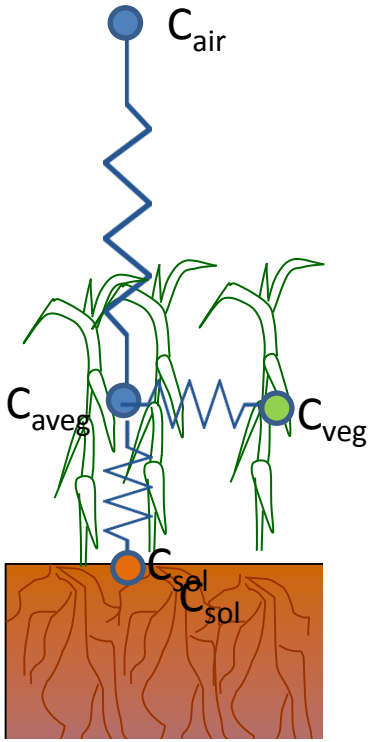
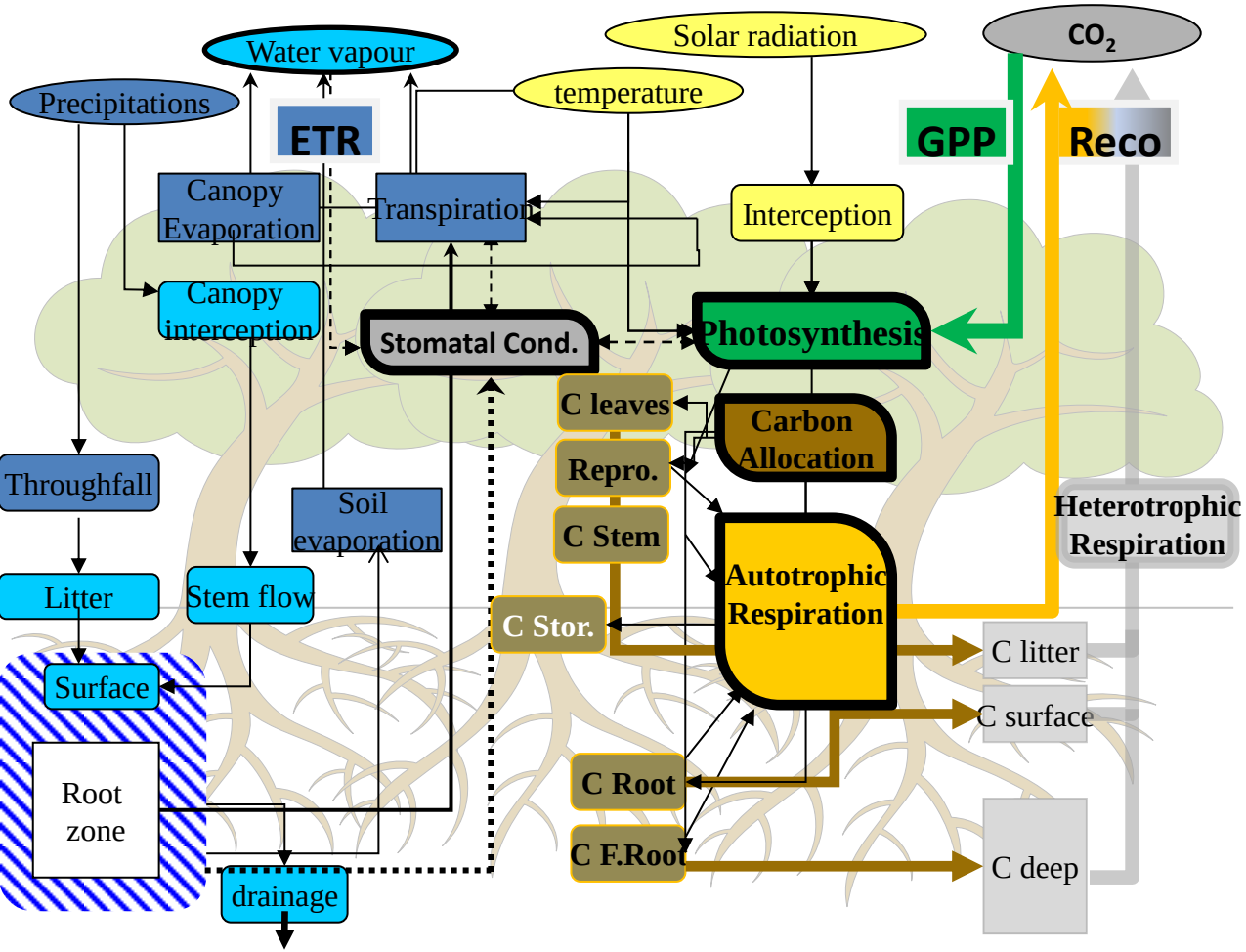


Schéma bicouche → …. Schéma Multi couche



$$Si\ surface\ humide\ et\ couvert\ non\ stressé \Rightarrow ETp$$

Modèle de processus écophysiologique



2D Stand-scale model

Half Hourly ro Daily time step

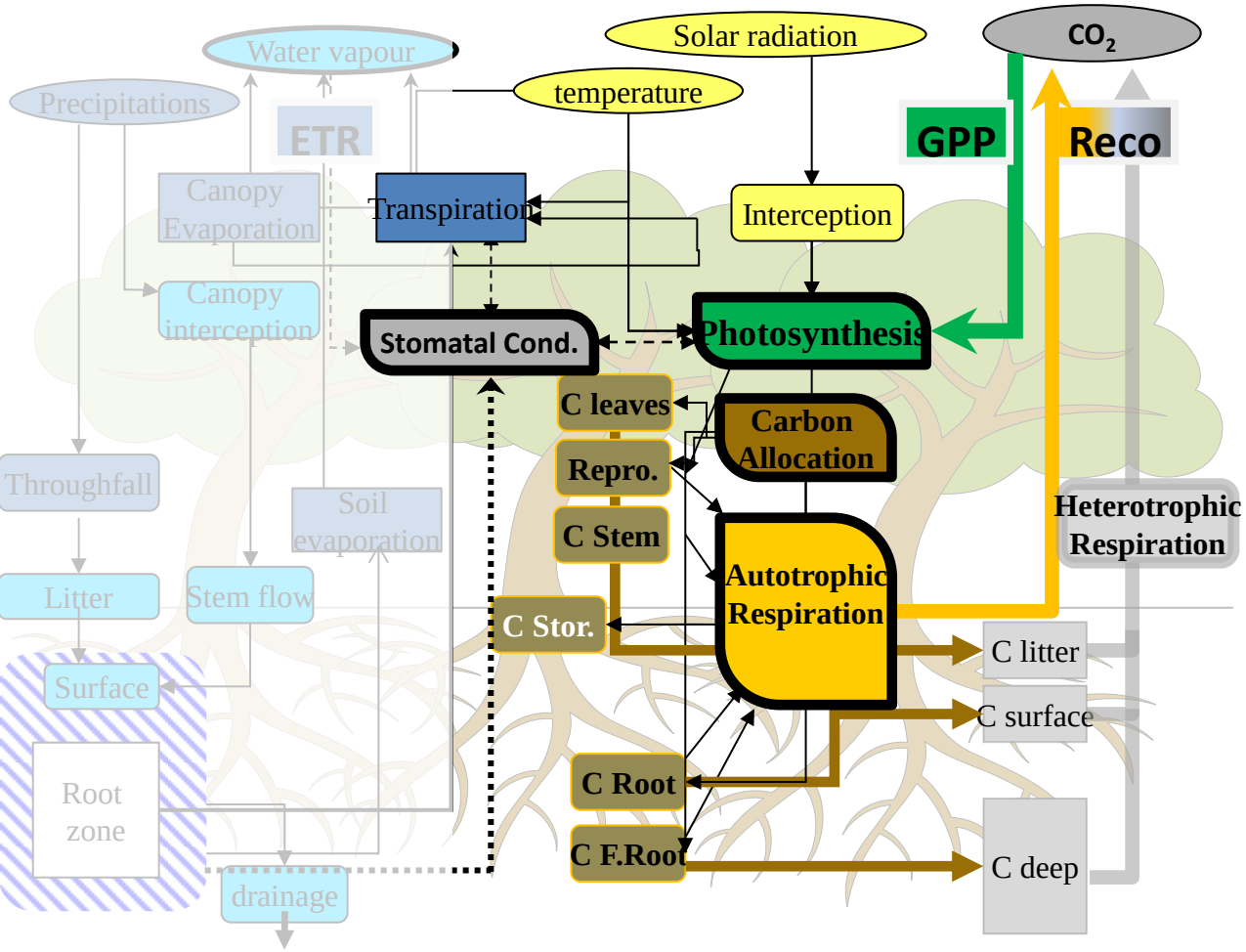
Average Tree (Monospecific)

Water budget

Carbon Budget

From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

Modélisation de la partie bilan de C



2D Stand-scale model

Half Hourly ro Daily time step

Average Tree (Monospecific)

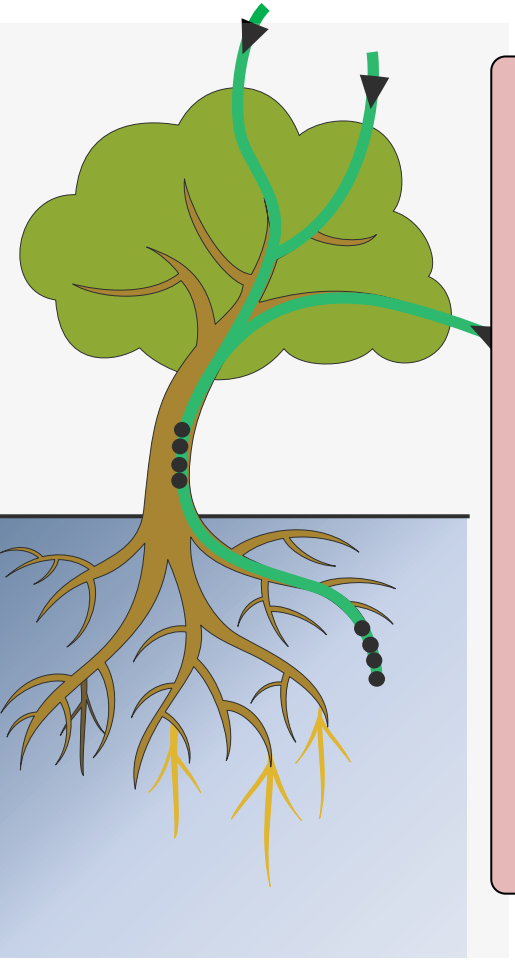
Water budget

Carbon Budget

From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

Représentation du bilan de C

NPP =Photosynthèse - Respiration



Réserves carbonées

- Feuillage
- Tissus ligneux aériens
- Tissus ligneux souterrains
- Racines fines (assimilatrices)

CO_2

Photosynthèse:

$P_B = f$ (PAR, T_a, HR, CO_2, N_{leaf}, RWC_{soil})

Respiration:

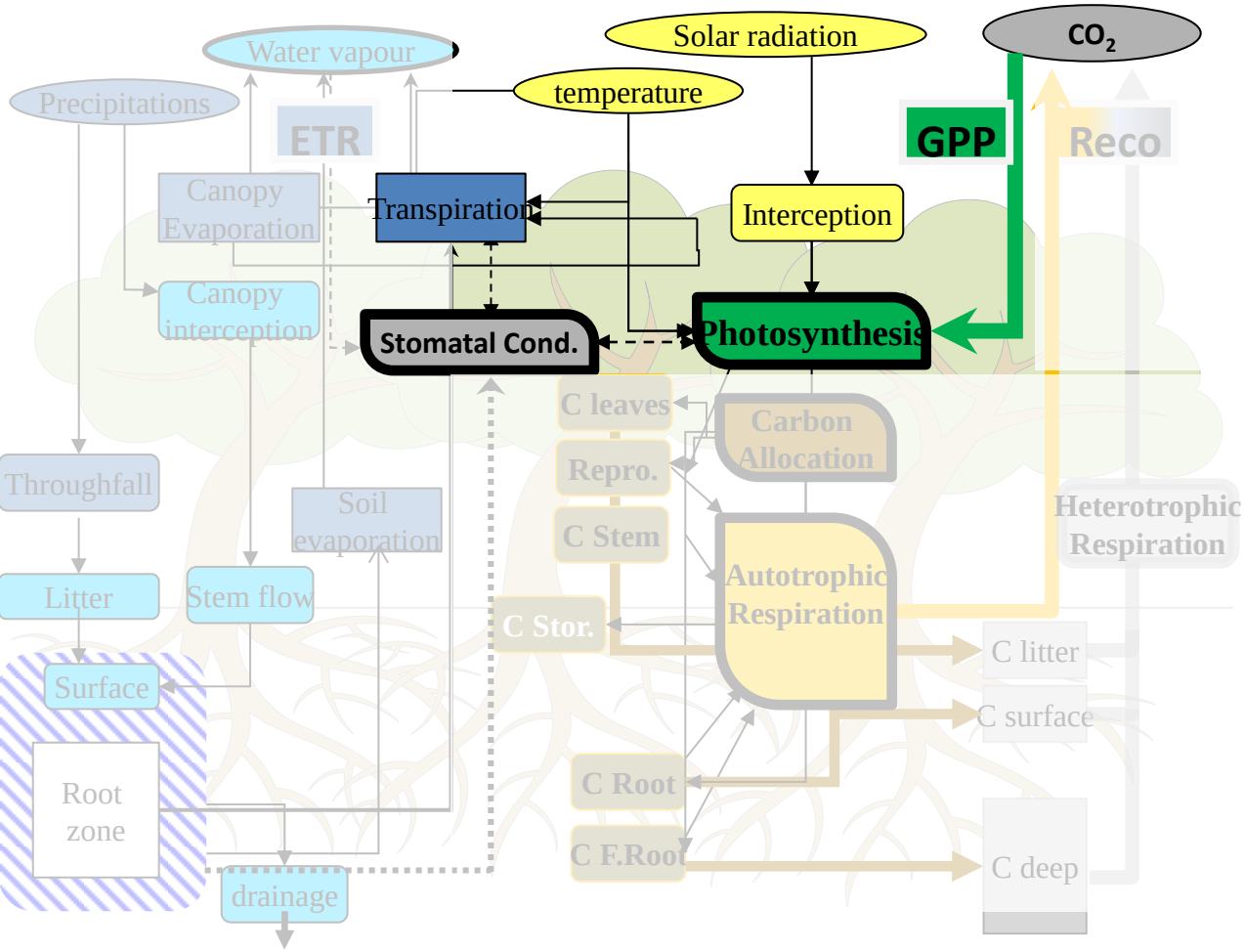
- Respiration de maintenance:

$R_m = f$ (T_a, $[N]_{organ}$)

- Respiration de croissance:

$R_c = f$ (Growth, bioch. compo.)

La photosynthèse : de l'organe à la canopée



- 2D Stand-scale model
- Half Hourly time step
- Average Tree (Monospecific)
- Water budget
- Carbon Budget
- Carbon allocation

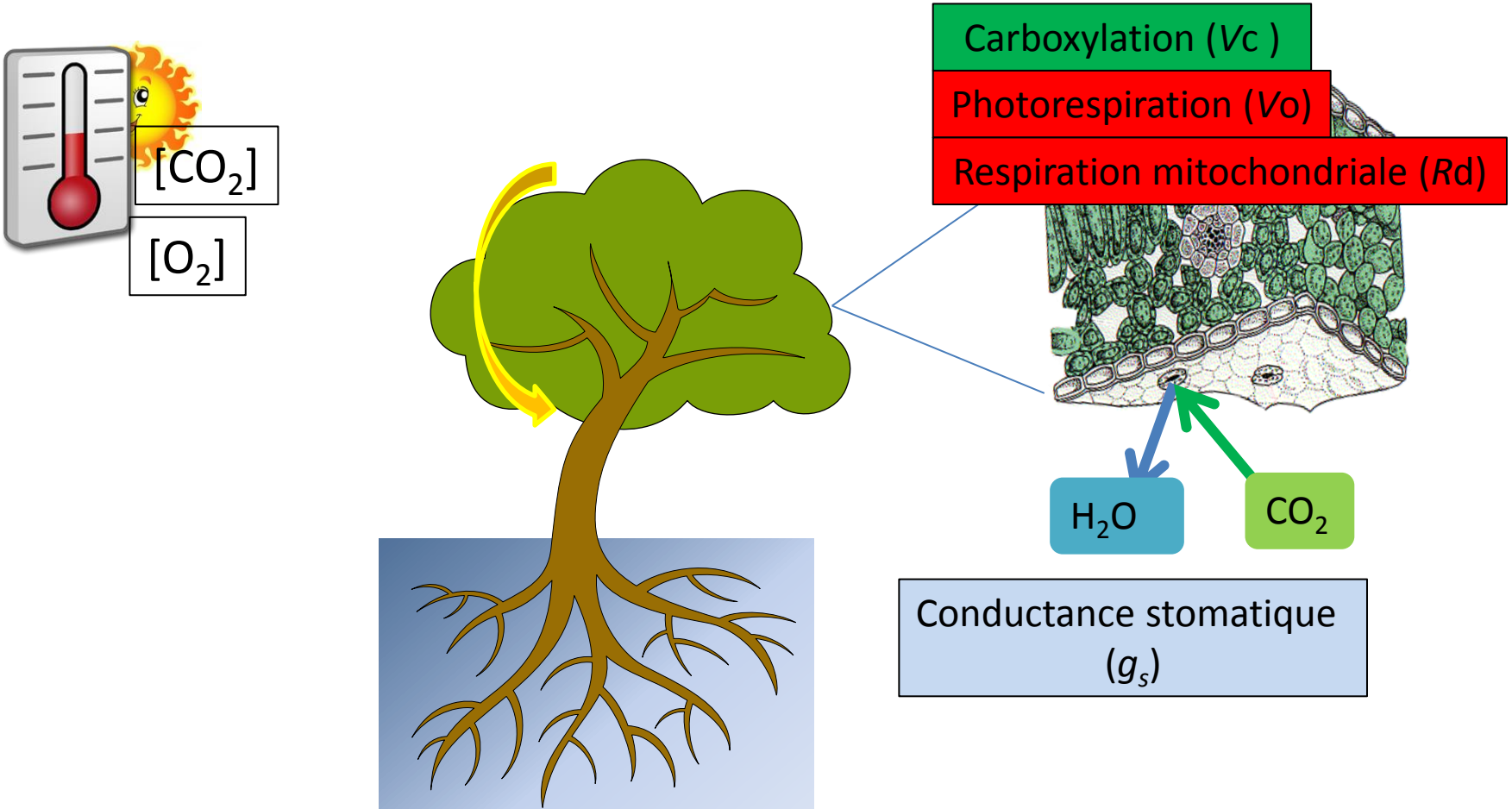
From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

La photosynthèse : de l'organe à la canopée

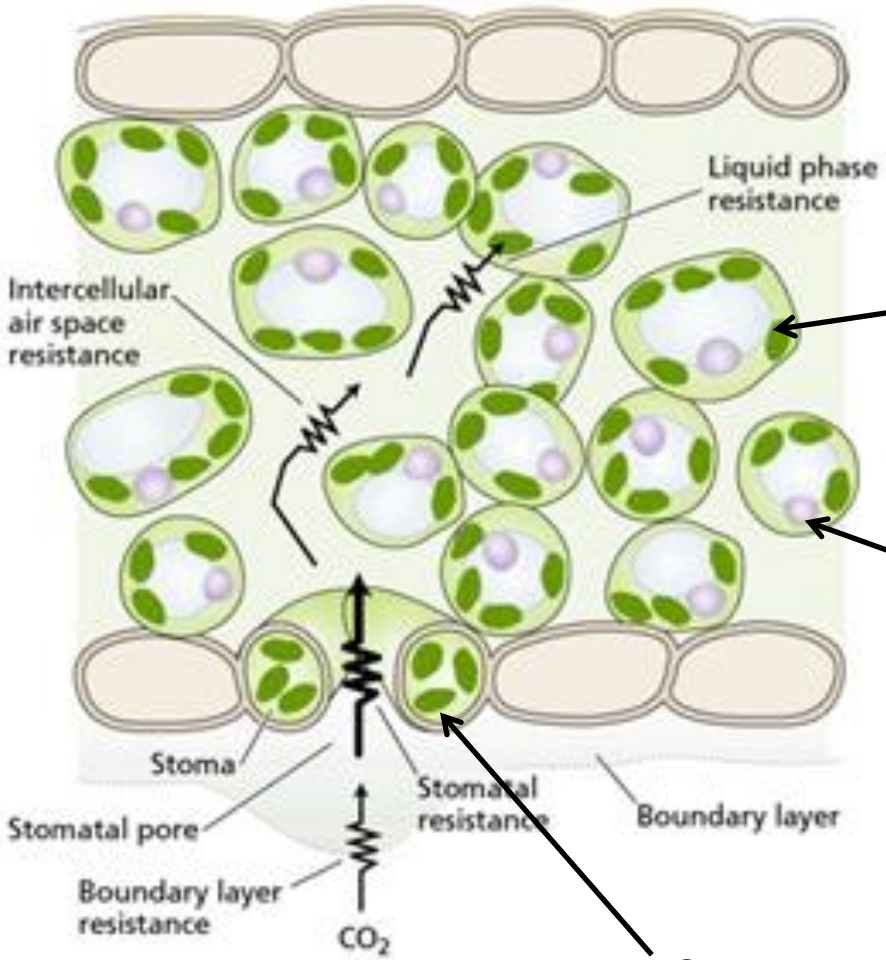
Représentation de la photosynthèse (*A*).

La **photosynthèse nette** est :

- Modélisée **à l'échelle de l'organe** (la feuille) par 4 processus couplés (*V*c, *V*o, *R*d, g_s)
- Contrôlée par 4 grandeurs physiques (Temp., Ray., teneur en 0_2, et CO_2)
- Intégrée dans la canopée…



La photosynthèse : de l'organe à la canopée



Chloroplaste :
site de la photosynthèse
>Carboxylation
>Oxygénation

Mitochondrie:
Site de la respiration
(production d'énergie)

Stomate

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques

Une représentation classique et complète :
le modèle de Farquhar – Von Caemmerer – Berry (Farquhar et al 1980)

Photosynthèse nette
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Respiration
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Activité de maintenance du métabolisme (mitochondrie)

$$A = Vc - 0.5 \cdot Vo - Rd$$

Carboxylation
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

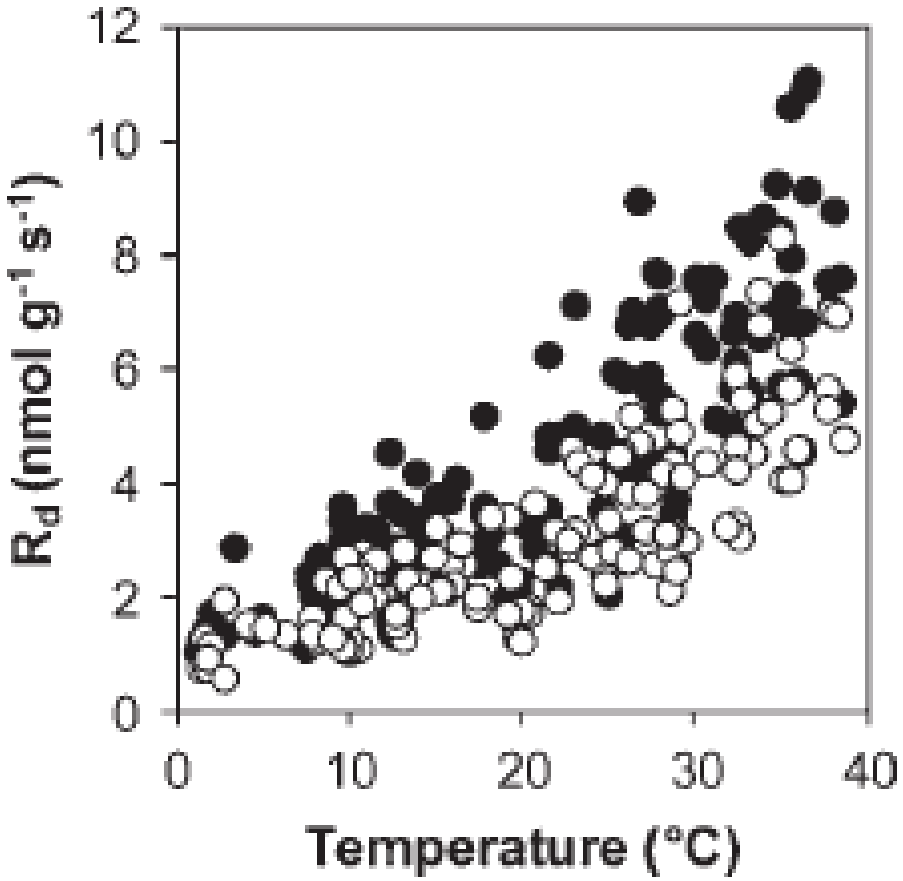
Fixation du CO_2 au RuBP par la RUBISO

Photorespiration
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Respiration causée par la fixation d'O_2 Par la RUBISCO

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *R*d

$$Rd = R_{\text{base}} \,.\, Q10^{(T - T_{\text{base}})/10}$$



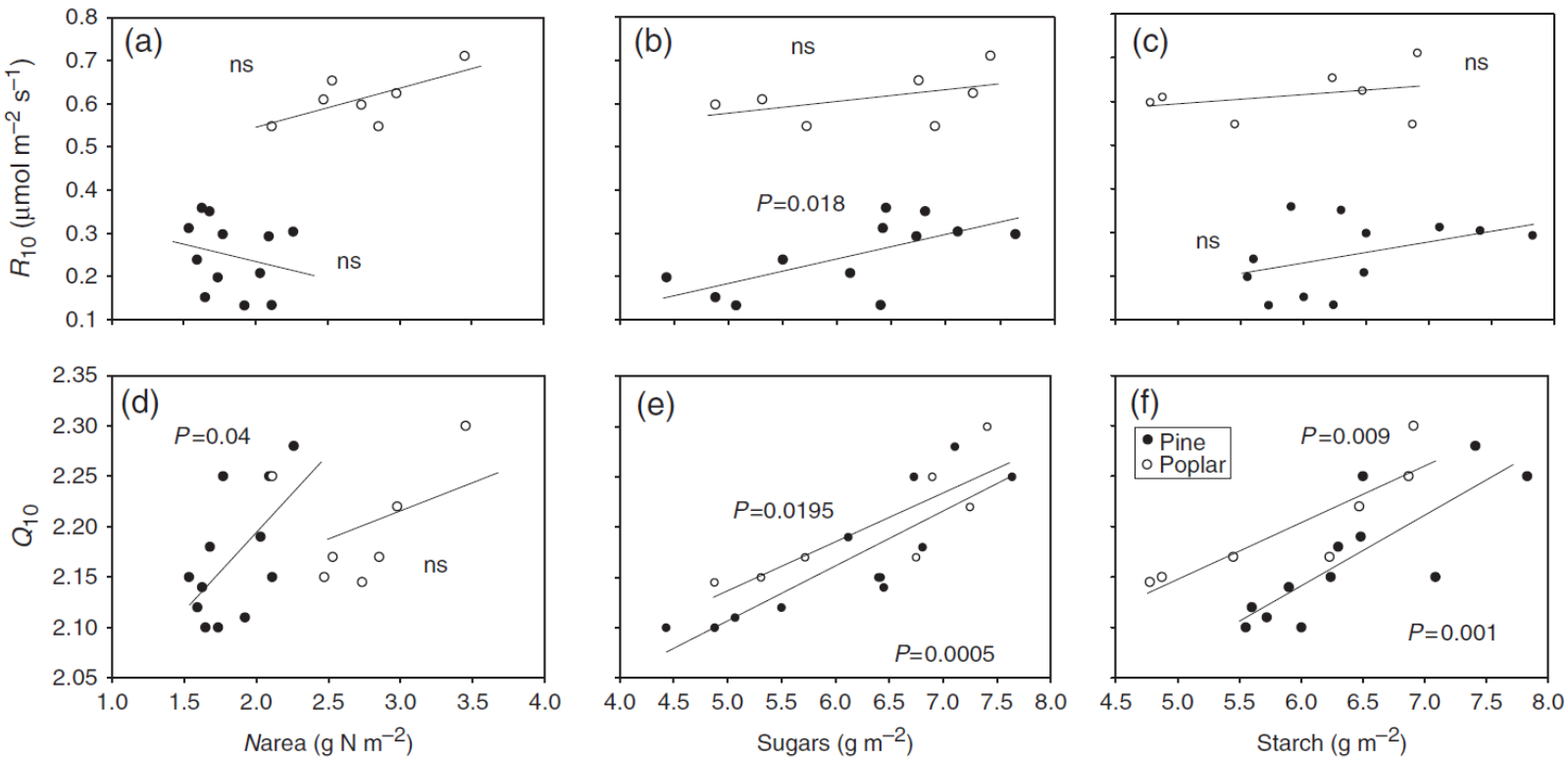
*R*d varie instantanément avec la température

Rodriguez-calcerrada et al 2012 TreePhys

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *R*d

$$Rd = Rbase \,.\, Q10^{(T-Tbase)/10}$$

Q10 et R_{base} sont des paramètres dépendants de l'espèce, de la composition biochimique des tissues



Ow et al 2010 Global change biology

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques

Une représentation classique et complète :
le modèle de Farquhar – Von Caemmerer – Berry (Farquhar et al 1980)

Photosynthèse nette
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Respiration
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Activité de maintenance du métabolisme (mitochondrie)

$$A = \boxed{Vc - 0.5 \cdot Vo} - Rd$$

Carboxylation
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Fixation du CO_2 au RuBP par la RUBISCO

Photorespiration
(µmol $CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)

Libération de CO2 causée par la fixation d'O_2 par la RUBISCO

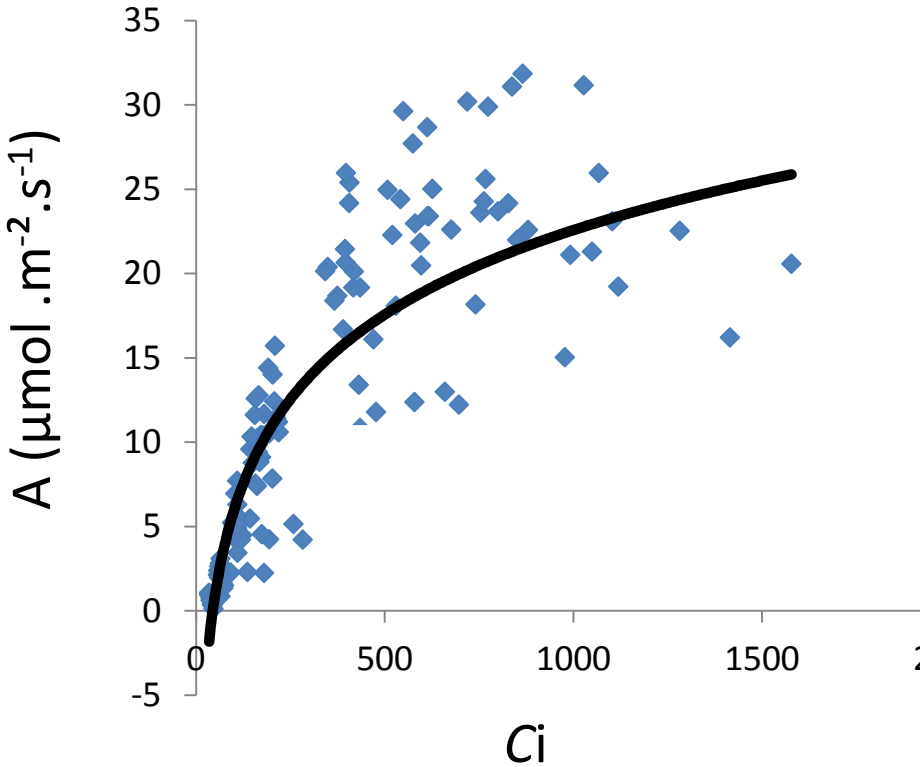
Les deux termes sont résolus ensembles traduisant les différences d'affinité de la RUBISCO pour le CO_2 et l'O_2

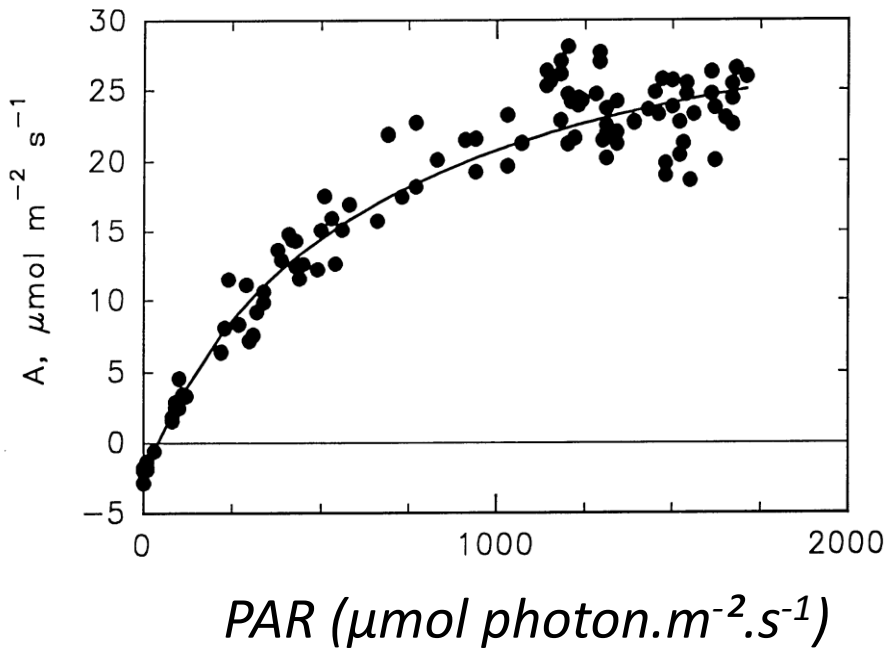
La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *la carboxylation*

$$A = min\{Wc, Wj\} - Rd$$

Limitation par le [CO_2]
(au site de la photosynthèse)

Limitation par l'énergie (transport d'e$^-$) :
Apport en rayonnement





La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *la carboxylation*

$$A = min\{Wc, Wj\} - Rd$$

Limitation par la [CO_2]
(au site de la photosynthèse)

Limitation par l'énergie (transport d'e^-) :
Apport en rayonnement

$$A = Vcmax \cdot \frac{(Ci - \Gamma^*)}{Ci + Kc(1 + \frac{Oi}{Ko})} - Rd$$

$$A = J \cdot \frac{(Ci - \Gamma^*)}{4Ci + 8\Gamma^*} - Rd$$

$$J = \frac{\alpha \cdot I}{\sqrt{1 + \frac{\alpha^2 I^2}{J_{max}{}^2}}}$$

Paramètres
- *V*cmax, *J*max : taux maximum de carboxylation ou capacités photosynthétique (*µmol.m⁻².s⁻¹*)
- Γ^* : points de compensation (mol.mol^{-1})
- Kc, Ko: Constante de Michaelis-Menten (mol.mol^{-1})
- α : Rendement quantique (mol e^-/mol photon)

Variables
- O_i, C_i : teneur interne en O_2 et CO_2 (mol.mol^{-1})
- *I*: Rayonnement incident : *PAR µmol.m⁻².s⁻¹*

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *la carboxylation*

$$A = min\{Wc, Wj\} - Rd$$

Limitation par la [CO_2]
(au site de la photosynthèse)

Limitation par l'énergie (transport d'e$^-$) :
Apport en rayonnement

$$A = Vcmax \cdot \frac{(Ci - \Gamma^*)}{Ci + Kc(1 + \frac{Oi}{Ko})} - Rd$$

$$A = J \cdot \frac{(Ci - \Gamma^*)}{4Ci + 8\Gamma^*} - Rd$$

$$J = \frac{\alpha \cdot I}{\sqrt{1 + \frac{\alpha^2 I^2}{J_{max}^2}}}$$

Paramètres
- *V*cmax, *J*max : taux maximum de carboxylation ou capacités photosynthétique (*µmol.m*$^{-2}$*.s*$^{-1}$)
- Γ^* : points de compensation (mol.mol^{-1})
- Kc, Ko: Constante de Michaelis-Menten (mol.mol^{-1})
- α : Rendement quantique

Variables
- O_i, C_i : teneur interne en O_2 et CO_2 (mol.mol^{-1})
- *I*: Rayonnement incident : *PAR µmol.m*$^{-2}$*.s*$^{-1}$

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *la carboxylation*

L'ensemble des paramètres ont une dépendance instantanée à la température

Les capacités photosynthétiques dépendent aussi de la teneur en azote des feuilles

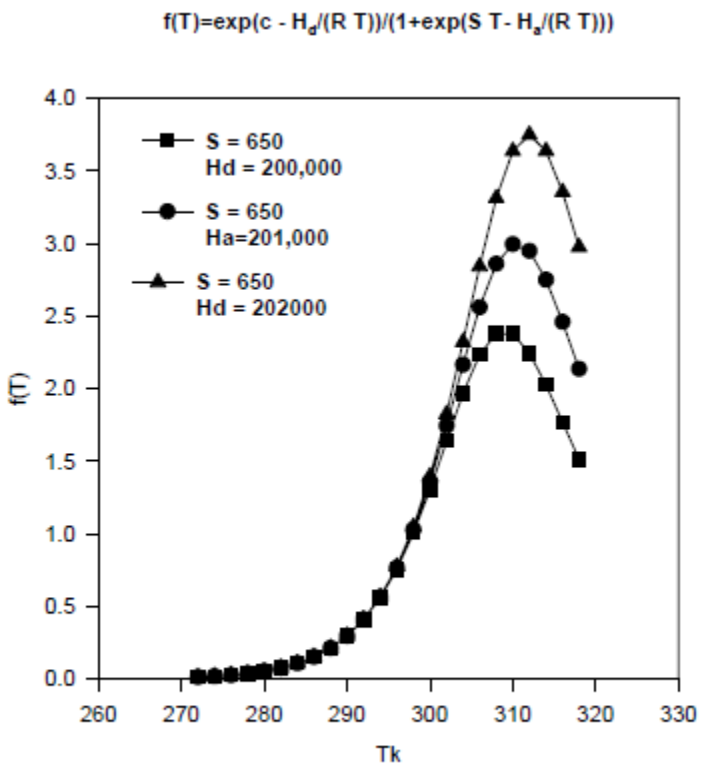


Figure 2 Functional relation between the Boltzman distribution for photosynthesis and temperature

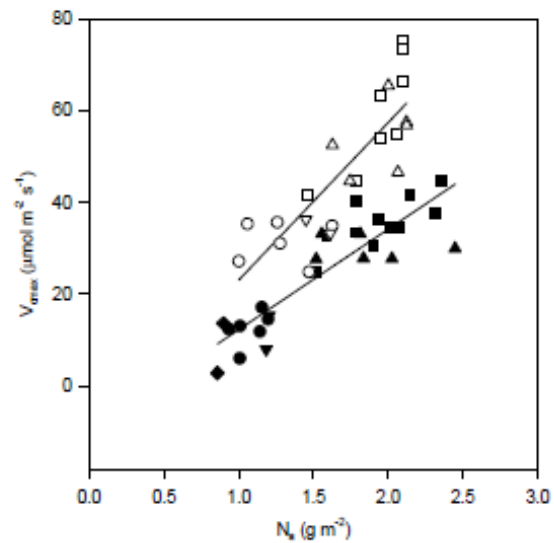


Figure 3 Relation between Vcmax and leaf N on a mass per unit area basis. Wilson et al (2000) and represent data from oak, maple and sweet gum.

Traduit lien entre teneur en N et Quantité d'enzyme RUBISCO

La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *la carboxylation*

$$A = min\{Wc, Wj\} - Rd$$

Limitation par le [CO_2]
(au site de la photosynthèse)

Limitation par l'énergie (transport d'e$^-$) :
Apport en rayonnement

$$A = Vcmax \cdot \frac{(Ci - \Gamma^*)}{Ci + Kc(1 + \frac{Oi}{Ko})} - Rd$$

$$A = J \cdot \frac{(Ci - \Gamma^*)}{4Ci + 8\Gamma^*} - Rd$$

$$J = \frac{\alpha \cdot I}{\sqrt{1 + \frac{\alpha^2 I^2}{J_{max}^2}}}$$

Paramètres
- *V*cmax, *J*max : taux maximum de carboxylation ou capacités photosynthétique (*µmol.m^{-2}.s^{-1}*)
- Γ^* : points de compensation (mol.mol^{-1})
- Kc, Ko: Constante de Michaelis-Menten (mol.mol^{-1})
- α : Rendement quantique

Variables
- O_i, C_i : teneur interne en O_2 et CO_2 (mol.mol^{-1})
- *I*: Rayonnement incident : *PAR µmol.m^{-2}.s^{-1}*

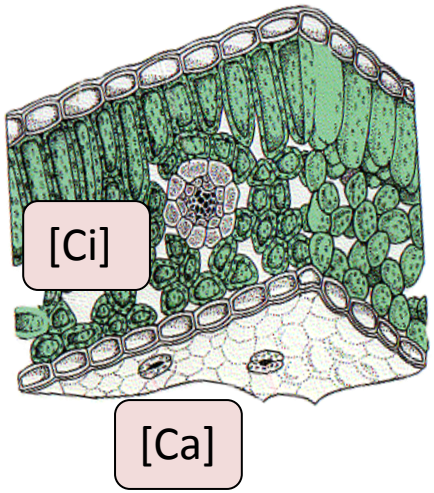
La photosynthèse au niveau de l'organe : Processus métaboliques : *la carboxylation*

$$A = min\{Wc, Wj\} - Rd$$

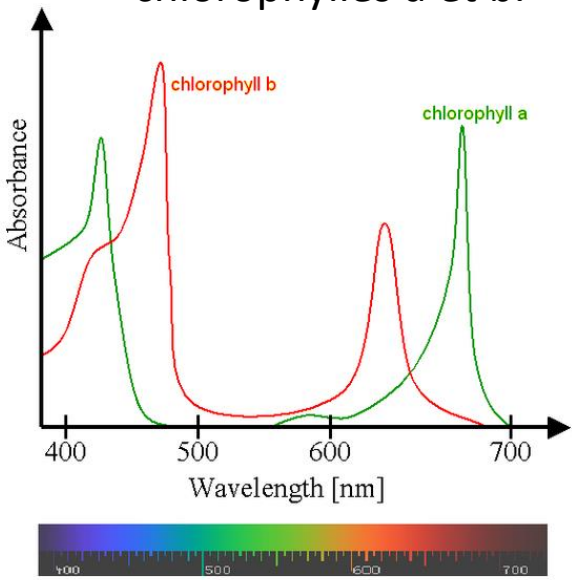
Limitation par le [CO_2]
(au site de la photosynthèse)

Limitation par l'énergie :
Apport en rayonnement

Ci ([CO_2] interne *ppm*)

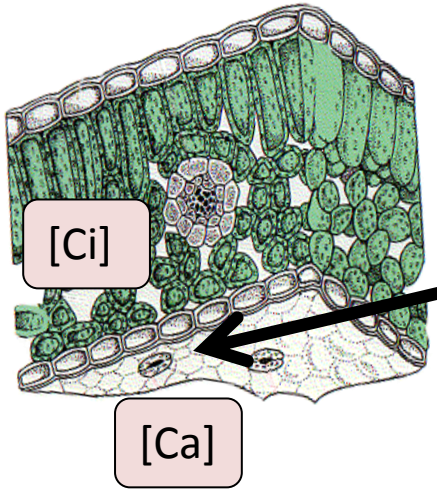


PAR: rayonnement photosynthetiquement actif
Spectres d'absorption des chlorophylles a et b.



La photosynthèse au niveau de l'organe : Couplage avec la conductance stomatique

*C*i ([CO_2] interne *ppm*)

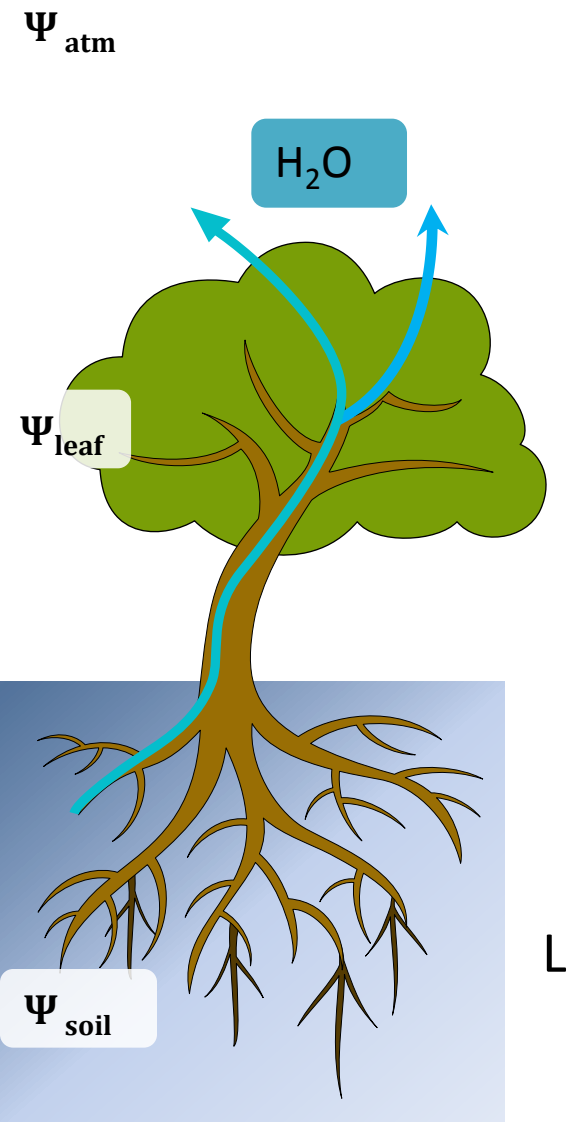


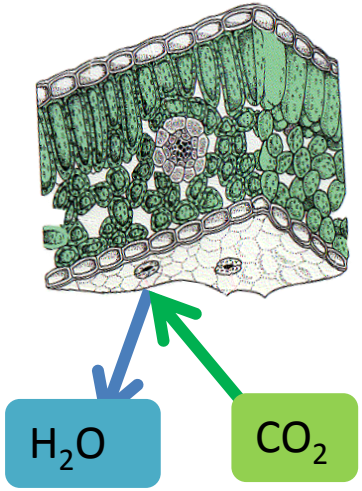
Loi de diffusion

$$A = gs \times (Ca - Ci)$$

Conductance stomatique

La photosynthèse au niveau de l'organe : La conductance stomatique





gs est à l'origine de la régulation des échanges d'eau et de CO_2:

$$Tr = gs \times (\Psi_{leaf} - \Psi_{atm})$$

$$A = gs \times (Ca - Ci)$$

*g*s est sous le contrôle de nombreux facteur environnementaux :

Lumière, Température, Humidité, [CO_2], déficit hydrique
De nombreuses représentations:
Ball –W-Berry, Jarvis, Buckley, Tuzet, Medlyn, Tardieu etc…

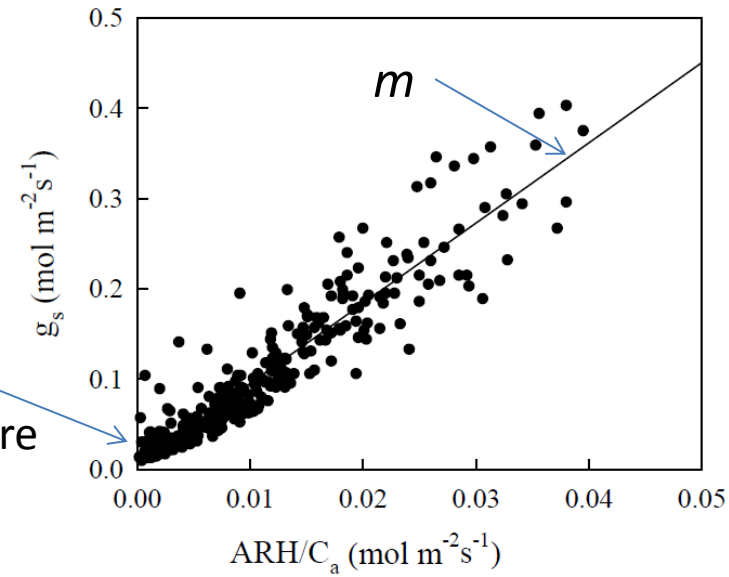
La photosynthèse au niveau de l'organe : La conductance stomatique

IV.5.221

A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis Under Different Environmental Conditions.

J. Timothy Ball, Ian E. Woodrow, and Joseph A. Berry
Department of Plant Biology, Carnegie Institution of Washington,
290 Panama St., Stanford, CA 94305. (CIW-DPB) Pub. No. 953)

$$gs = g0 + \boldsymbol{m} \times \frac{A \times RH}{Cs}$$

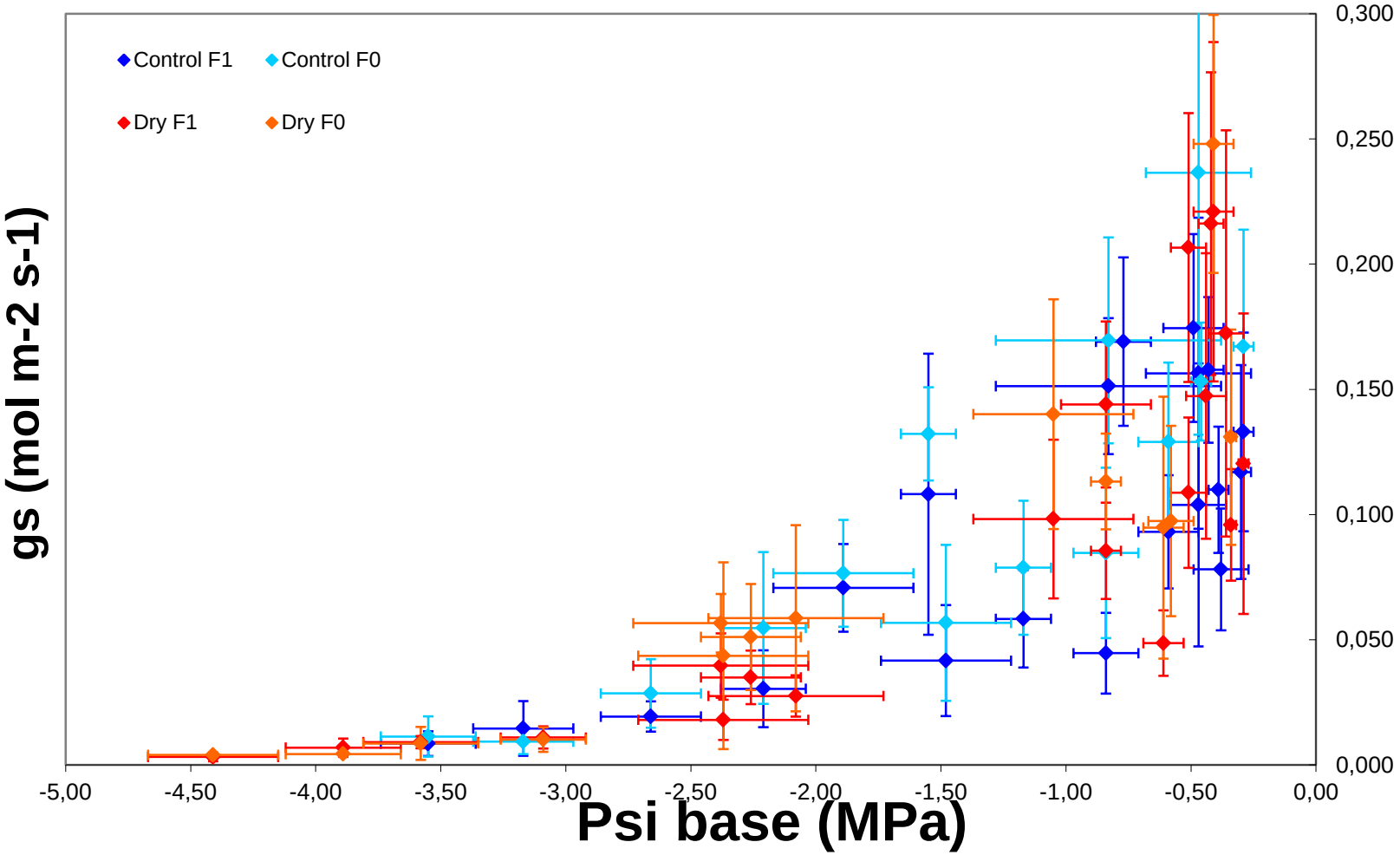


g_0:
conductance cuticulaire

slide from Dennis Baldocchi Lecture 30

La photosynthèse au niveau de l'organe : La conductance stomatique

Effet du stress hydrique

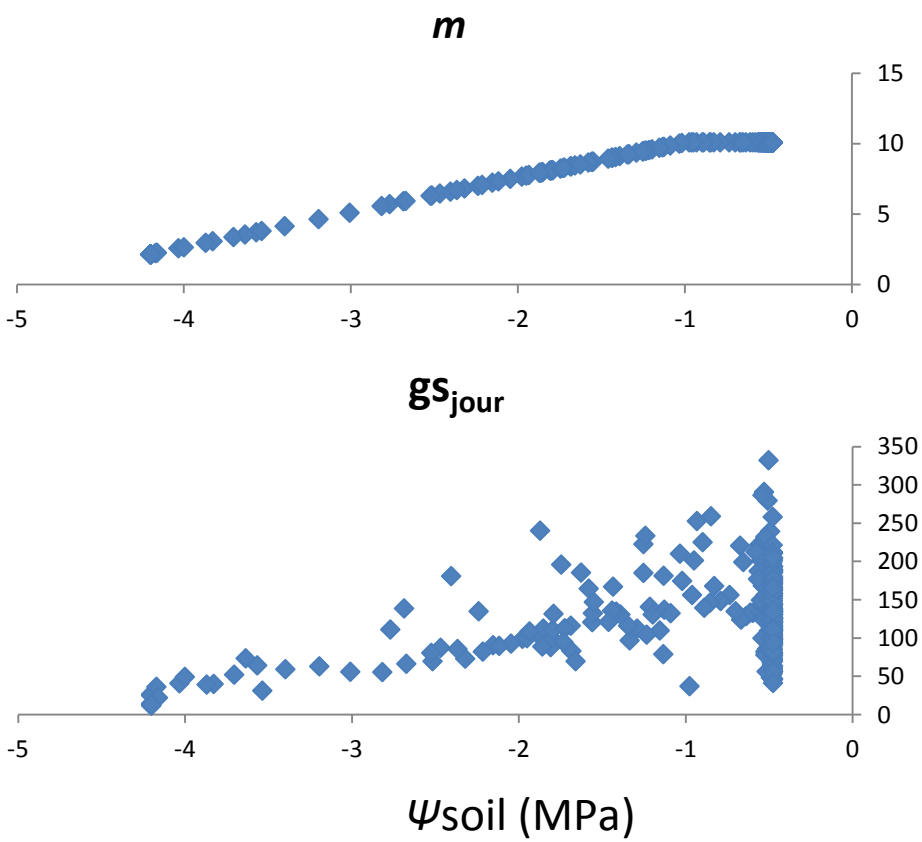


DATA : Limousin et al 2010

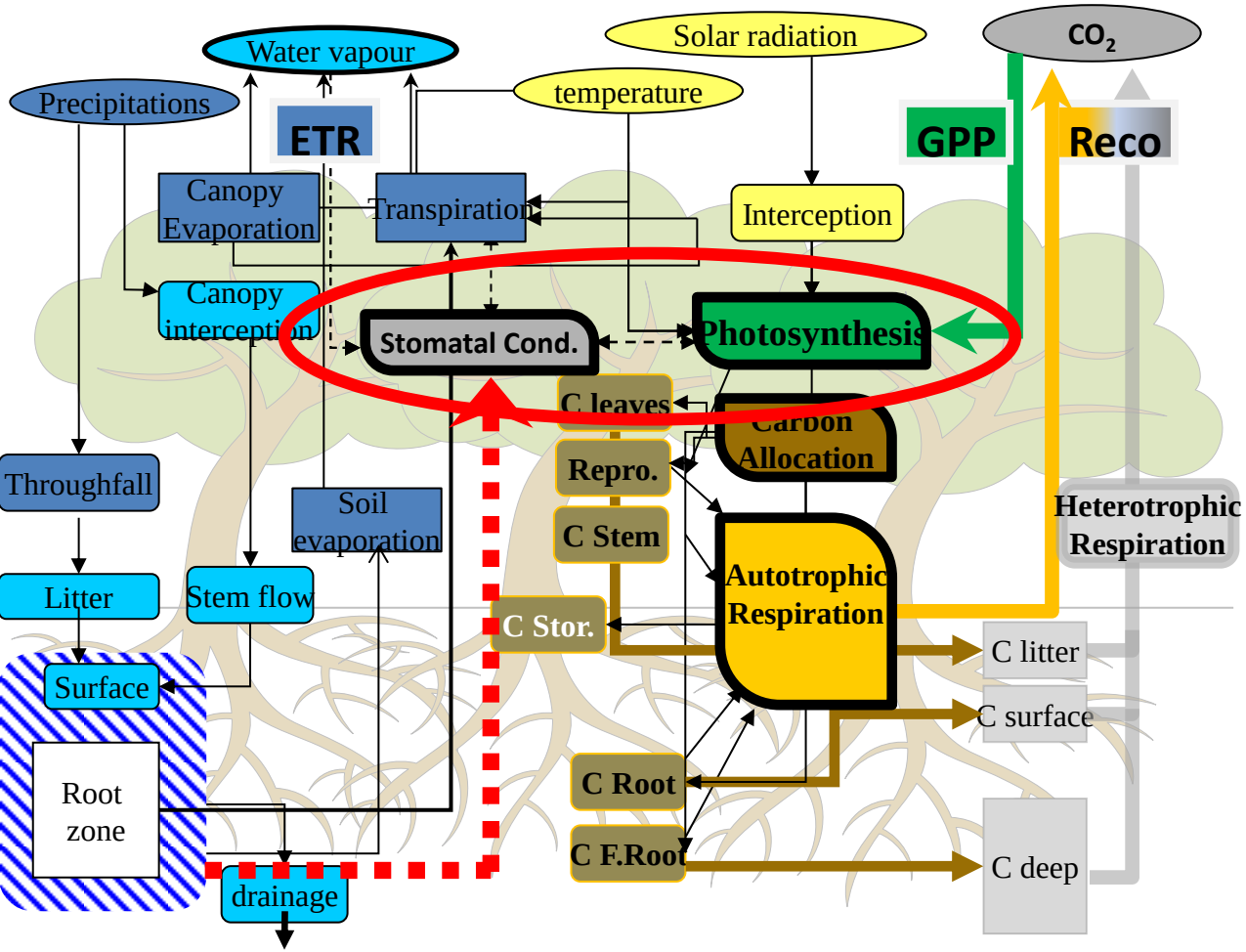
La photosynthèse au niveau de l'organe : La conductance stomatique

In most models drought is considered through
a unique response of *gs* to soil water deficit

$$gs = g0 + (\boldsymbol{m} = \boldsymbol{f}(\Psi)) \times \frac{A \times RH}{[CO2]}$$



Le bilan de C est couplé au bilan hydrique….



- 2D Stand-scale model
- Half Hourly time step
- Average Tree (Monospecific)
- Water budget
- Carbon Budget
- Carbon allocation

From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

La photosynthèse au niveau de l'organe : La conductance stomatique (gs)

$$A = gs \times (Ca - Ci)$$ Loi de diffusion

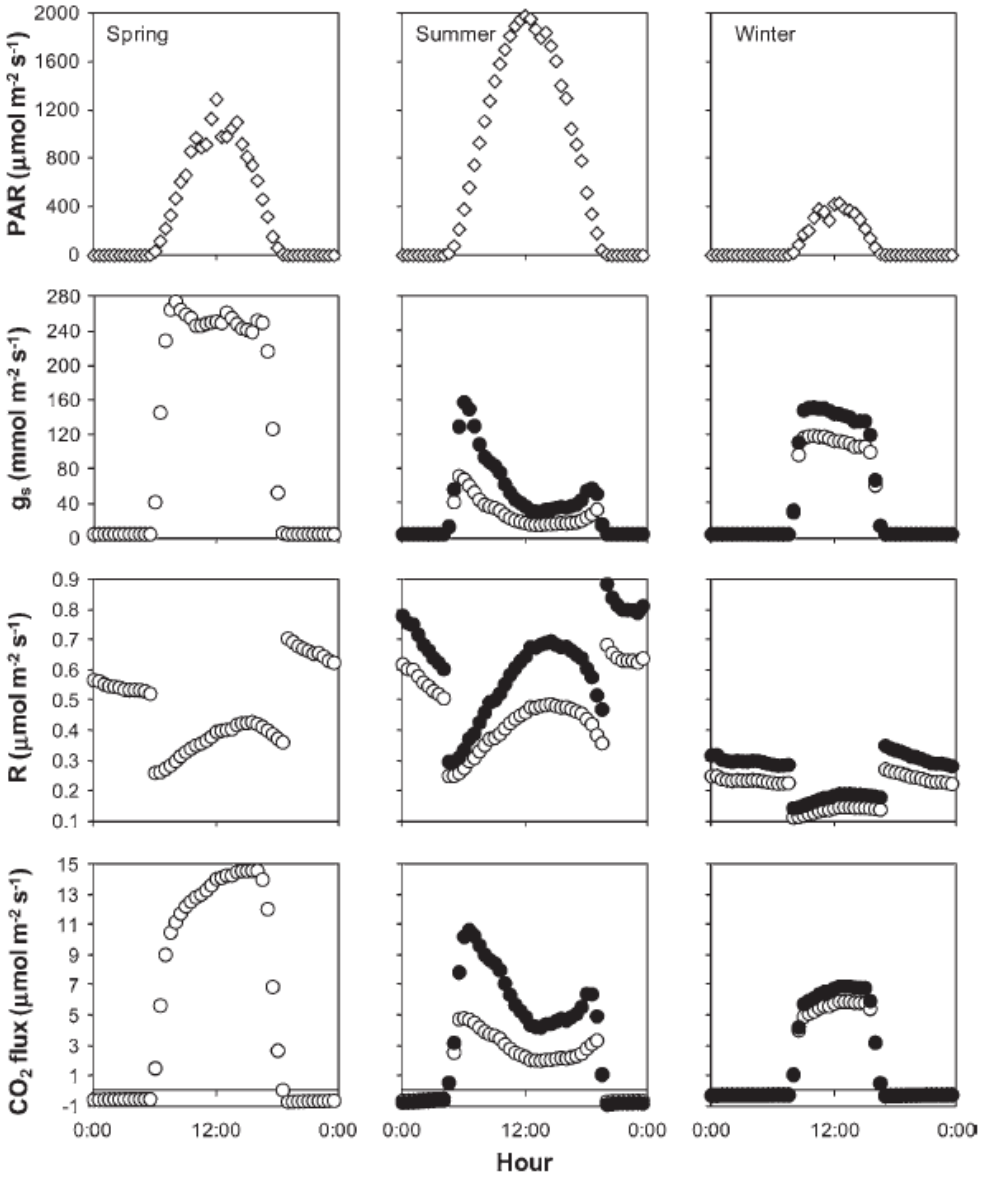
$$A = f(Ci, PAR...)$$ Selon Farquhar et 1980

$$g_s = \frac{m\,A\,rh}{C_s} + g_0$$ Selon Ball et 1987

Résolution numérique ou analytique

Baldocchi 1994

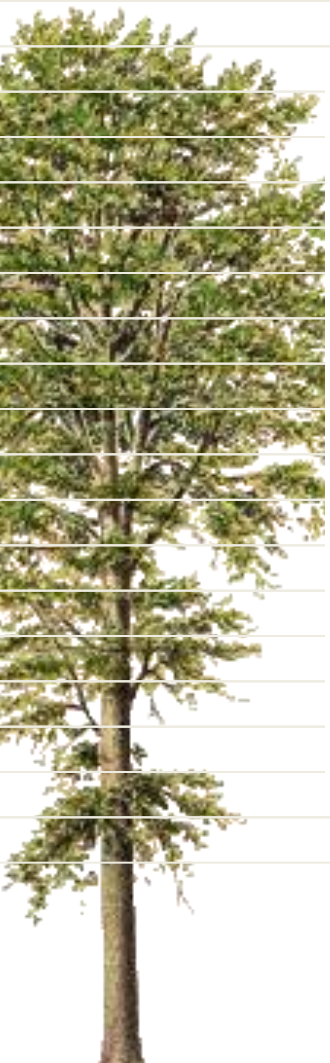
Bilan de C d'une feuille au cours de l'année

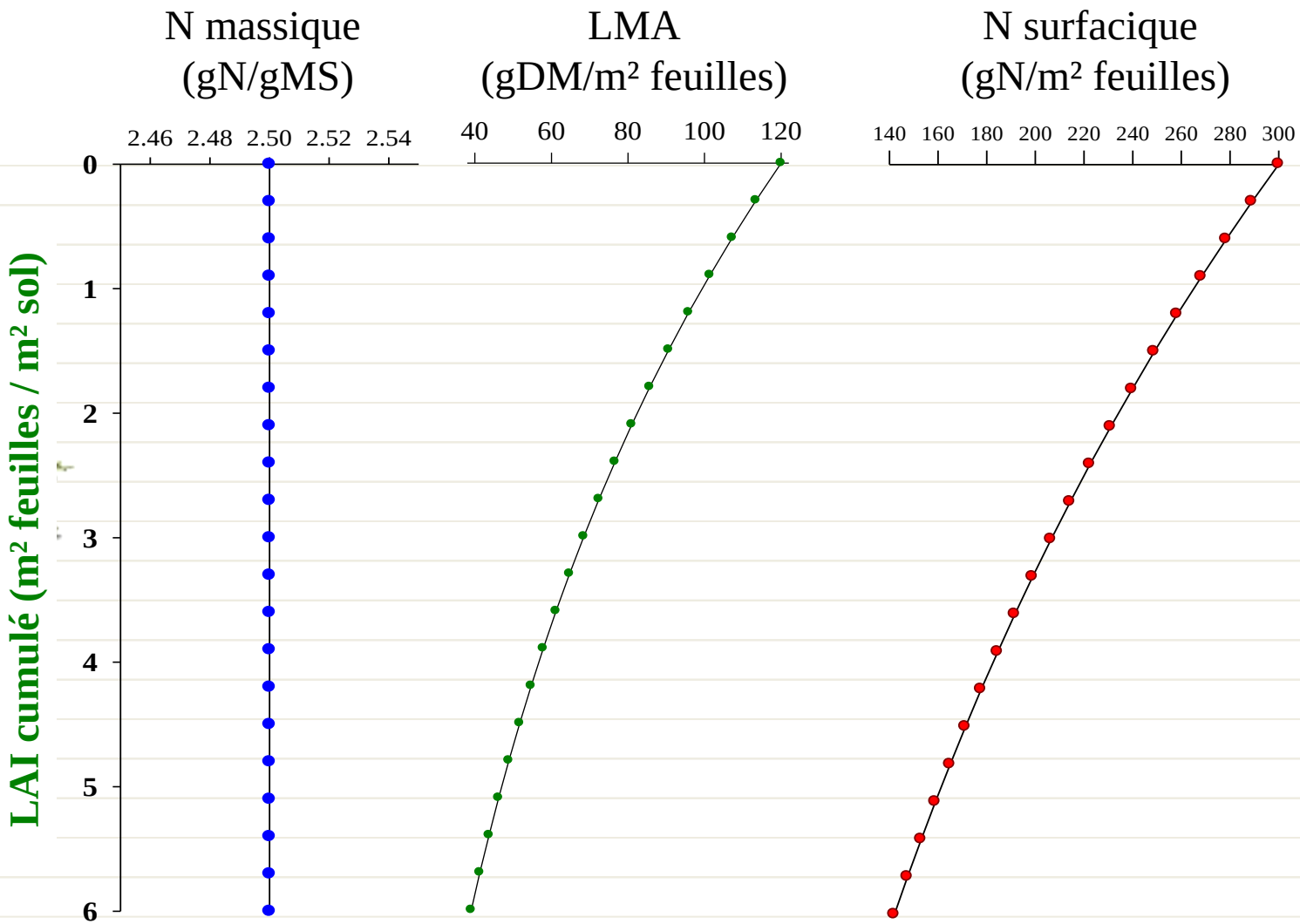


Le couplage des différentes composantes (gs, Vc, Rd) permet de simuler le bilan de C d'une feuille selon les condition environnementales

Rodriguez-calcerrada et al 2012 TreePhys

Intégration de la photosynthèse: propriétés photosynthétiques





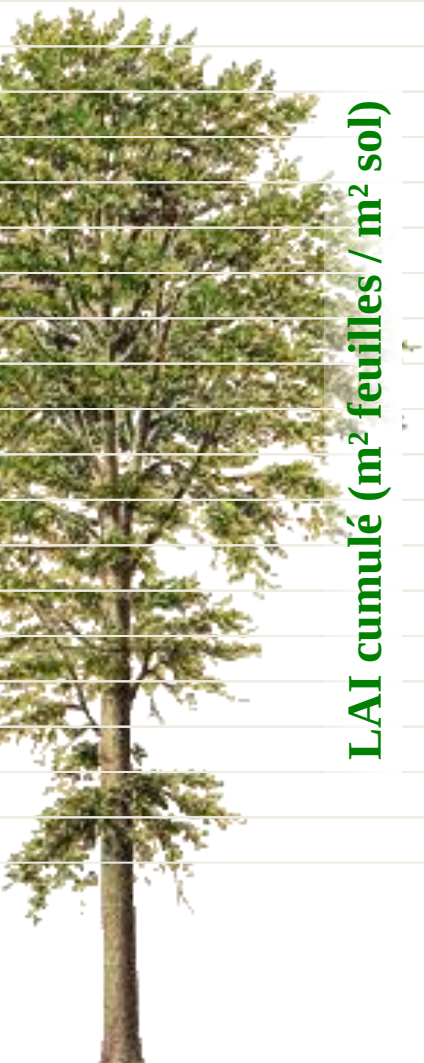
$$LMA_{top} * \exp^{-k_{LMA} * LAI}$$

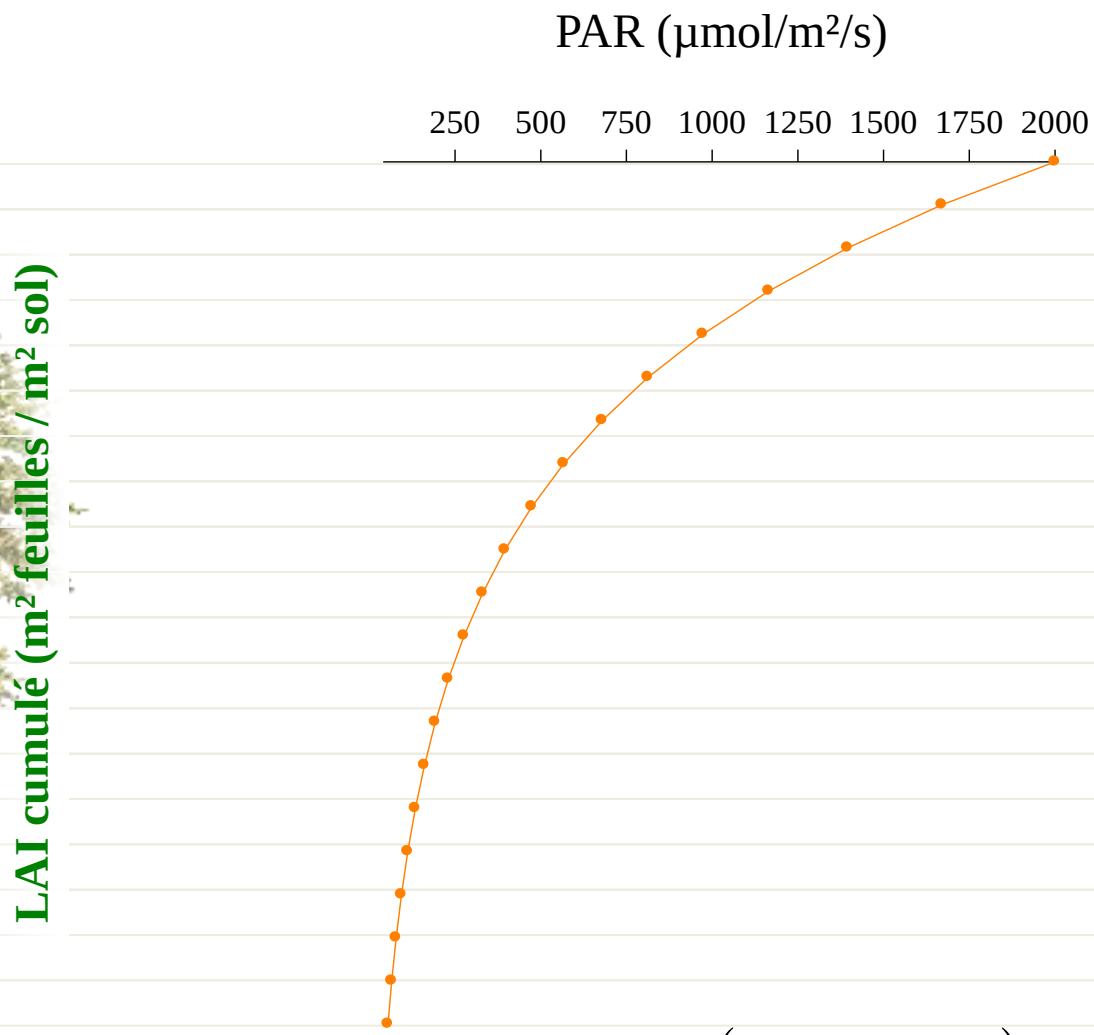
$$k_{LMA} = 0.187$$

$$Nmassique * LMA$$

slide from Nicolas Delpierre

Intégration de la photosynthèse: environnement lumineux





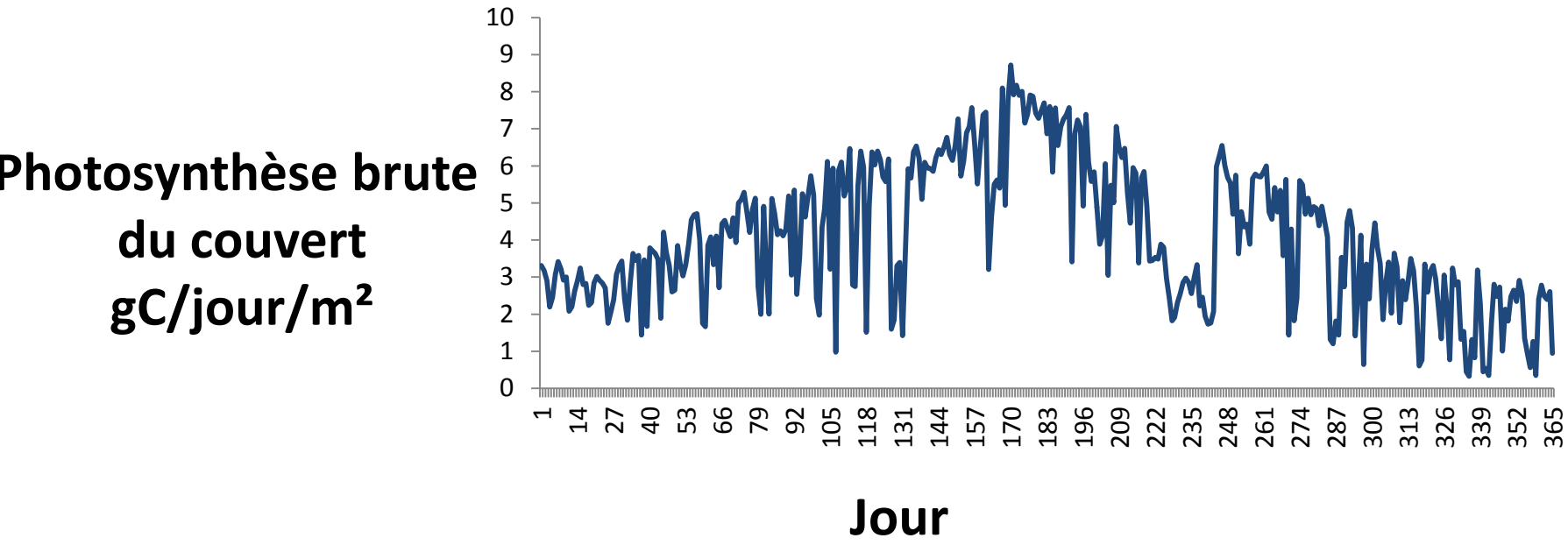
$$PAR_{top} \times \exp\left(-k_{PAR} \times LAI\right)$$

$$k_{PAR} = 0.6$$

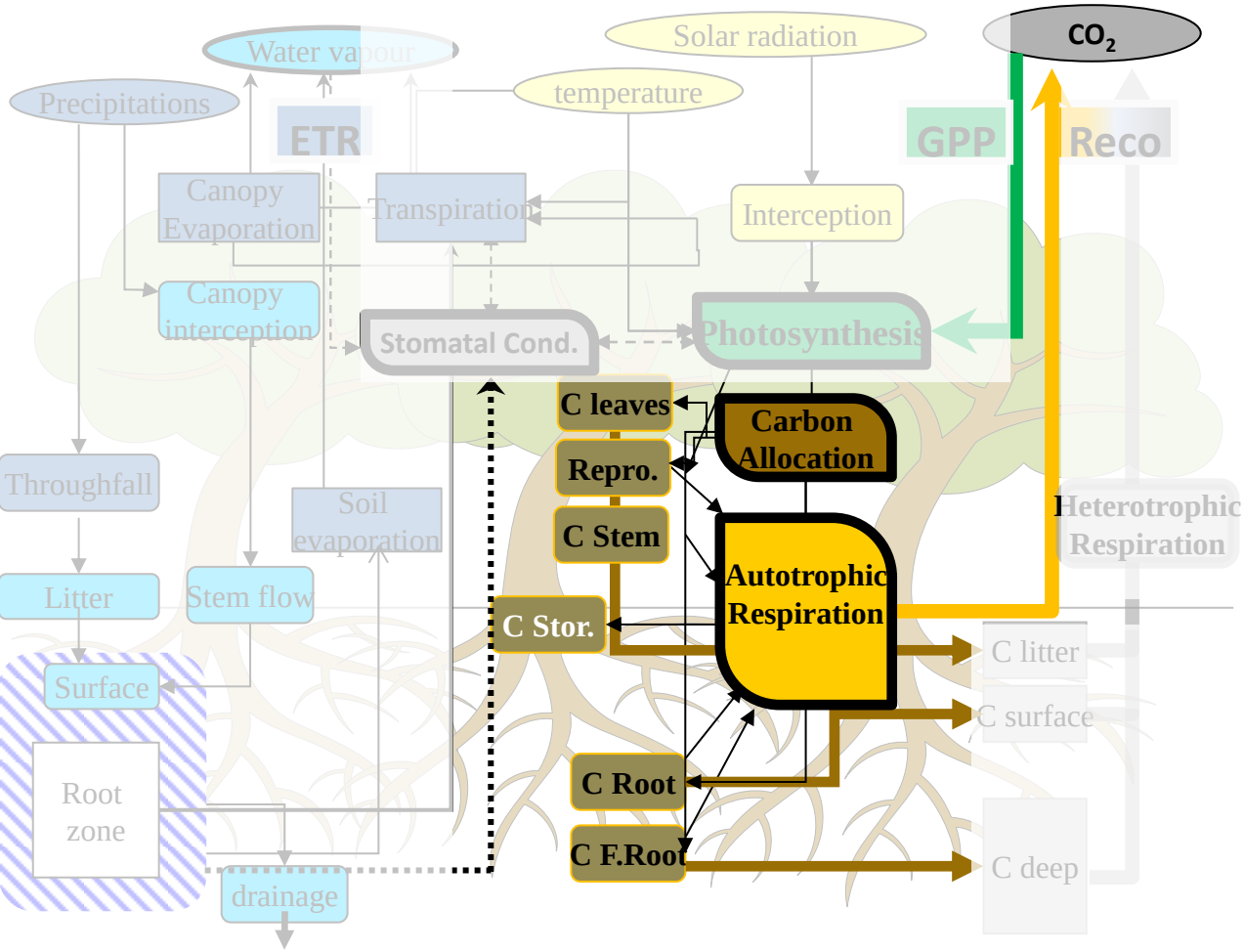
slide from Nicolas Delpierre

Photosynthèse du couvert

Photosynthèse brute
Exemple d'un peuplement de chêne vert méditerranéen :
Sempervirent!!



L'allocation du carbone

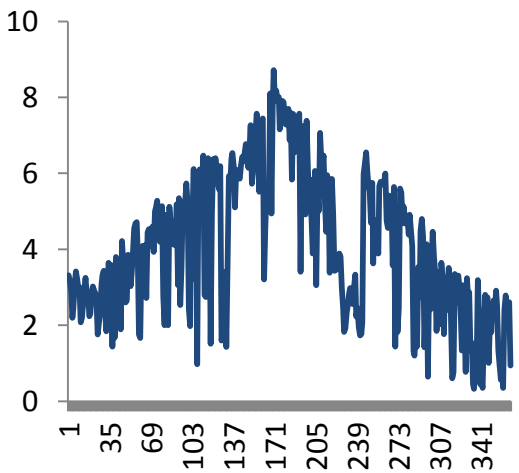


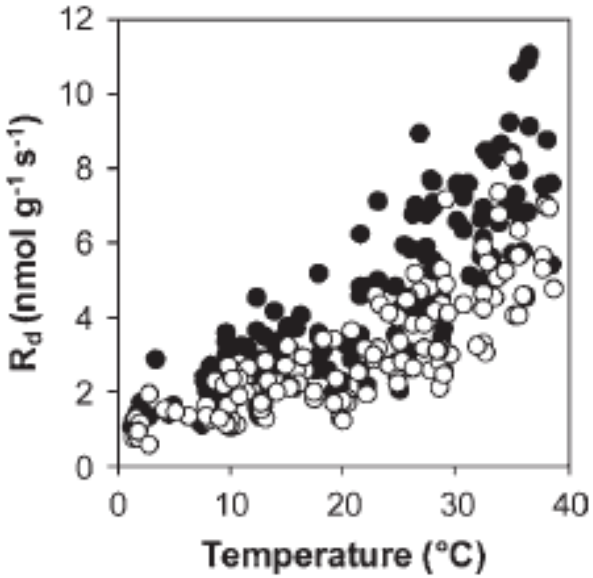
- 2D Stand-scale model
- Half Hourly time step
- Average Tree (Monospecific)
- Water budget
- Carbon Budget
- Carbon allocation

From Dufrêne *et al.*, 2005 *Ec. Mod.*

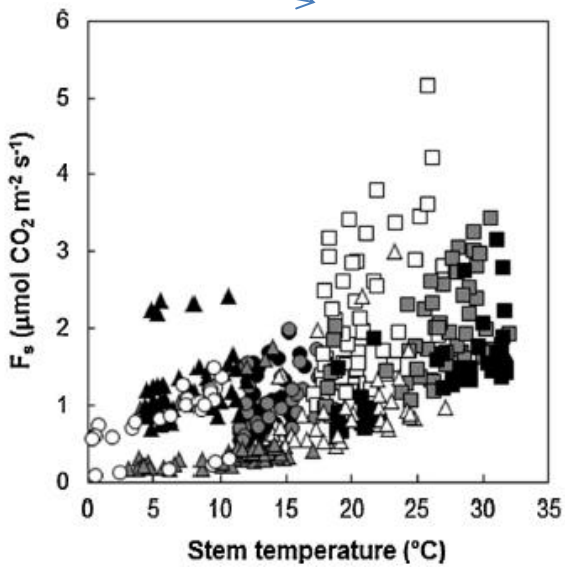
L'allocation du carbone

Photosynthesis − **Respiration Maintenance** = **Carbone disponible pour la croissance des organes**





Rodriguez-Calcerrada *et al* 2012



Rodriguez-Calcerrada *et al* 2014

Allocation du carbone

Feuilles <= LAI

Branches

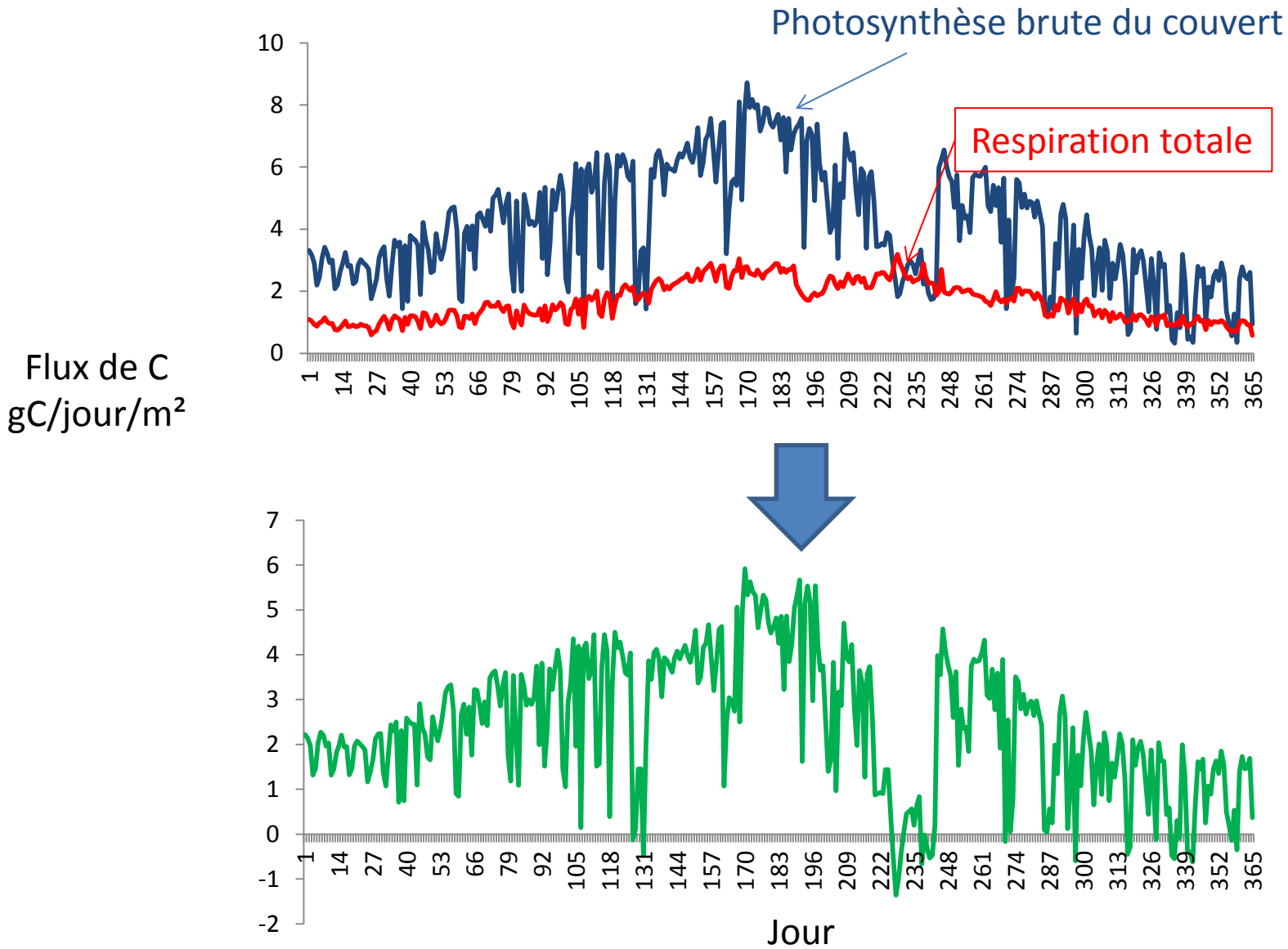
Tronc

Carbone disponible

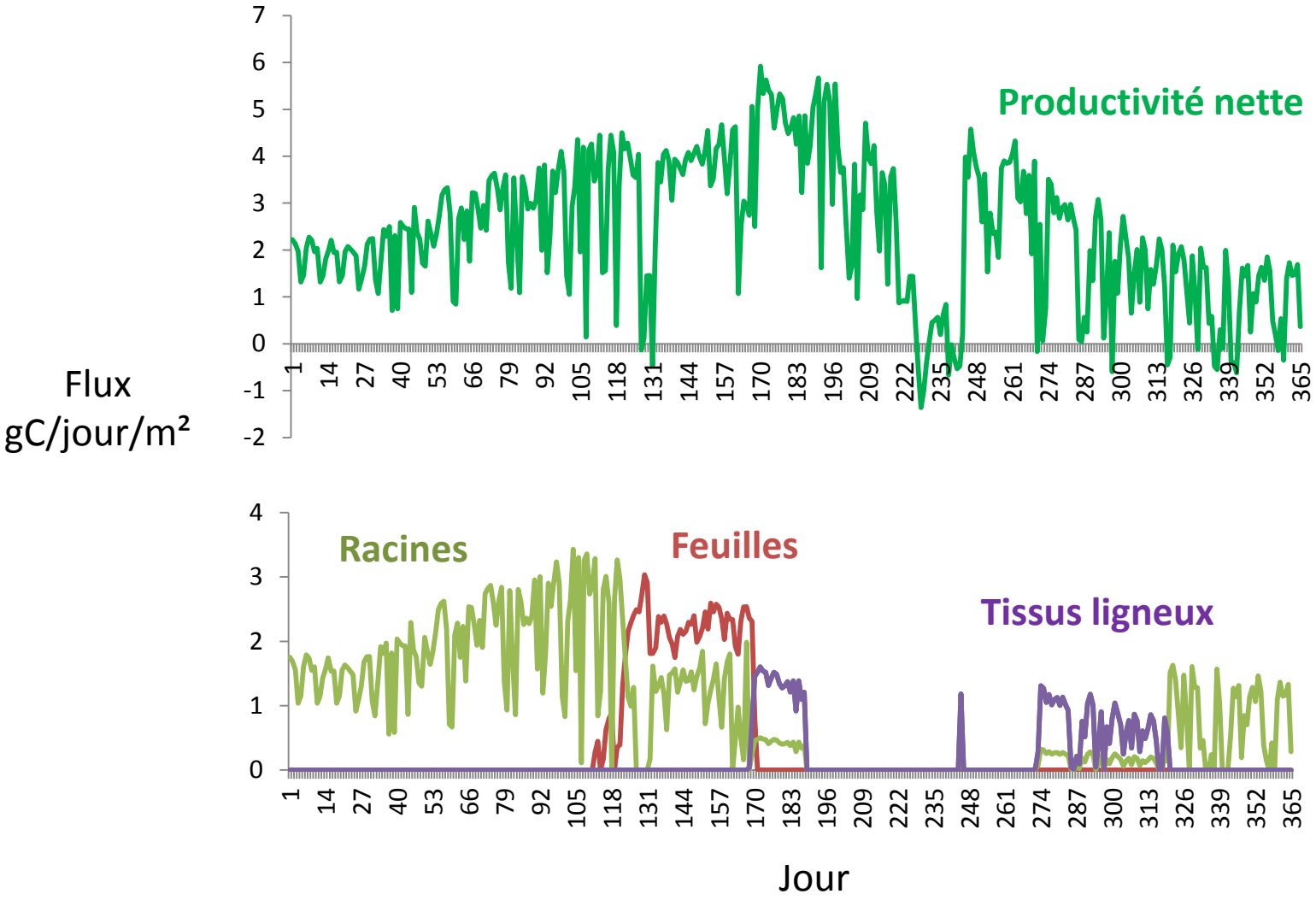
Réserves

Grosses et fines racines

Allocation


Photosynthèse brute du couvert
Respiration totale
Flux de C
gC/jour/m²
10
8
6
4
2
0
1 14 27 40 53 66 79 92 105 118 131 144 157 170 183 196 209 222 235 248 261 274 287 300 313 326 339 352 365
7
6
5
4
3
2
1
0
-1
-2
Jour

Allocation



De nombreux compartiment contraint par la phénologie…

Allocation et phénologie

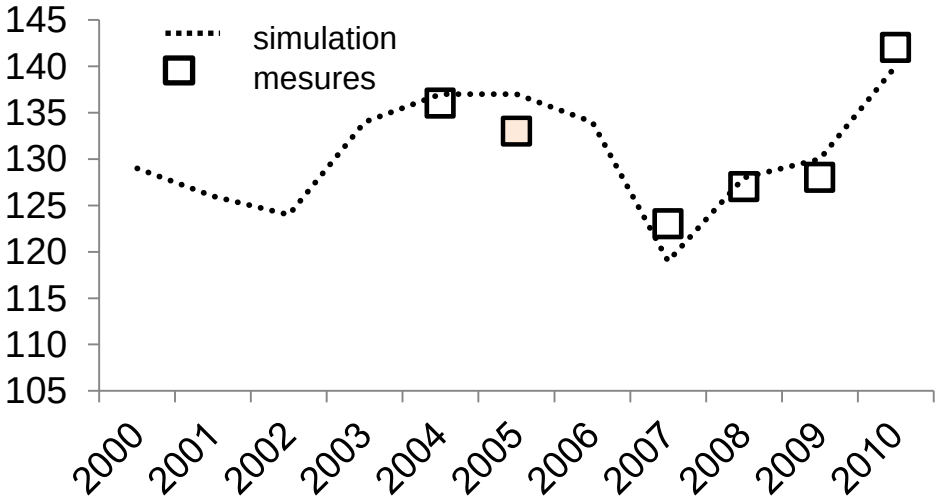
Débourrement

Si $F_d = F_{crit}$ ➔ Débourrement

$$F_d = \sum_{D_o}^{D_{st}} Rf\,(Tday)$$

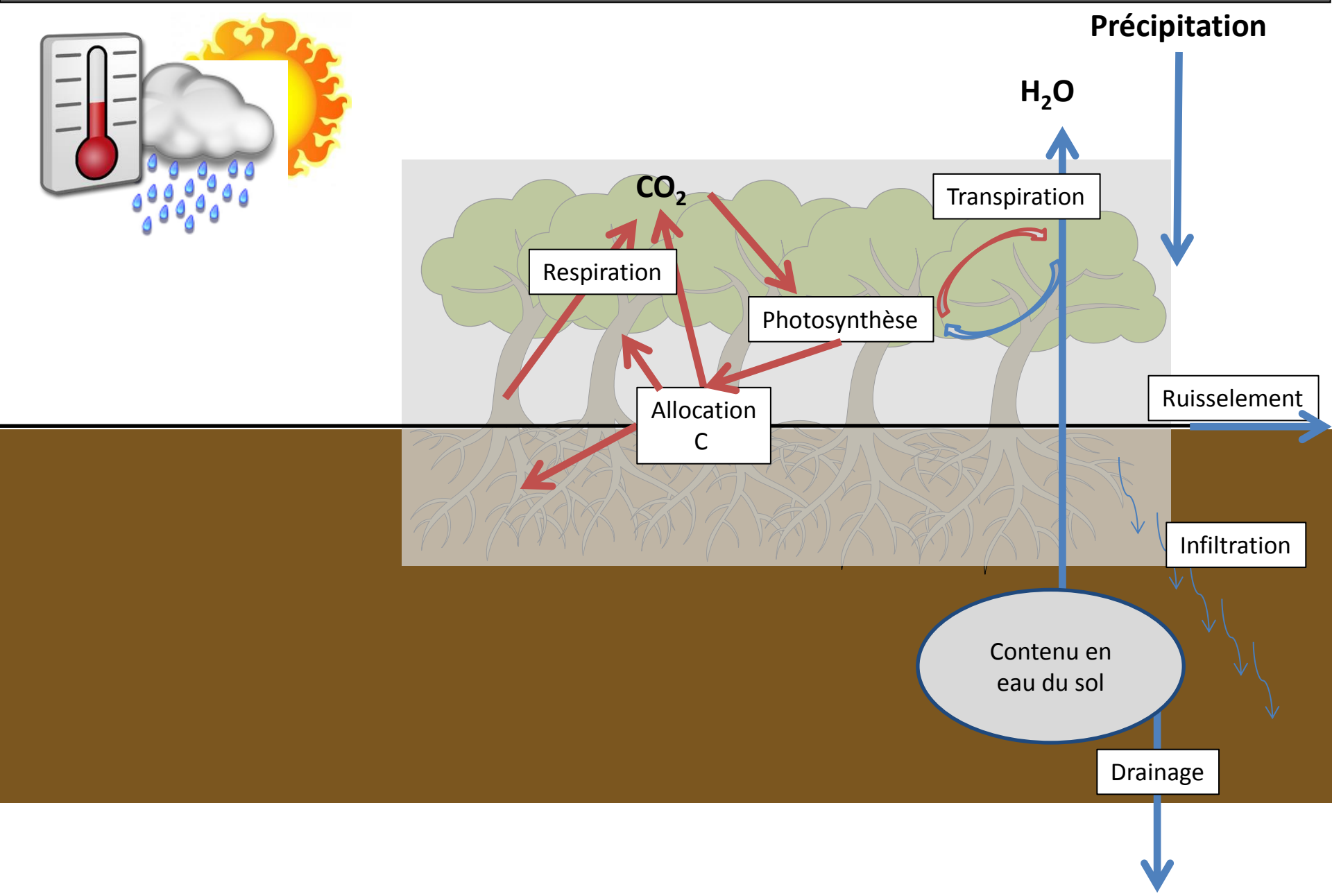
$$R_f(T_{day}) = \begin{cases} 0 & \text{if } T_{day} < T_b \\ (T_{day} - T_b) & \text{if } T_{day} \geq T_b \end{cases}$$

Activité cambiale

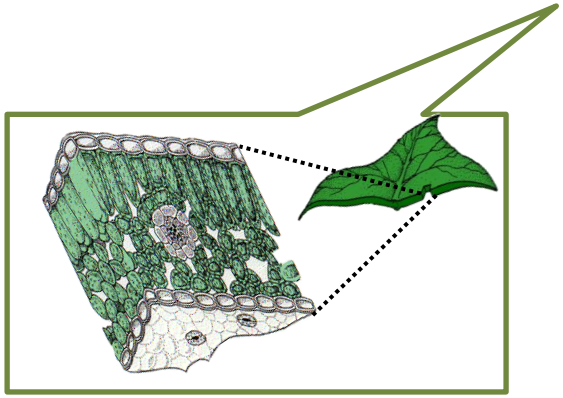


Data JM Ourcival site exp. de Puechabon CEFE CNRS

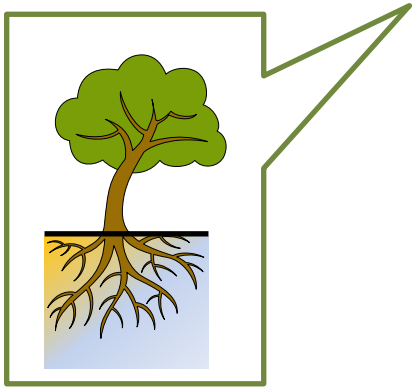
Résumé…


Précipitation
H_2O
CO_2
Transpiration
Respiration
Photosynthèse
Allocation C
Ruisselement
Infiltration
Contenu en eau du sol
Drainage

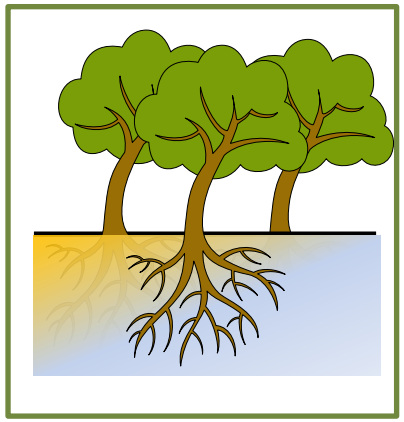
De la paramétrisation à la validation : données empiriques



Organe / tissu / individu

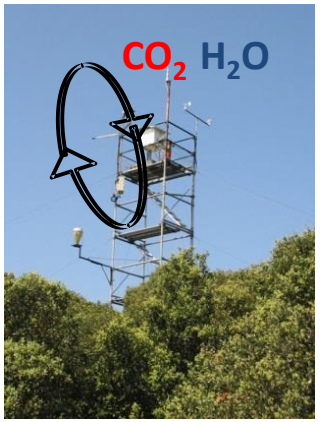


Individu / Peuplement

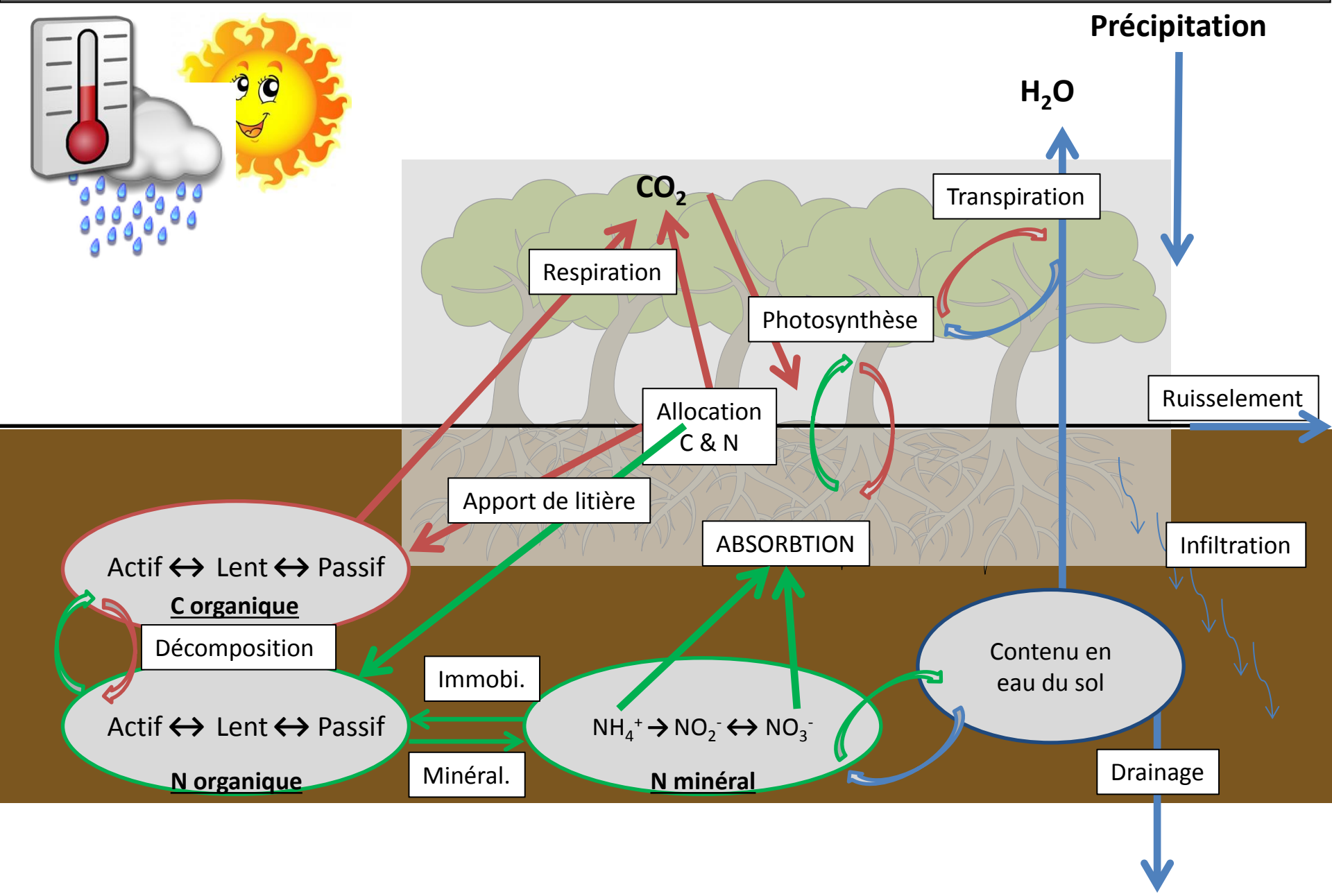


Peuplement / Ecosystème

Développement & paramétrisation → Intégration → Validation



Considération du sol, de la nutrition minérale (azote …)

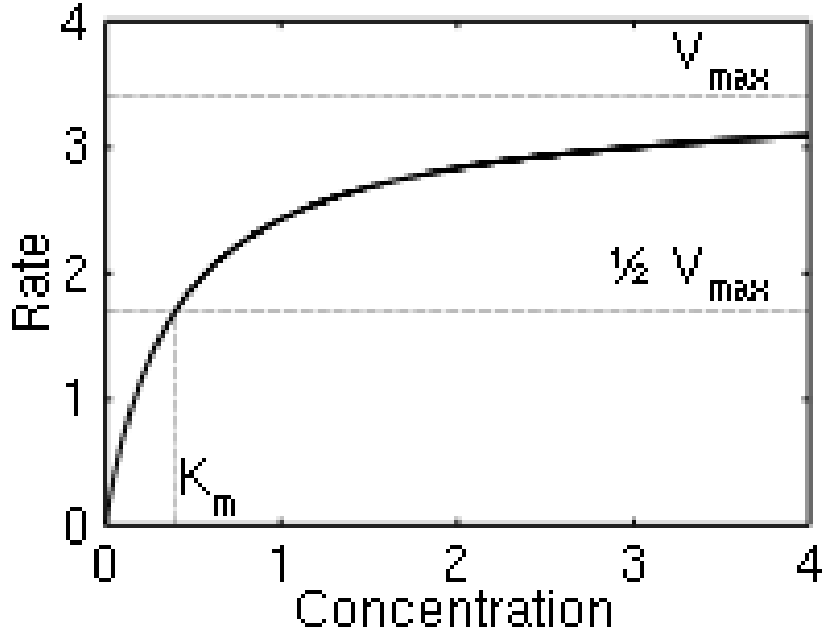


Pour aller plus loin…
Des cours de modélisation en écologie fonctionnelle :

http://nature.berkeley.edu/biometlab/index.php?scrn=espm129
Lecture de Dennis Baldocchi Université de Berkeley, USA

http://www.ese.u-psud.fr/article304.html
Lecture de Nicolas Delpierre Université Paris-SUD, France

Crédit Photo: Jean-Marc Ourcival (CEFE CNRS)

Modèle de cinétique enzymatique de Michaelis-Menten

$$v = \frac{d[P]}{dt} = \frac{V_{\max}[S]}{K_m + [S]}$$