

# Perfectionnement du modèle CaB : paramétrisation de la résistance stomatique en relation avec la photosynthèse

Florence Curie<sup>1</sup> et Agnès Ducharne<sup>1</sup>

<sup>1</sup> UMR Sisyphe, UPMC / CNRS, Paris ; Agnes.Ducharne@ccr.jussieu.fr

<b>1 Introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>2 Les différents mécanismes de photosynthèse</b> .....	<b>2</b>
2.1 Plantes en C <sub>3</sub> et plantes en C <sub>4</sub> .....	2
2.2 Influence des stress environnementaux sur les plantes en C <sub>3</sub> et C <sub>4</sub> .....	3
<b>3 Présentation des deux versions de CaB</b> .....	<b>4</b>
3.1 Points communs .....	4
3.2 Paramétrisation de la transpiration dans CaB .....	5
3.3 Paramétrisation de la transpiration dans le modèle CaB2 .....	6
<b>4 Résultats : différences entre plantes en C<sub>3</sub> et en C<sub>4</sub> dans CaB2</b> .....	<b>10</b>
4.1 Vérification de la sensibilité de phosib aux différents stress .....	10
4.2 Influence des différences C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub> sur le bilan d'eau du bassin de la Seine .....	14
<b>5 Eléments pour la discussion des différences entre plantes en C<sub>3</sub> et en C<sub>4</sub></b> .....	<b>16</b>
5.1 Sensibilité aux paramètres de phosib .....	16
5.2 Différences entre CaB et CaB2 .....	18
5.3 Sensibilité au réchauffement global .....	19
5.4 Influence d'un doublement du CO <sub>2</sub> atmosphérique .....	22
<b>6 Conclusions</b> .....	<b>23</b>

## 1 Introduction

Le modèle CaB (Koster et al., 2000; Ducharne et al., 2000; Ducharne et al., 2001) décrit sur des bases physiques les flux d'eau et d'énergie entre le sol, la végétation et l'atmosphère (modèle de type SVAT pour Soil-Végétation-Atmosphère Transfers). Il permet donc de simuler la réponse de l'hydrologie continentale aux conditions climatiques et à leurs changements. Il est tout particulièrement adapté pour étudier l'impact du changement climatique simulé par les modèles de circulation générale (MCG) puisqu'il a été développé pour être couplé à un MCG (variables atmosphériques compatibles). Le modèle CaB est ainsi utilisé pour évaluer l'influence du changement climatique sur le fonctionnement hydrologique du bassin de la Seine, dans le cadre du programme PIREN-Seine et du programme GICC (Gestion et Impact du Changement Climatique) du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable.

Comme tous les modèles de type SVAT, CaB donne un rôle direct à la végétation dans la détermination des bilans d'eau et d'énergie de la surface. La transpiration dépend ainsi de la résistance de la canopée (résistance stomatique intégrée sur l'épaisseur du couvert), qui augmente face aux stress environnementaux. Cette résistance n'est cependant pas liée à la photosynthèse, alors que les échanges gazeux d'eau et de CO<sub>2</sub> sont couplés au niveau des stomates (e.g. Ball, 1988).

Or la photosynthèse est sensible à de nombreux facteurs, incluant la température et la pression partielle en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, qui augmentent à cause des émissions de gaz à effet de serre par l'homme. Ceci a motivé le développement dans les modèles SVAT de paramétrisations permettant de relier la résistance de la canopée, et donc la transpiration et les bilans d'eau, à la photosynthèse (e.g. Sellers et al., 1996; Calvet et Soussana, 2001). Ces paramétrisations permettent aussi de différencier les graminées dites en C<sub>3</sub> (les plus répandues sous nos latitudes comme le Blé et les prairies) de celles

dites en  $C_4$  (comme le Maïs). En effet, ces deux types de graminées présentent des caractéristiques différentes en termes de photosynthèse et de transpiration. Jusqu'à présent, le Maïs ne pouvait pas être représenté par le modèle CaB, alors que sa proportion augmente dans le bassin de la Seine et qu'il est particulièrement intéressant à considérer dans le cadre des relations entre changement climatique et changements agricoles.

L'objectif de ce travail est donc d'introduire dans le modèle CaB une nouvelle paramétrisation de la résistance de la canopée, récemment développée à la NASA (Sellers et al., 1996c), qui rende compte du couplage photosynthèse/transpiration et qui permette de distinguer les plantes en  $C_3$  et en  $C_4$ . Après une présentation générale des mécanismes de photosynthèse et des différences entre les plantes en  $C_3$  et en  $C_4$  (section 2), nous détaillerons la nouvelle paramétrisation, en comparaison avec la paramétrisation de la résistance de la canopée dans CaB (section 3). L'influence de la nouvelle paramétrisation sera ensuite exposée en deux temps. Nous montrerons d'abord que les différences entre les bilans d'eau simulés avec la nouvelle paramétrisation (CaB2) pour les plantes en  $C_3$  et  $C_4$  sont très faibles (section 4). En section 5, nous présenterons des expériences de sensibilité qui confortent cette conclusion, puis nous montrerons comment la nouvelle paramétrisation modifie la réponse des bilans d'eau au changement climatique.

## 2 Les différents mécanismes de photosynthèse

### 2.1 Plantes en $C_3$ et plantes en $C_4$

La photosynthèse est un mécanisme biochimique réalisé par la plupart des plantes autotrophes et est, de ce fait, à l'origine de presque toutes les chaînes alimentaires. C'est en effet la source d'énergie d'un grand nombre des êtres vivants. La réaction globale de la photosynthèse peut s'écrire sous la forme :



où  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  est un sucre. La photosynthèse comprend deux phases couplées. La "phase lumineuse", pour laquelle la lumière est indispensable, consiste en une conversion au niveau des pigments chlorophylliens de l'énergie lumineuse en ATP,  $\text{H}^+$  et avec rejet d' $\text{O}_2$ . La "phase sombre" (cycle de Calvin), qui peut se dérouler sans apport de lumière, permet la synthèse de sucres (molécules organiques) à partir du  $\text{CO}_2$  (minéral) et des produits de la phase lumineuse. Il est alors possible de faire une différence entre deux types de mécanismes, dits en  $C_3$  et en  $C_4$ , selon les processus de fixation du  $\text{CO}_2$ .

Dans les plantes à mécanisme en  $C_3$ , la première étape du cycle de Calvin consiste en la fixation du  $\text{CO}_2$  sur une molécule à 5C :  $\text{CO}_2 + \text{C}_5 \longrightarrow 2 \text{C}_3$ . Cette étape est catalysée par une enzyme, la RuBisCO, qui est très lente. Mais cette enzyme est aussi bifonctionnelle. En effet, elle possède en plus de son activité carboxylase une activité oxygénase qui nécessite de la lumière, consomme de l' $\text{O}_2$  et libère du  $\text{CO}_2$ . Cette activité oxygénase consomme et libère les mêmes produits que la respiration d'où son appellation de photorespiration. Ce mécanisme de photorespiration est concurrent de la photosynthèse et en diminue le rendement. La baisse de rendement peut être de 30 à 50 %. Le fait que la RuBisCO fonctionne plutôt comme carboxylase que comme oxygénase dépend de la concentration en  $\text{CO}_2$ . Plus la concentration en  $\text{CO}_2$  est forte, plus la photosynthèse est efficace et plus la photorespiration est faible.

Dans les plantes à mécanisme en  $C_4$ , l'incorporation du  $\text{CO}_2$  se fait en deux étapes dissociées dans l'espace. En effet, dans ces plantes, deux couronnes concentriques sont disposées autour des vaisseaux. Dans la couronne externe contenant des cellules chlorophylliennes, le  $\text{CO}_2$  est incorporé dans une molécule à 3C grâce à une enzyme très rapide, la PEP carboxylase. Le premier produit formé est un composé en  $C_4$  (d'où le nom du mécanisme), qui passe alors dans la couronne interne où il est décarboxylé libérant ainsi du  $\text{CO}_2$  :  $\text{C}_4 \longrightarrow \text{C}_3 + \text{CO}_2$ . Comme la PEP carboxylase est une enzyme beaucoup plus affine pour le  $\text{CO}_2$  que la RuBisCO, la concentration en  $\text{CO}_2$  est élevée dans la couronne interne, où a lieu le cycle de Calvin. L'activité oxygénase de la RuBisCO est alors inhibée ce qui a pour effet de réduire la photorespiration et ainsi d'augmenter le rendement de la photosynthèse.

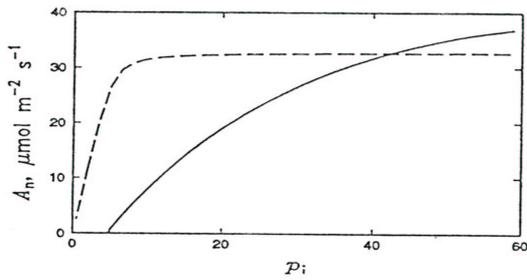


FIG. 1 – Evolution de l'assimilation nette en fonction de la pression partielle en  $\text{CO}_2$  à l'intérieur de la plante. Les plantes en  $\text{C}_4$  sont représentées en tiretés celles en  $\text{C}_3$  en trait plein. La pente à l'origine traduit l'efficacité de l'enzyme de fixation du carbone organique qui diffère entre  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$  (Collatz et al., 1992).

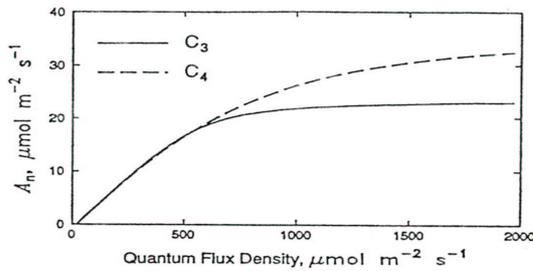


FIG. 2 – Evolution de l'assimilation nette en fonction du PAR (rayonnement photosynthétiquement actif). Les plantes en  $\text{C}_4$  sont représentées en tiretés celles en  $\text{C}_3$  en trait plein. Lorsque la lumière est faible, la photosynthèse est proportionnelle à l'éclairement. A fort éclairement, la photosynthèse des  $\text{C}_3$  atteint un maximum tandis que celle des  $\text{C}_4$  continue à augmenter (Collatz et al., 1992).

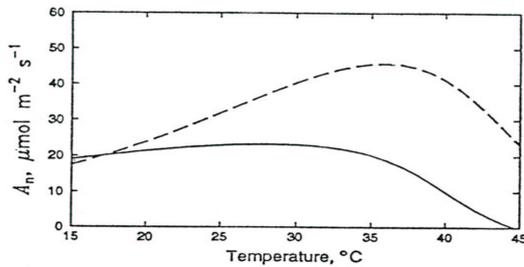


FIG. 3 – Evolution de l'assimilation nette en fonction de la température. Les plantes en  $\text{C}_4$  sont représentées en tiretés celles en  $\text{C}_3$  en trait plein (Collatz et al., 1992).

Il existe un autre mécanisme de photosynthèse très proche de celui des plantes en  $\text{C}_4$ , celui des plantes CAM (plantes crassulantes comme les cactus ou orchidées). Les réactions sont identiques à celles des plantes en  $\text{C}_4$  à la différence près que la séparation ne se fait pas dans l'espace mais dans le temps (jour/nuit) (Frontier and Pichod-Viale, 1991).

En terme d'importance, les plantes en  $\text{C}_3$  sont les plus courantes puisqu'elles représentent 80 % de la végétation du globe. Les plantes en  $\text{C}_4$  sont en majorité des plantes de régions tropicales sèches comme la Canne à sucre, le Maïs, le Sorgho, le Mil ou les prairies tropicales de type savane.

## 2.2 Influence des stress environnementaux sur les plantes en $\text{C}_3$ et $\text{C}_4$

Suivant leur mécanisme de photosynthèse, les plantes présentent des comportements différents face aux conditions environnementales.

Les plantes en  $\text{C}_4$  atteignent un plateau d'assimilation maximum, c'est à dire le maximum de leur taux d'absorption du  $\text{CO}_2$  par photosynthèse, pour des concentrations en  $\text{CO}_2$  beaucoup plus faibles que les plantes en  $\text{C}_3$ . De ce fait, à la concentration actuelle de l'atmosphère en  $\text{CO}_2$ , les plantes en  $\text{C}_4$  ont déjà atteint leur taux de photosynthèse maximum alors que ce n'est pas le cas des plantes en  $\text{C}_3$ . Les plantes en  $\text{C}_4$  sont alors avantagées car elles sont capables de photosynthétiser d'avantage dans les conditions naturelles (figure 1).

L'éclairement n'a pas la même influence sur la photosynthèse du Maïs ( $\text{C}_4$ ) et du Blé ( $\text{C}_3$ ). En effet, à fort éclairement, les plantes ferment leur stomates pour limiter leur transpiration ce qui a pour conséquence directe de réduire les échanges gazeux. Les plantes en  $\text{C}_4$  sont alors avantagées car elles sont capables de photosynthétiser dans des concentrations très faibles de  $\text{CO}_2$  ce qui n'est pas le cas des

plantes en C<sub>3</sub>. Ceci est à mettre en relation avec le plateau très vite atteint par les plantes en C<sub>3</sub> sur la figure 2 alors que les plantes en C<sub>4</sub> n'en montrent pas.

Le phénomène de fermeture des stomates intervient de la même façon que pour les forts éclaircissements lorsque la température est élevée. Cette fois encore, ce sont les plantes en C<sub>4</sub> qui sont avantagées par rapport aux plantes en C<sub>3</sub> du fait de leur capacité à photosynthétiser à faibles concentrations en CO<sub>2</sub> (figure 3).

On observe également une influence de l'humidité atmosphérique sur le comportement des deux types de plantes. Quand celle-ci diminue, les stomates des plantes se rétrécissent pour diminuer l'évaporation comme dans le cas des forts éclaircissements. Les conséquences sur la photosynthèse sont alors sensiblement identiques, les plantes en C<sub>4</sub> sont encore ici avantagées.

Les groupes C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> se différencient également en ce qui concerne l'utilisation de l'eau pour la croissance. L'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) est plus élevée pour les plantes en C<sub>4</sub> que pour celles en C<sub>3</sub>. Ce terme, égal au rapport (eau consommée en g) / (matière sèche produite en g), est de l'ordre de 600 pour les plantes en C<sub>3</sub> alors qu'il est de 300 pour les plantes en C<sub>4</sub>, soit deux fois moins (Lemée, 1978).

### 3 Présentation des deux versions de CaB

#### 3.1 Points communs

Nous avons testé les changements apportés au modèle CaB à partir de l'application sur le bassin de la Seine décrite dans Ducharne et al. (2001). Le bassin (74 000 km<sup>2</sup>) est subdivisé en 29 bassins unitaires caractérisés par leur végétation, leur topographie et des propriétés du sol comme la porosité et la perméabilité. Le forçage météorologique réclamé par le modèle comprend : les précipitations, la température et l'humidité de l'air, la vitesse du vent, la pression atmosphérique ainsi que le rayonnement incident. Toutes ces données sont nécessaires au pas de temps 20 minutes et sont fournies pour les années 1987 et 1988 par les données ISLSCP (Sellers et al., 1996b). Dans la suite, seuls les résultats de 1987 seront présentés.

D'un point de vue hydrologique, la discrétisation en bassins versants permet de représenter la variabilité spatiale de l'humidité du sol, de l'évaporation et du ruissellement sur des bases physiques, en fonction de la topographie. Celle-ci entraîne en effet une redistribution latérale de l'humidité dans les bassins versants, le degré de saturation augmentant des crêtes vers les talwegs. A chaque pas de temps, le modèle CaB redistribue l'humidité du sol en fonction d'un indice topographique (Beven and Kirkby, 1979), ce qui permet de subdiviser le bassin en trois fractions, caractérisées par des régimes hydriques différents (saturé, non stressé, stressé). Dans chacune de ces fractions, dont la surface varie dans le temps, on peut alors décrire les différents processus hydrologiques (évaporation, écoulements) avec des paramétrisations adaptées au régime hydrique.

L'évaporation totale (ou évapotranspiration) est constituée de quatre flux en parallèle, décrits en analogie avec la loi d'Ohm :

- la transpiration (limitée par la résistance de la canopée et une résistance aérodynamique),
- l'évaporation du sol nu (limitée par la résistance du sol et la résistance aérodynamique),
- l'évaporation de l'eau interceptée par le feuillage (limitée par la seule résistance aérodynamique),
- la sublimation (également limitée par la résistance aérodynamique uniquement).

Toutes les résistances impliquées dépendent du type de végétation, qui est supposé homogène dans chaque bassin versant unitaire. Dans CaB, on distingue 6 types de végétation : 3 types de forêt, 2 types de couverts arbustifs, et 1 type de graminées (en C<sub>3</sub>, comme le Blé ou les prairies extratropicales). Ces types de végétation, qui correspondent à des grands biomes naturels, sont caractérisés par des paramètres

de 2 types :

- des paramètres “morphologiques” (ex : indice de surface foliaire, hauteur et rugosité du couvert, densité racinaire ou albédo), qui varient dans le temps (phénologie), et qui jouent sur l’interception, sur la résistance aérodynamique, les bilans d’énergie, et l’intégration à travers le couvert de la résistance stomatique en résistance de la canopée.
- des paramètres “biophysiques”, qui contrôlent directement la résistance stomatique (aussi caractérisée par son inverse, la conductance stomatique).

Les deux paragraphes suivants détaillent la seule différence entre les deux versions de CaB, à savoir la paramétrisation de la résistance stomatique (et donc de la transpiration). La nouvelle paramétrisation, qui relie résistance et photosynthèse, caractérise une nouvelle version de CaB appelée CaB2.

### 3.2 Paramétrisation de la transpiration dans CaB

La paramétrisation de la transpiration dans CaB est absolument identique à celle du modèle Mosaic (Koster and Suarez, 1996), qui est elle même une simplification de celle du modèle SiB (Sellers et al., 1986). Comme dans de nombreux autres modèles assez anciens (e.g. Noilhan and Planton, 1989), la résistance stomatique  $r_c$  est indépendante de la photosynthèse. Elle est intégrée verticalement en une résistance de la canopée  $r_c$ , qui dépend d’une valeur minimale ( $r_{c-unstressed}$ ), correspondant à la résistance de la végétation non stressée (conditions optimales). Celle-ci dépend du type de végétation, à travers différents paramètres morphologiques (notamment l’indice de surface foliaire) et biophysiques. Selon Jarvis (1976), elle est ensuite augmentée par trois facteurs de stress  $F(VPD)$ ,  $F(T)$  et  $F(\psi_l)$ , liés à la température et au gradient d’humidité dans le continuum sol-plante-atmosphère :

$$r_c = r_{c-unstressed} F(VPD) F(T) F(\psi_l) \quad (1)$$

Lorsque la végétation subit un stress ( $F(stress) > 1$ ), la résistance de la canopée augmente, entraînant une baisse de la transpiration. On distingue :

$F(VPD)$  : Lorsque l’humidité de l’air est trop faible, la plante referme ses stomates pour limiter la transpiration. Des études de sensibilité ont montré que ce stress réduisait la transpiration de façon excessive. C’est pourquoi ce stress, dans CaB, comme dans Mosaic, est égal à 1 (Koster and Suarez, 1996).

$F(T)$  : Les stomates se referment lorsque la température est trop forte ou trop faible. Il existe donc deux températures limites pour chaque type de plante, une température limite inférieure et une supérieure, au delà desquelles la transpiration est annulée (résistance infinie donc  $F(T)$  infini). Entre ces deux températures, le stress associé à la température diminue jusqu’à une température optimale puis réaugmente, selon une approximation de l’équation de Jarvis (Koster and Suarez, 1996).

$F(\psi_l)$  : La sécheresse du sol limite la transpiration à travers le stress associé au potentiel en eau de la feuille. Il existe deux potentiels en eau de la feuille limitants : le premier correspond au moment où le point de flétrissement est franchi et le second à l’instant où la feuille stoppe totalement sa transpiration (alors  $F(\psi_l) = \infty$ ). Ainsi, dans la fraction stressée des bassins versants unitaires, le modèle CaB impose une transpiration nulle, et donc une résistance de canopée infinie, qui découle de  $F(\psi_l) = \infty$ . Dans les fractions saturée et non stressée, le modèle CaB suppose au contraire que la transpiration n’est pas limitée par stress hydrique, ce qui correspond à  $F(\psi_l) = 1$ .

### 3.3 Paramétrisation de la transpiration dans le modèle CaB2

La seule différence entre les modèles CaB et CaB2 concerne la paramétrisation de la résistance stomatique. CaB2 intègre une nouvelle paramétrisation, issue du modèle SiB2 (Sellers et al., 1996c), où

la résistance stomatique est liée à la photosynthèse et rend compte du couplage entre les flux d'eau et de CO<sub>2</sub> à travers les stomates. Elle permet ainsi de rendre compte de la réponse des végétaux et du climat à l'augmentation du CO<sub>2</sub> (Sellers et al., 1996a), et de représenter les plantes en C<sub>4</sub>. D'autres modèles, comme ISBA-A-gs (Calvet and Soussana, 2001) pour les modèles SVAT, ou STICS (Brisson et al., 1998) pour les modèles agronomiques, ont été conçus selon le même principe.

Comme CaB, le modèle CaB2 distingue trois fractions (saturée, non stressée et stressée) dans chaque bassin versant unitaire. Dans la fraction stressée, la transpiration est toujours nulle, et CaB2 impose une résistance de la canopée infinie. Dans les deux autres fractions, la résistance de la canopée est calculée par la nouvelle paramétrisation, appelée "phosib", et détaillée ci-dessous. Cette paramétrisation a été développée pour SiB2, puis a été introduite dans le modèle Mosaic par Pierre Guillevic. Notons enfin que cette paramétrisation raisonne sur les conductances stomatiques et de canopée, qui ne sont que les inverses des résistances du même nom.

### 3.3.1 Modèle stomatique de Ball (1988)

La conductance stomatique est sensible à un grand nombre de conditions environnementales comme la lumière, l'humidité et la concentration en CO<sub>2</sub>. C'est la plupart du temps sur des analyses empiriques qu'ont été élaborés les modèles stomatiques comme celui de Jarvis (1976). La réponse stomatique est étudiée lors de la variation d'un seul facteur puis la réponse globale est obtenue en combinant les réponses obtenues indépendamment. Le modèle stomatique utilisé dans le modèle est celui de Ball (1988) qui est basé sur deux observations :

- le rapport entre la concentration en CO<sub>2</sub> dans l'espace intercellulaire et à la surface de la feuille tend à être constant pour les plantes de même fonctionnement photosynthétique (C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub>) à condition que l'humidité atmosphérique reste constante,
- la sensibilité d'un stomate à un déficit de pression de vapeur donné décroît quand la température de la feuille augmente.

Ball (1988) propose alors un modèle linéaire simple pour la conductance stomatique à pression de vapeur d'eau constante :

$$g_s = m \frac{A_n h_s P}{c_s} + b \quad (2)$$

où :

- $g_s$  conductance stomatique (mol/m<sup>2</sup>/s ou m/s)
- $A_n$  : assimilation nette (mol/m<sup>2</sup>/s)
- $h_s$  : humidité relative à la surface de la feuille
- $P$  : pression atmosphérique (Pa)
- $c_s$  : pression partielle en CO<sub>2</sub> à la surface de la feuille (Pa)
- $m$  : pente de la régression linéaire ( $m = 9$  pour les plantes en C<sub>3</sub> ;  $m = 9$  ; C<sub>4</sub> :  $m = 4$  ; conifères :  $m = 6$ )
- $b$  : ordonnée à l'origine de la régression linéaire (mol/m<sup>2</sup>/s ou m/s) :  $b = 0.01$  pour les C<sub>3</sub> et  $b = 0.04$  pour les C<sub>4</sub>.

### 3.3.2 Modèle photosynthétique à l'échelle de la feuille

Le modèle photosynthétique donne l'assimilation brute  $A$ , qui correspond au taux d'absorption du CO<sub>2</sub> par la photosynthèse, comme le minimum de trois taux,  $w_c, w_e, w_s$  :

$$A = \min(w_c, w_e, w_s) \quad (3)$$

Ces taux  $w_e, w_c$  et  $w_s$  représentent les facteurs limitants de l'assimilation, et c'est toujours le plus faible des taux qui limite. Ils correspondent donc aux facteurs de stress de Jarvis (1976). En retranchant la

respiration des feuilles, on déduit une assimilation nette, qui après intégration verticale sur l'ensemble du couvert (section 3.3.3), permet de déduire la conductance stomatique (section 3.3.4).

Dans CaB2 comme dans SIB2, on utilise le modèle photosynthétique de Farquhar et al. (1980) modifié par Collatz et al. (1991) pour les C<sub>3</sub> et celui de Collatz et al. (1992) pour les C<sub>4</sub>.

#### a - le taux $w_c$

Le taux  $w_c$  est une limite physique d'assimilation correspondant aux limites d'efficacité de l'enzyme RuBisCO. L'équation des plantes en C<sub>3</sub> (cinétique Michaelienne) fait intervenir les réserves enzymatiques maximales de la feuille, la pression partielle de CO<sub>2</sub> et de O<sub>2</sub> à l'intérieur de la feuille, la température et l'humidité du sol. Les plantes en C<sub>4</sub> quant à elles ne dépendent que des réserves enzymatiques maximales de la plante. Il s'agit d'une approximation due au fait que le palier d'assimilation maximale est atteint très rapidement.

$$\begin{cases} w_c = V_m \left[ \frac{c_i - \Gamma^*}{c_i + K_c(1 + O_2/K_o)} \right] & \text{plantes en C}_3 \\ w_c = V_m & \text{plantes en C}_4 \end{cases} \quad (4)$$

où :

- $V_m$  : capacité catalytique de la Rubisco (mol/m<sup>2</sup>/s) détaillée au sous-paragraphe 3
- $c_i$  : pression partielle du CO<sub>2</sub> à l'intérieur de la feuille (Pa)
- $O_2$  : pression partielle d'O<sub>2</sub> à l'intérieur de la feuille (Pa)
- $\Gamma^*$  : point de compensation en CO<sub>2</sub> (Pa)
- $K_c$  : constante de Michaelis-Menten pour le CO<sub>2</sub> (Pa)
- $K_o$  : constante d'inhibition pour l'O<sub>2</sub> (Pa)

Il est important de noter que  $\Gamma^*$ ,  $K_c$  et  $K_o$  sont toutes les trois des constantes dépendant de la température.

#### b - le taux $w_e$

Le taux  $w_e$  est le taux d'assimilation limité par la lumière. Il est fonction, aussi bien pour les plantes en C<sub>3</sub> que pour celles en C<sub>4</sub>, du flux de PAR (rayonnement photosynthétiquement actif) arrivant sur la feuille et de l'efficacité d'assimilation du CO<sub>2</sub>. Pour les plantes en C<sub>4</sub> ce taux ne dépend pas de la concentration en CO<sub>2</sub> à l'intérieur de la feuille alors que c'est le cas pour les plantes C<sub>3</sub>.

$$\begin{cases} w_e = (F_\pi \cdot n) \epsilon_3 (1 - \omega_\pi) \left[ \frac{c_i - \Gamma^*}{c_i + 2\Gamma^*} \right] & \text{plantes en C}_3 \\ w_e = (F_\pi \cdot n) \epsilon_4 (1 - \omega_\pi) & \text{plantes en C}_4 \end{cases} \quad (5)$$

où :

- $F_\pi$  : flux de rayonnement photosynthétiquement actif arrivant sur la feuille (W/m<sup>2</sup>). Ce flux est détaillé au sous-paragraphe 2.
- $n$  : vecteur normal à la feuille. Ce vecteur est, en fait, un moyen algébrique de représenter l'angle d'incidence du rayonnement solaire sur la feuille.
- $\epsilon_{3,4}$  : efficacité intrinsèque d'assimilation du CO<sub>2</sub> pour les plantes en C<sub>3</sub> et les plantes en C<sub>4</sub> (mol/mol)
- $\omega_\pi$  = coefficient de dispersion du PAR (rayonnement photosynthétiquement actif) par les feuilles

#### c - le taux $w_s$

Le facteur limitant  $w_s$  n'est pas relié aux mêmes processus chez les plantes en C<sub>3</sub> et chez celles en C<sub>4</sub>. Le taux  $w_s$  est le taux d'assimilation limité par la quantité de PAR capturée par la chlorophylle de

la feuille et la capacité de la feuille à exporter et utiliser les produits de la photosynthèse pour les plantes en C<sub>3</sub>. Pour les plantes en C<sub>4</sub>,  $w_s$  fait référence aux limitations de la PEP-Carboxylase. Ce taux dépend des réserves enzymatiques maximales de la feuille, de la température et de l'humidité du sol.

$$\begin{cases} w_s = V_m/2 & \text{plantes en C}_3 \\ w_s = kc_i/p & \text{plantes en C}_4 \end{cases} \quad (6)$$

où :

- $p$  = pression atmosphérique (Pa)
- $k = 2 * 10^4 V_m$

#### d - Flux de PAR incident sur la feuille

Le taux de PAR incident sur la feuille, qui intervient dans le calcul de  $w_e$ , peut être approximé comme le montre la formule suivante. L'atténuation du rayonnement à travers le feuillage étant simplement décrite à l'aide d'une exponentielle. Cette formule permet, en fait, de donner le flux moyen de rayonnement résultant d'une atténuation qui augmente avec l'épaisseur du couvert végétal. La formule doit être pour cela intégrée sur la verticale (cf paragraphe 3.3.3)

$$F_{\pi} \cdot n = F_{\pi 0} \left[ \frac{G(\mu)}{\mu} \right] e^{-kL_T} \quad (7)$$

où :

- $F_{\pi 0}$  : valeur du flux de PAR au sommet de la canopée (LAI = 0) ( W/m<sup>2</sup>)
- $F_{\pi}$  : valeur du flux de PAR à la LAI = L ( W/m<sup>2</sup>)
- $L_T$  : indice de surface foliaire
- $\mu$  : cosinus de l'angle du zénith solaire
- $G(\mu)$  : projection de la surface des feuilles dans la direction du zénith solaire  $G(\mu)$  dépend de  $\chi_L$ , paramètre décrivant l'écart entre la distribution de l'angle des feuilles et une distribution sphérique.

#### e - Capacité catalytique de la Rubisco ( $V_m$ )

La capacité catalytique de la Rubisco  $V_m$  est obtenue en multipliant la capacité catalytique maximum de la Rubisco ( $V_{max}$ ) par une fonction dépendant de la température ( $f_T(T_c)$ ) et une dépendant du stress en humidité du sol ( $f_W(W_2)$ ). Ces deux fonctions sont détaillées dans le rapport de DEA de Florence Curie (2002).  $V_{max}$  est une propriété de la feuille proportionnelle à ses réserves en RuBisCO.

$$V_m = V_{max} f_T(T_c) f_W(W_2) \quad (8)$$

Il a été montré, grâce à des observations, que le profil vertical de  $V_m$  à l'intérieur de la canopée était distribué comme celui des PAR (rayonnement photosynthétiquement actif) c'est à dire à l'aide d'une simple exponentielle décroissante comme on l'a vu précédemment.

On a donc :

$$V_{max_L} = V_{max_0} e^{-kL_T} \quad (9)$$

où :

- $V_{max_L}$  : valeur de  $V_{max}$  pour un indice de surface foliaire (LAI) de L (mol/m<sup>2</sup>/s)
- $V_{max_0}$  : valeur de  $V_{max}$  au sommet de la canopée (LAI = 0) (mol/m<sup>2</sup>/s)

- $k$  : coefficient d'extinction des PAR
- $L_T$  : indice de surface foliaire

Le paramètre  $V_{max_0}$ , très important, varie selon le type de végétation (cf paragraphe 5.1). En effet, le  $V_{max_0}$  des plantes en  $C_4$  ( $V_{max_0} = 30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ) est beaucoup plus faible que celui des plantes en  $C_3$  ( $V_{max_0} = 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ).

### f - Assimilation nette

L'assimilation nette, qui correspond à la quantité de carbone fixée par la plante, est calculée à partir de l'assimilation brute, en retranchant à cette dernière le taux de respiration de la feuille.

$$A_n = A - R_d \quad (10)$$

où  $R_d$  représente le taux de respiration de la feuille ( $\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ). Celui-ci est estimé grâce au contenu en RuBisco de la feuille de la manière suivante (Collatz et al. 1991,1992) :

$$R_d = f_d V_m \quad (11)$$

où  $f_d$  : facteur de respiration = 0.015 pour les plantes en  $C_3$   
= 0.025 pour les plantes en  $C_4$

### **3.3.3 Intégration du modèle photosynthétique sur l'ensemble de la canopée**

Les équations permettant de calculer l'assimilation et la conductance stomatique (à l'échelle d'une feuille) peuvent à présent être intégrées verticalement sur toute la hauteur de la canopée. C'est en fait le terme  $e^{-kL_T}$ , que l'on retrouve dans le calcul de  $V_{max}$  et de  $F_{\pi} \cdot n$  (et donc dans les trois taux et  $R_d$ ), qui est intégré séparément de la façon suivante :

$$\int_0^{L_T/V} V N e^{-kL} dL = \Pi = \frac{V N - e^{-kL_T/V}}{k} \quad (12)$$

où :

- $V$  : fraction couverte par la végétation ( $V=1$ )
- $N$  : fraction verte
- $L_T$  : indice de surface foliaire
- $k$  : coefficient d'extinction des PAR dans la canopée

Une fois l'intégration réalisée, on obtient des valeurs intégrées pour  $w_c$ ,  $w_e$ ,  $w_s$ ,  $R_d$  et donc pour  $A_n$ , ce qui donne la conductance de la canopée  $g_c$  :

$$g_c = m \frac{A_n}{c_s} h_s p + b L_T \quad (13)$$

Pour comprendre les relations entre assimilation nette et conductance de la canopée il est indispensable de tracer les courbes correspondant aux deux types de fonctionnement photosynthétique ( $C_3$  et  $C_4$ ). Il a fallu choisir des valeurs pour les termes variant dans le modèle à savoir  $h_s, P, c_s$  et  $L_T$ . Les valeurs qui ont été choisies pour ces différents termes sont des valeurs moyennes calculées par le modèle CaB.

La figure 4 montre la relation existant entre conductance de la canopée et assimilation nette pour les deux types de plante.

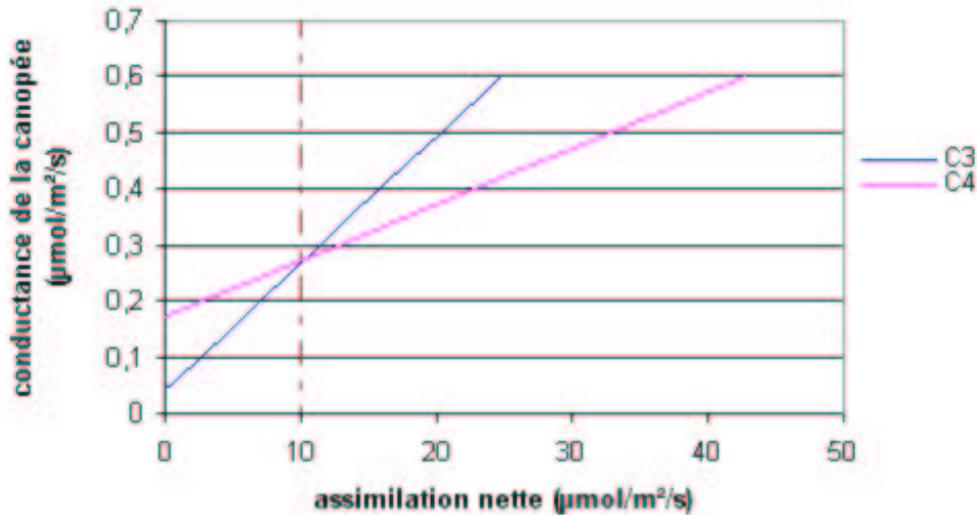


FIG. 4 – Relation entre la conductance de la canopée ( $g_c$ ) et l'assimilation nette ( $A_n$ ) pour  $h_sP = 90\,000$  Pa,  $c_s = 36$  Pa et  $L_T = 4.3$ .

Pour une même assimilation, tant que celle-ci est inférieure à environ  $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  la conductance des plantes en  $C_3$  est inférieure à celle des plantes  $C_4$ . Après cette valeur de  $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  ce sont les plantes en  $C_3$  qui ont une conductance plus importante que celles en  $C_4$ , pour une même assimilation (figure 4). Les variables  $h_sP$ ,  $c_s$  et  $L_T$  sont des valeurs moyennes ; la valeur limite de  $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  n'est donc qu'une approximation. La position relative des 2 courbes est liée à l'efficacité d'utilisation de l'eau des deux types de plantes. En effet, les plantes en  $C_4$  ont, pour une même assimilation, une conductance donc une perte en eau plus faible que les plantes en  $C_3$ .

### 3.3.4 Couplage du modèle photosynthétique et du modèle stomatique

La concentration interne en  $\text{CO}_2$ ,  $c_i$ , est une variable indépendante dans le modèle photosynthétique mais c'est une variable d'état au niveau de la feuille déterminée par l'assimilation de  $\text{CO}_2$  par photosynthèse et l'apport de  $\text{CO}_2$  par diffusion à travers les stomates. A ce titre, elle répond à l'équation empirique suivante :

$$c_i = c_s - 1.6 \frac{A_n P}{g_c} \quad (14)$$

où le facteur 1.6 explique le rapport des diffusivités de  $\text{CO}_2$  et de vapeur d'eau dans le pore du stomate.

En fait, cette équation est couplée à plusieurs autres équations du modèle photosynthétique, par l'intermédiaire de variables communes, et la résolution couplée de ces équations est détaillée par Curie (2002).

## 4 Résultats : différences entre plantes en $C_3$ et en $C_4$ dans CaB2

### 4.1 Vérification de la sensibilité de phosib aux différents stress

#### 4.1.1 Principe

Notre objectif est ici de tester que le fonctionnement de la nouvelle paramétrisation "phosib" est bien celui qui est attendu. Il s'agit donc d'établir des courbes similaires à celles qui comparent les réponses des plantes en  $C_3$  et  $C_4$  à la température, au PAR et à la pression en  $\text{CO}_2$  dans Collatz et al. (1992), et qui sont présentées en figures 1, 2 et 3.

TAB. 1 – Liste des paramètres d’entrée et de leurs valeurs pour la vérification de la réponse aux stress environnementaux.

Paramètres d’entrée	Valeurs attribuées	Gamme de variations
Coefficient de dispersion du PAR (-)	0.10	-
Fraction directe du PAR (-)	0.50	-
Indice de surface foliaire (-)	4.78	-
Fraction verte (-)	0.81	-
Pression de surface (mb)	1013	-
Cosinus de l’angle du zénith solaire (-)	0.76	-
Pression partielle en vapeur d’eau (Pa)	16	-
Température de la canopée (°C)	25	0-45
Rayonnement photosynthétiquement actif (W/m <sup>2</sup> )	600	0-600
Pression partielle de CO <sub>2</sub> dans l’air (Pa)	28	0-60

Pour ce faire, la paramétrisation phosib a été isolée du modèle CaB2, afin d’analyser la réponse de l’assimilation nette au trois facteurs ci-dessus dans des conditions proches de celles de Collatz et al. (1992). Le tableau 1 regroupe l’ensemble des paramètres prescrits en entrée de “phosib” pour cet exercice, qui ont été choisis pour leur similarité avec l’article de Collatz et al. (1992).

Pour les variations de température et de PAR, la pression partielle de CO<sub>2</sub> à l’intérieur de la feuille a été fixée par Collatz et al. (1992) à des valeurs différentes suivant le type de végétation : 15 Pa pour les C<sub>4</sub> et 25 Pa pour les C<sub>3</sub>. La conception de la paramétrisation phosib ne permet pas d’imposer une valeur de pression en CO<sub>2</sub> à l’intérieur de la plante. En effet, ce paramètre n’est pas une entrée de phosib mais il est calculé à l’intérieur du sous-programme à partir de la pression en CO<sub>2</sub> dans l’atmosphère (équation 14). Il a donc fallu choisir une pression en CO<sub>2</sub> de l’atmosphère permettant d’obtenir des valeurs de pression en CO<sub>2</sub> à l’intérieur des feuilles proches de celles de l’article. La valeur retenue est de 28 Pa ce qui correspond à la quantité de CO<sub>2</sub> présente dans l’atmosphère avant le début de l’ère industrielle. Les variations de pression en CO<sub>2</sub> de l’atmosphère entre 0 et 60 Pa correspondent à des variations pression en CO<sub>2</sub> à l’intérieur des feuilles de 0 à 40 Pa, dans la gamme de celles examinées Collatz et al. (1992).

Le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), quand il n’est pas le facteur variable, doit correspondre selon Collatz et al. (1992) à un éclairage important (1500  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ), et il a été fixé pour notre exercice à 600 W/m<sup>2</sup>. Quant à la température, elle est fixée à 25 °C quand elle n’est pas le facteur variable, et varie entre 0 et 45 °C (par paliers de 1°C) sinon.

Pour chacune des conditions envisagées, le modèle va calculer les trois taux limitant l’assimilation ainsi que la résultante de ces trois taux, l’assimilation brute. La figure 5 montre les variations de cette dernière en fonction des trois stress environnementaux étudiés. Le détail du jeu des trois taux sur l’assimilation est expliqué dans Curie (2002).

#### 4.1.2 Résultats

Quand la température varie, c’est principalement  $w_c$  (non représenté) qui contrôle le taux d’assimilation, ce qui est normal car il dépend de la température (paragraphe 3.3). Tant que la température est inférieure à 20°C, ce sont les plantes en C<sub>3</sub> qui présentent une assimilation supérieure à celles des plantes en C<sub>4</sub> mais une fois cette température dépassée, les plantes en C<sub>4</sub> assimilent d’avantage. Ce comportement est très proche de celui qui est présenté en figure 3 (Collatz et al., 1992). Les petites différences

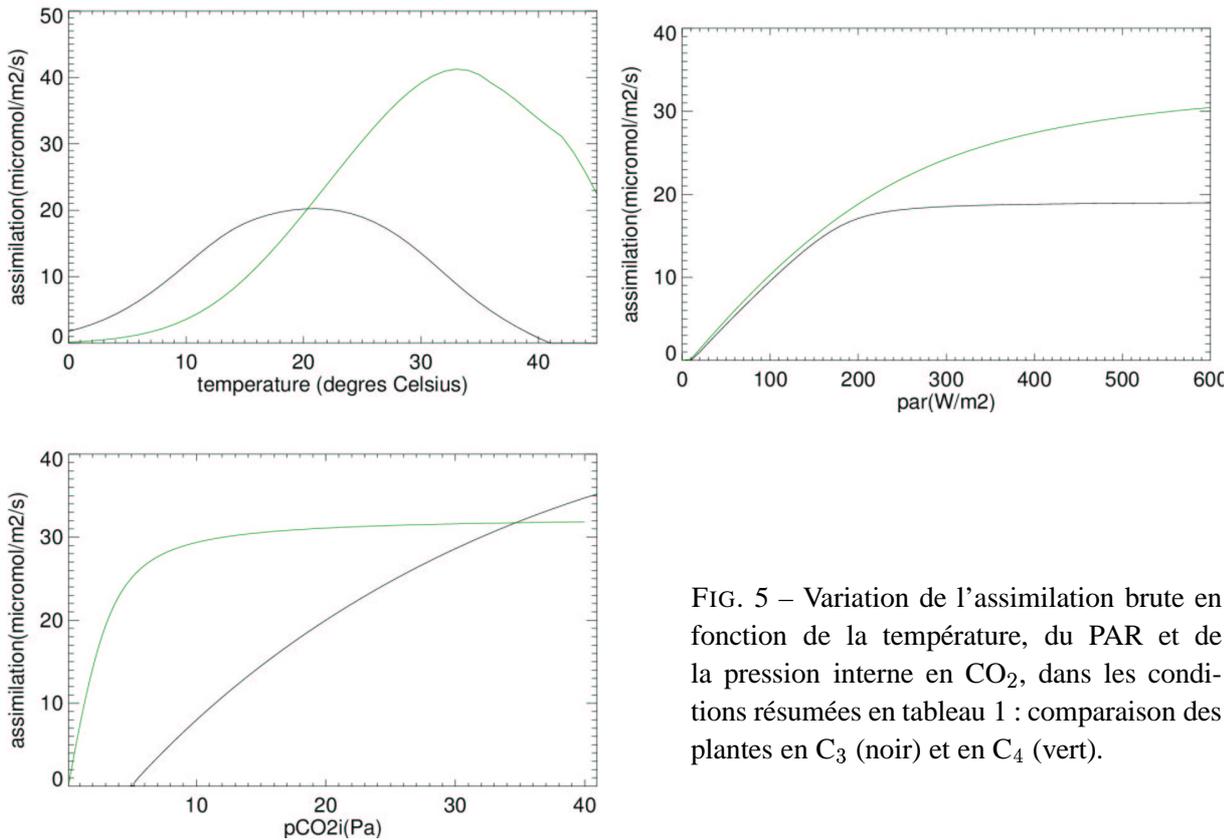


FIG. 5 – Variation de l’assimilation brute en fonction de la température, du PAR et de la pression interne en  $\text{CO}_2$ , dans les conditions résumées en tableau 1 : comparaison des plantes en  $\text{C}_3$  (noir) et en  $\text{C}_4$  (vert).

observées entre les résultats résident très certainement dans le fait que les conditions expérimentales de l’article ont été reproduites de manière imparfaite.

Quand le PAR varie, quelle que soit sa valeur, l’assimilation des plantes en  $\text{C}_3$  est inférieure à celle des plantes en  $\text{C}_4$ . Au départ, la pente de la courbe est la même pour les deux types de plantes, mais les  $\text{C}_4$  atteignent leur plateau de saturation à la lumière pour des rayonnements plus forts que les  $\text{C}_3$ . Ces résultats correspondent bien à ceux de la figure 2, ce qui montre que le fonctionnement de la paramétrisation phosib vis à vis de la lumière est cohérent avec celui décrit par Collatz et al. (1992).

L’assimilation simulée en fonction de la pression interne en  $\text{CO}_2$  par “phosib” est équivalente à celle présentée en figure 1 (Collatz et al., 1992), ce qui finit de valider cette paramétrisation. On retrouve notamment le fait que les plantes en  $\text{C}_4$  atteignent un plateau de saturation très rapidement, ce qui leur permet de photosynthétiser d’avantage que les plantes en  $\text{C}_3$  pour les pressions en  $\text{CO}_2$  inférieures à 34 Pa. Au delà de cette limite, ce sont les plantes en  $\text{C}_3$  qui assimilent plus.

#### 4.1.3 Fonctionnement de phosib dans le modèle CaB2

Lors de la vérification ci-dessus, les valeurs des paramètres ont été imposées par similarité avec Collatz et al. (1992). Deux paramètres cependant sont différents dans la version “opérationnelle” de phosib, telle qu’elle a été introduite dans SiB2, et donc dans CaB2.

Le premier est la pression en  $\text{CO}_2$  dans l’atmosphère, fixée pour la vérification de phosib à la valeur de 28 Pa, qui correspond à la quantité de  $\text{CO}_2$  présente dans l’atmosphère avant le début de l’ère industrielle. La valeur actuelle de la pression en  $\text{CO}_2$  de l’atmosphère est beaucoup plus importante et atteint 36 Pa.

Le second paramètre à être modifié est  $V_{max0}$  qui représente la capacité catalytique maximum de la RuBisCO. En effet, Sellers et al. (1996) donnent pour SiB2 des valeurs de  $V_{max0}$  qui sont légèrement

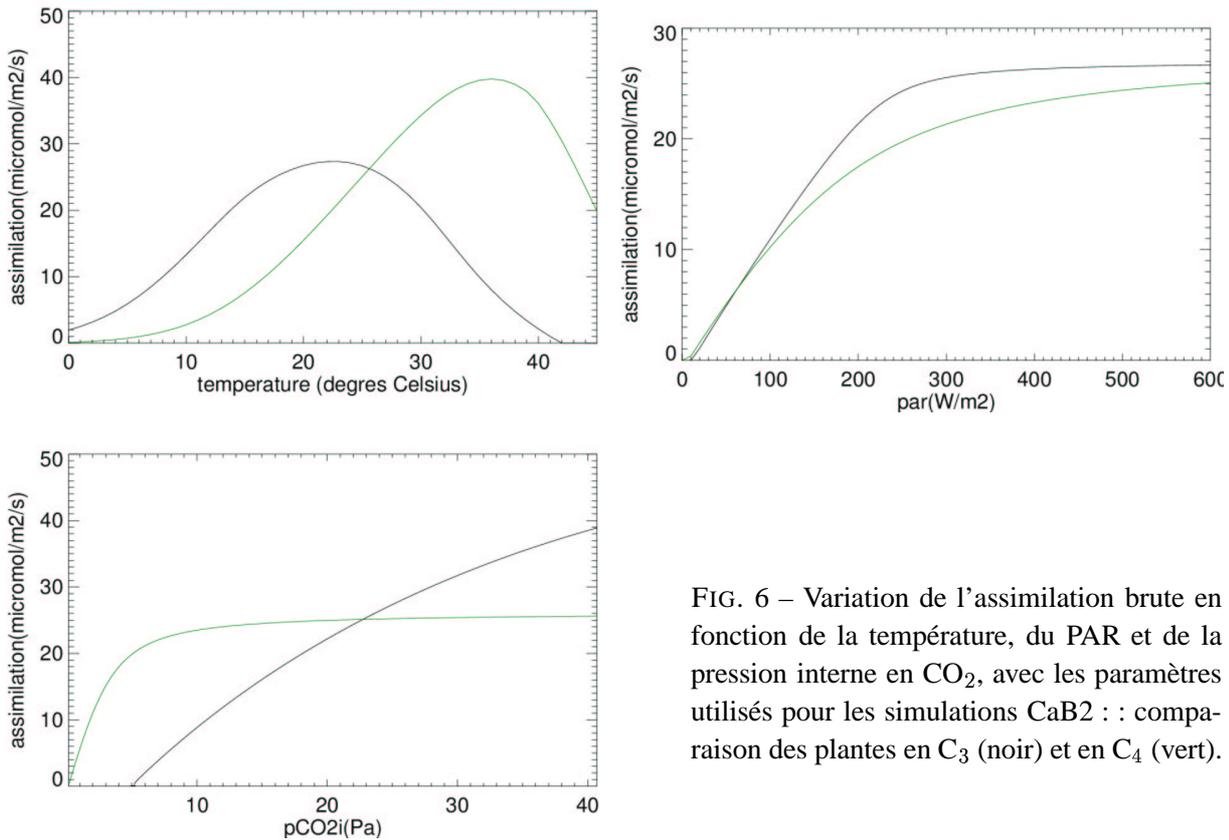


FIG. 6 – Variation de l’assimilation brute en fonction de la température, du PAR et de la pression interne en CO<sub>2</sub>, avec les paramètres utilisés pour les simulations CaB2 : : comparaison des plantes en C<sub>3</sub> (noir) et en C<sub>4</sub> (vert).

TAB. 2 – Valeurs des  $V_{max0}$  (en  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ) des deux articles de Collatz

$V_{max0}$	Vérification : Collatz et al. (1992)	CaB2 : Collatz et al. (1996)
C <sub>3</sub>	90	100
C <sub>4</sub>	39	30

différentes de celles de Collatz et al. (1992). Ce sont les valeurs les plus récentes (tableau 2) qui sont utilisées dans CaB2.

Les simulations de sensibilité de phosib aux différents stress 4.1 ont été répétées avec les nouvelles valeurs de  $V_{max0}$  et la pression en CO<sub>2</sub> actuelle, c’est à dire avec la configuration de phosib intégrée dans CaB2. La figure 6 montre que les courbes d’assimilation ont globalement la même forme que celles réalisées lors de la vérification du fonctionnement de la paramétrisation phosib. Malgré ces ressemblances générales, ces courbes diffèrent sur quelques points.

Tout d’abord, les courbe d’assimilation en fonction de la température des plantes en C<sub>3</sub> et en C<sub>4</sub> ne se croisent pas à la même température. L’abscisse de leur intersection était située précédemment à 20°C alors qu’ici la température de changement de comportement entre les deux types de plantes est beaucoup plus élevée (26°C). De ce fait, l’avantage des plantes en C<sub>4</sub> lorsque la température est forte est retardé.

Ensuite, sur le graphique représentant l’assimilation en fonction du PAR, les courbes des C<sub>3</sub> et celles des C<sub>4</sub> sont inversées : la courbe des C<sub>3</sub> se trouve au dessus de celle des C<sub>4</sub> alors que c’était le contraire lors de la vérification du fonctionnement de phosib.

Enfin, le point d’intersection des deux courbes représentant l’assimilation en fonction de la pression en CO<sub>2</sub> a lieu à une pression interne en CO<sub>2</sub> beaucoup plus faible. Cette fois encore, ce changement réduit l’avantage des plantes en C<sub>4</sub> par rapport aux plantes en C<sub>3</sub>.

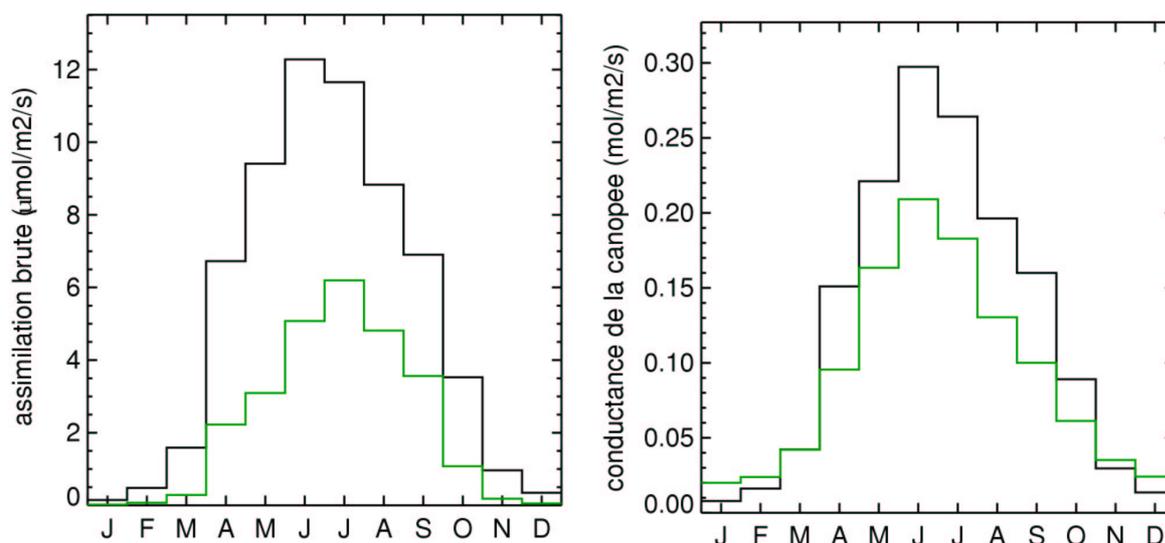


FIG. 7 – Comparaison de l’assimilation brute et de la conductance associée des plantes en  $C_3$  (noir) et  $C_4$  (vert) en moyenne spatiale sur le bassin de la Seine en 1987.

#### 4.1.4 Résumé

L’exercice de vérification ci-dessus a montré que le mode de fonctionnement de la paramétrisation phosib est conforme à celui attendu. Il a également permis de mieux comprendre l’influence des trois facteurs température, PAR, et  $CO_2$ , sur l’assimilation brute, qui intervient dans le calcul de la conductance / résistance de la canopée. Ces conclusions restent évidemment valables autour des conditions de référence de CaB2 ( $pCO_2 = 36$  Pa et  $V_{max0} = 30/100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  pour les  $C_4/C_3$ ), qui réduisent cependant l’avantage des plantes en  $C_4$  sur celles en  $C_3$ . Ces derniers résultats (section 4.1.3) permettront de comprendre et de mieux interpréter les sorties de CaB2 dans la suite.

## 4.2 Influence des différences $C_3/C_4$ sur le bilan d’eau du bassin de la Seine

C’est ici l’ensemble du modèle CaB2 qui est utilisé, avec les paramètres du paragraphe 4.1.3 (pression en  $CO_2$  de l’atmosphère de 36 Pa et valeurs de  $V_{max0}$  de 30 pour les  $C_4$  et 100 pour les  $C_3$ ). Le même type de végétation ( $C_3$  ou  $C_4$ ) a été attribué à chacun des 29 sous-bassins unitaires de CaB2, et les conditions météorologiques sont issues des données ISLSCP pour 1987 (Sellers et al., 1996b).

### 4.2.1 Influence sur la résistance et la conductance

La figure 7 montre que l’assimilation brute des plantes en  $C_4$  est toujours inférieure à celle des plantes en  $C_3$ , ce qui se comprend bien à partir de la figure 6. Celle-ci montre en effet que, pour une pression en  $CO_2$  de l’atmosphère de 36 Pa, les seules conditions où l’assimilation brute des  $C_4$  peut être inférieure à celle des  $C_3$  sont pour des températures de l’air supérieures à  $26^\circ\text{C}$ , ce qui est rare dans le bassin de la Seine.

La conductance, elle, n’est pas systématiquement inférieure pour les  $C_4$  : on observe la relation inverse en hiver, quand l’assimilation brute est faible. Ceci s’explique aisément par la figure 4), qui montre le lien entre l’assimilation nette (assimilation brute - respiration) et la conductance. Néanmoins, pendant la majeure partie de l’année, qui correspond à la période d’activité de la végétation (printemps à automne), la conductance des plantes en  $C_4$  est inférieure à celle des plantes en  $C_3$ , ce qui correspond bien à une efficacité d’utilisation de l’eau (EUE) plus élevée pour les premières (section 2.2).

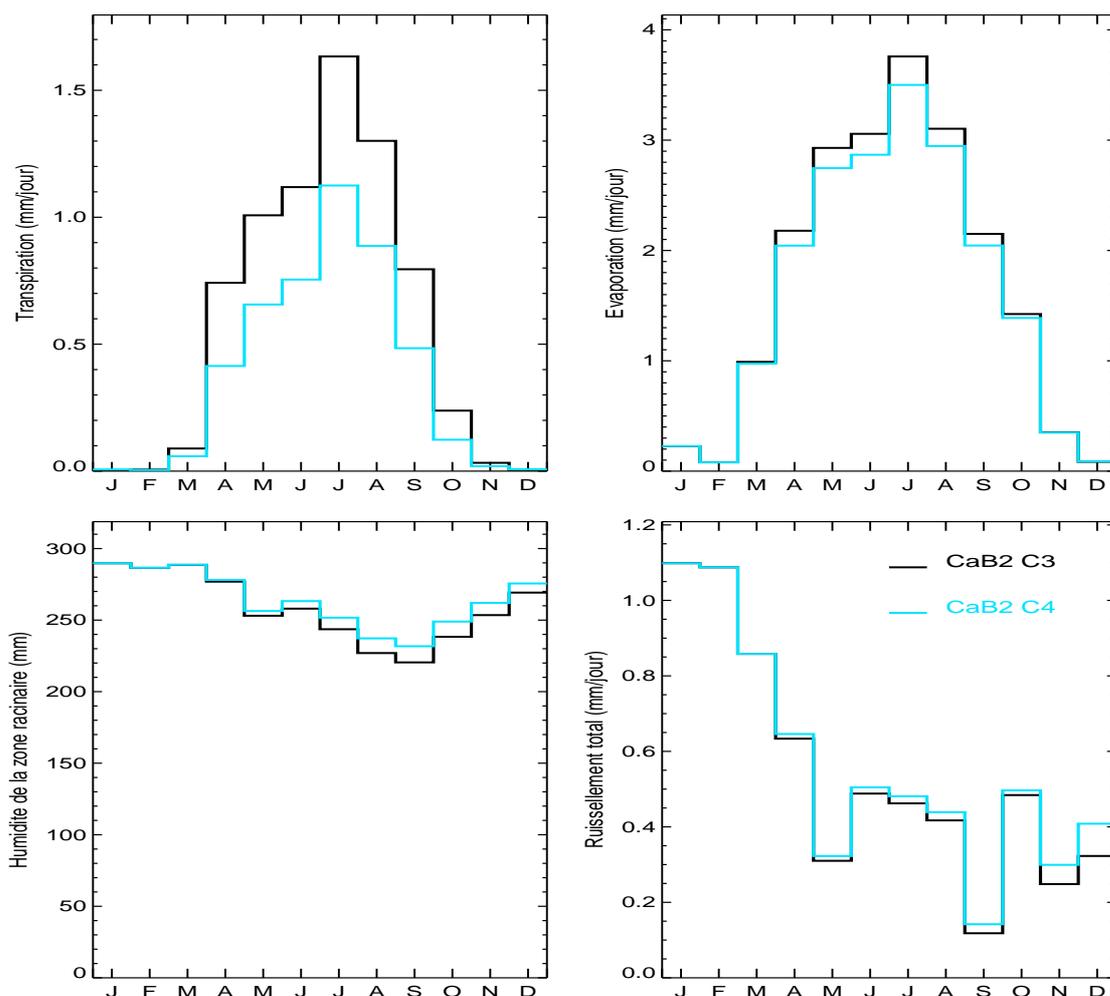


FIG. 8 – Comparaison des bilans d’eau simulés par CaB2 pour les plantes en C<sub>3</sub> (noir) et C<sub>4</sub> (bleu) en moyenne spatiale sur le bassin de la Seine en 1987 : transpiration, évaporation totale, humidité de la zone racinaire et ruissellement total.

#### 4.2.2 Conséquences sur le bilan d’eau

La conductance de la canopée (inverse de la résistance) contrôle directement la transpiration du couvert végétal : plus la conductance est élevée, plus la transpiration est forte. C’est ce qu’on observe sur la figure 8, qui montre que les plantes en C<sub>3</sub> transpirent plus que les plantes en C<sub>4</sub> pendant la période d’activité de la végétation. En hiver, la transpiration est très faible quelque soit le type de couvert en raison des conditions climatiques, si bien que les différences entre les C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> sont négligeables. En moyenne sur l’année, les plantes en C<sub>4</sub> ont une transpiration réduite de 32 % par rapport à celle des C<sub>3</sub>.

Cette différence sur la transpiration entre les deux types de plante se répercute sur l’évaporation totale, mais de manière atténuée. L’évaporation totale est en effet constituée de quatre flux : la transpiration (limitée par la résistance de la canopée, ou favorisée par la conductance associée), l’évaporation du sol nu (limitée par la résistance du sol), l’évaporation de l’eau interceptée (qui est ici la même pour les C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub>, auxquelles nous avons assigné les mêmes paramètres morphologiques, dont l’indice de surface foliaire qui contrôle l’interception) et la sublimation (négligeable dans le bassin de la Seine par rapport aux autres termes de l’évaporation). Dans le bassin de la Seine, on peut donc dire que les différences d’évaporation totale se réduisent à celles de la transpiration et de l’évaporation du sol nu. Dans le modèle

CaB2, la valeur respective de ces deux flux dépend non seulement du poids relatif des résistances de la canopée et du sol nu, mais aussi des conditions climatiques, qui contraignent fortement l'évaporation totale. C'est ce fort contrôle atmosphérique qui limite les différences d'évaporation totale par rapport à celles de la transpiration. Une conséquence est l'augmentation de l'évaporation du sol nu dans le cas des plantes en  $C_4$ .

Finalement, l'évaporation totale des plantes en  $C_4$  étant plus faible que celle des plantes en  $C_3$ , leur humidité dans la zone racinaire est plus forte, ce qui favorise les écoulements, qu'ils soient de base ou superficiels.

Les différences observées sur le bilan en eau des plantes en  $C_3$  et  $C_4$  correspondent bien à ce qui était attendu du fait de la meilleure efficacité d'utilisation de l'eau des plantes en  $C_4$ . Cependant, bien que l'influence du type de végétation  $C_3$  ou  $C_4$  soit relativement importante sur la transpiration, les effets sur le bilan d'eau restent très faibles, à cause du fort contrôle de l'atmosphère sur l'évaporation totale. La différence sur le ruissellement total n'est ainsi que de 2 % en moyenne annuelle sur l'ensemble du bassin de la Seine.

## 5 Eléments pour la discussion des différences entre plantes en $C_3$ et en $C_4$

Cette section présente les résultats de plusieurs tests de sensibilité de CaB2, qui ont été réalisés afin de mieux cerner l'importance qualitative des différences présentées ci-dessus, en les comparant à des différences d'origine différente.

### 5.1 Sensibilité aux paramètres de phosib

Nous avons tout d'abord testé la robustesse des résultats précédents par rapport au choix des paramètres de phosib. Selon Collatz et al. (1992), les paramètres importants les plus variables du modèle photosynthétique sont  $V_{max0}$ , la capacité catalytique maximum de la Rubisco, et  $k$ , la pente initiale de l'assimilation en fonction de la pression partielle de  $CO_2$  (pour les plantes en  $C_4$  seulement, voir équation 6). On peut rajouter le taux de respiration  $R_d$  qui change aussi considérablement lors de l'évolution de la plante.

Robichaux et Pearcy (1980) ont montré que  $V_{max0}$ ,  $R_d$  et  $k$  co-varient (en lien avec la quantité d'azote présent dans la feuille) lorsque les conditions environnementales changent. En absence de stress lié à la température ou à l'humidité du sol ou de l'air, ils posent :

- $V_{max0} = 39 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$
- $k = 0.7 \text{ mol/m}^2/\text{s} = 18000 V_m$
- $R_d = 0.8 \mu\text{mol/m}^2/\text{s} = 0.021 V_m$

Selon l'équation 8,  $V_m$  est fonction de  $V_{max0}$ , de la température et de l'humidité du sol. De ce fait, le paramètre  $V_{max0}$  devient le paramètre le plus important à estimer.

Nous avons donc cherché à savoir si ce paramètre était susceptible de modifier suffisamment le comportement des deux types de plantes pour entraîner une inversion des différences de transpiration entre  $C_3$  et  $C_4$ . Trois tests ont été effectués pour chacun des 2 types de plante :

- $V_{max0} = 30 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  (valeur estimée des plantes  $C_4$ )
- $V_{max0} = 65 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  (valeur intermédiaire)
- $V_{max0} = 100 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  (valeur estimée des plantes  $C_3$ )

Ces tests ont été réalisés sur une seule journée, pour pouvoir suivre les évolutions nyctémérales de la conductance. La journée sélectionnée est le 15 juillet 1987, car la transpiration et la conductance y sont élevées.

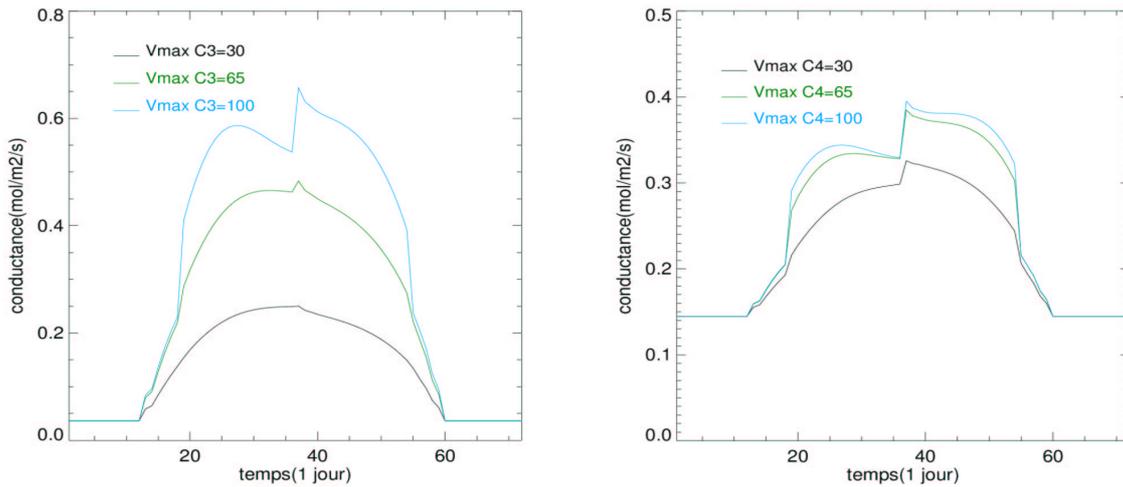


FIG. 9 – Sensibilité de la conductance de la canopée à  $V_{max_0}$  au cours d’une journée (15 juillet 1987) : à gauche les  $C_3$  et à droite les  $C_4$ . L’axe des abscisses indique le nombre de pas de temps de 20 minutes.

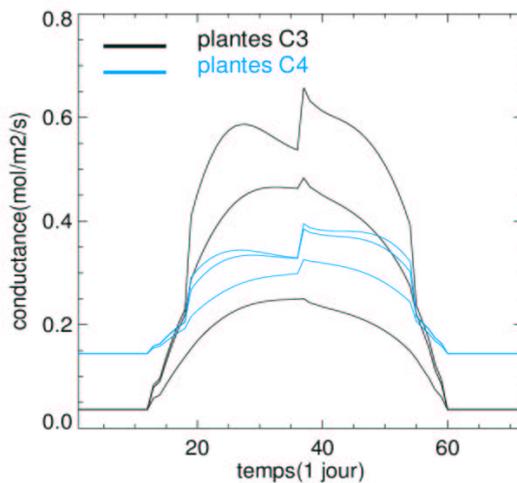


FIG. 10 – Evolution de la conductance des deux types de plantes pour un  $V_{max_0}$  égal à 30, 60 et 90  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (au cours du 15 juillet 1987). L’axe des abscisses indique le nombre de pas de temps de 20 minutes.

$V_{max_0}$  traduit la quantité de Rubisco présente dans la feuille, qui influence positivement l’assimilation nette, et donc la conductance (figure 4). La figure 9 illustre cette relation entre  $V_{max_0}$  et la conductance, pour les plantes en  $C_3$  comme pour celles en  $C_4$ . Une bonne estimation du paramètre  $V_{max_0}$  est donc très importante puisque ce paramètre a une influence non négligeable sur la conductance de la canopée.

La figure 10 compare les résultats obtenus pour la conductance lorsque la même valeur de  $V_{max_0}$  (soit faible, soit intermédiaire, soit forte) est attribuée aux deux types de plantes. Les écarts entre les courbes de conductance des  $C_3$  sont beaucoup plus importants que ceux des  $C_4$ , ce qui montre que le paramètre  $V_{max_0}$  a une influence plus grande dans le modèle photosynthétique des plantes en  $C_3$  que dans celui des plantes en  $C_4$  (ce qui est parfaitement cohérent avec le fonctionnement de la photosynthèse de ces deux types de plantes).

Il est également possible de déterminer pour quelles valeurs de  $V_{max_0}$  une inversion peut avoir lieu entre les conductances des plantes en  $C_3$  et en  $C_4$ . Quelque soit la valeur du  $V_{max_0}$  des plantes en  $C_4$ , c’est quand  $V_{max_0} = 30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  pour les plantes en  $C_3$  que la conductance de ces dernières devient inférieure à celle des  $C_4$ . Cette valeur est suffisamment éloignée de celle qui est recommandée par Collatz et al. (1992) pour accepter avec confiance les résultats de la section 4.2.

En résumé,  $V_{max_0}$  est un paramètre susceptible de modifier notablement la conductance et par

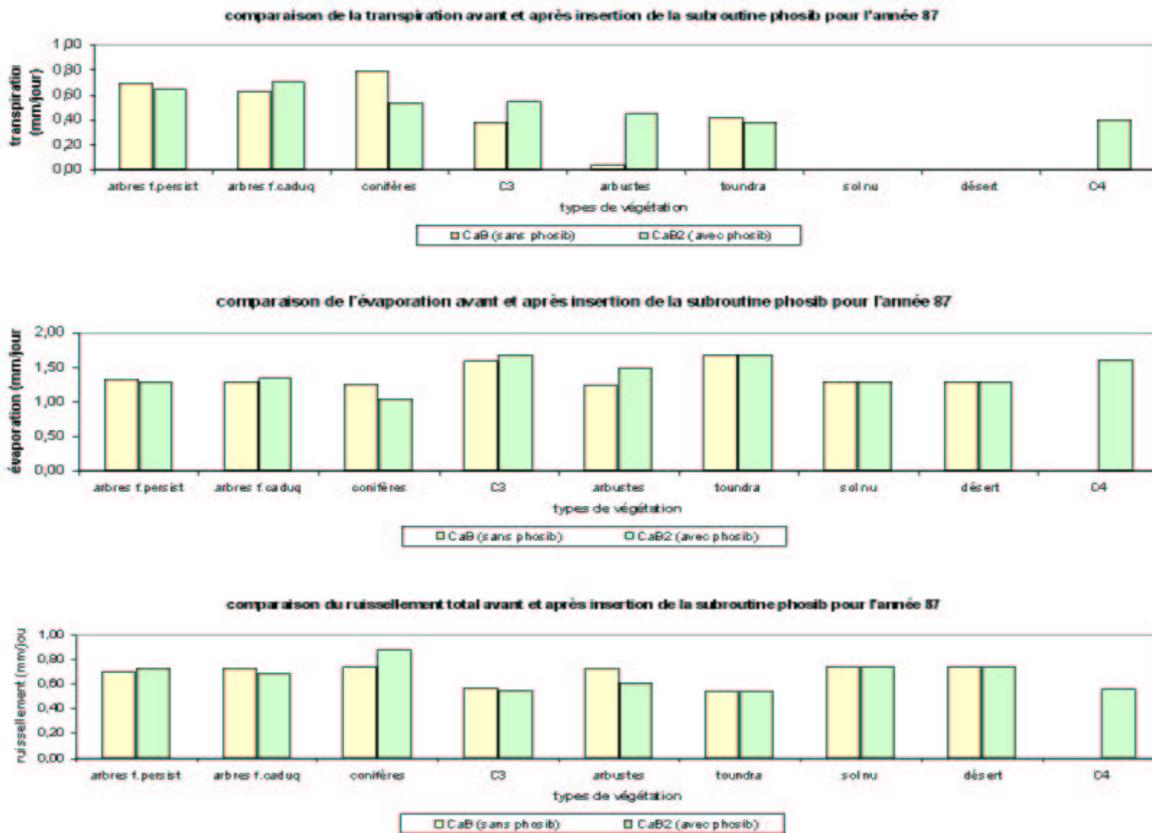


FIG. 11 – Comparaison de la transpiration, de l'évaporation totale et des écoulements totaux simulés par CaB et CaB2 en 1987 sur le bassin de la Seine.

conséquence la transpiration des deux types de plantes. Néanmoins, il est nécessaire que l'erreur sur ce paramètre soit relativement importante pour engendrer une inversion relative de la transpiration entre plantes en C<sub>3</sub> et en C<sub>4</sub>. Ce résultat est, du moins, vrai pour les conditions de température, de pression en CO<sub>2</sub> et d'ensoleillement du 15 juillet 1987.

## 5.2 Différences entre CaB et CaB2

Pour évaluer l'intérêt de la nouvelle paramétrisation de la végétation, il est intéressant de comparer les résultats obtenus avec le modèle CaB (sans phosib) et avec le modèle CaB2 (avec phosib).

### 5.2.1 Comparaison des bilans d'eau pour les différents types de végétation

La figure 11 présente les moyennes annuelles sur le bassin de la Seine des principaux termes du bilan d'eau (transpiration, évaporation totale et ruissellement total) simulés par CaB et CaB2 pour les différents types de végétation. Il est important de noter qu'ici, les seules différences entre les types de végétation sont celles qui concernent la conductance, et que tous les autres paramètres, notamment morphologiques, sont identiques pour tous les types de végétation (leurs valeurs sont issues de l'observation satellitaire en 1987 et fournies dans le jeu de données ISLSCP (Sellers et al., 1996b)).

Ce sont les conifères, les graminées (en C<sub>3</sub>) et les arbustes qui présentent les différences les plus marquées en terme de transpiration. Ces différences se répercutent sur l'évaporation totale et sur le ruissellement total. Mais les deux seuls types à apporter une modification sensible du bilan d'eau sont les

TAB. 3 – Comparaison des différences de transpiration, d'évaporation totale et de ruissellement total entre forêt et graminées (C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>) pour les modèles CaB et CaB2.

Type de végétation	Transpiration	Evaporation	Ruissellement
CaB2 : C <sub>3</sub> -C <sub>4</sub>	31.58 %	4.26 %	-1.85 %
C <sub>3</sub> : CAB-CaB2	-36.56 %	-4.88 %	3.57 %
CaB : C <sub>3</sub> -forêt	-48 %	22.22 %	-23.02 %
CaB2 : C <sub>3</sub> -forêt	-24 %	22.52 %	-22.58 %

conifères et les arbustes. Ainsi, le ruissellement total augmente de 17 % pour les conifères lors du changement de paramétrisation et il diminue de 17 % pour les arbustes. Notons cependant que, dans le bassin de la Seine, les conifères sont faiblement représentés, et les arbustes (selon la définition accordée par CaB et CaB2 à ce biome) sont absents. En ce qui concerne les autres types de végétation, les modifications sont très faibles.

Cette convergence entre CaB et CaB2 est parfaitement normale (le contraire aurait été embêtant), et montre que sous les conditions climatiques de 1987, ces deux modèles sont relativement interchangeables.

### 5.2.2 Mise en perspective des différences entre C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub>

Comme nous l'avons déjà examiné en section 4.2, la paramétrisation phosib permet d'introduire les graminées en C<sub>4</sub> comme le Maïs, mais les différences avec les graminées en C<sub>3</sub> (comme le Blé) sont faibles. Pour mieux caractériser cette différence, le tableau 3 la compare à d'autres différences entre types de végétation. Il montre que les différences entre les graminées C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> de CaB2 sont :

- du même ordre de grandeur que les différences entre les graminées C<sub>3</sub> de CaB et CaB2 (quelques % pour évaporation et ruissellement totaux),
- largement plus faibles que celles qui existent entre forêt (caducifoliée) et graminée C<sub>3</sub> (lesquelles sont supérieures à 20% pour évaporation et ruissellement totaux quelque soit le modèle). Notons que la différence entre forêt et graminées correspond à l'hétérogénéité maximale envisageable par CaB ou CaB2 sur le bassin de la Seine.

On peut donc affirmer avec confiance que le bilan d'eau simulé par le modèle CaB2 sur la Seine en 1987 est vraiment très peu sensible au fait que la prairie soit composée de graminées en C<sub>3</sub> ou en C<sub>4</sub>. Cette conclusion a cependant une limite, à savoir que les différences qui pourraient être dues à une morphologie et une phénologie différentes entre les C<sub>3</sub> et les C<sub>4</sub> ne sont pas prises en compte dans cette étude.

## 5.3 Sensibilité au réchauffement global

### 5.3.1 Contexte

La réalité d'un réchauffement global dû à l'augmentation des gaz à effet de serre, et notamment du CO<sub>2</sub> atmosphérique, fait l'objet d'un consensus de plus en plus affirmé (Houghton et al., 2001). Ce consensus repose sur la convergence de nombreux éléments de preuve, relatifs (i) aux tendances de la température au cours des derniers siècles, (ii) à la comparaison de telles tendances avec la variabilité naturelle du système climatique, (iii) aux simulations par des modèles de circulation générale (MCG) du changement climatique qui pourrait résulter d'augmentations variées de gaz à effet de serre (ce changement dépasse le seul réchauffement et concerne aussi le cycle de l'eau).

Ainsi, trois simulations du changement climatique causé par un doublement du CO<sub>2</sub> atmosphérique,

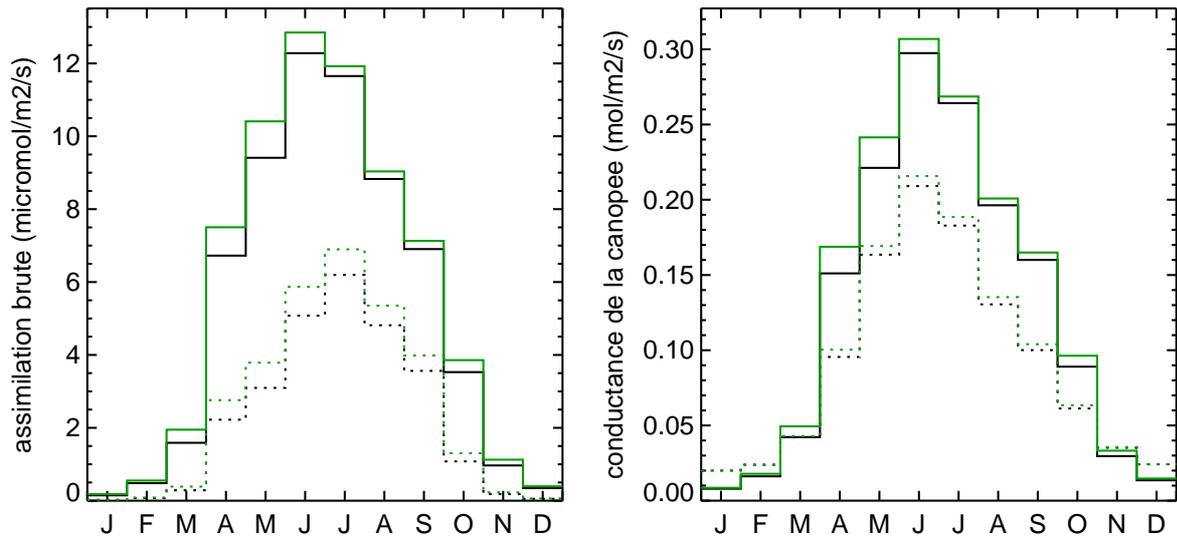


FIG. 12 – Evolution de l’assimilation brute et de la conductance associée des plantes en  $C_3$  (traits pleins) et en  $C_4$  (pointillés), lorsque la température de l’année 1987 est augmentée de  $2^\circ\text{C}$  (moyenne spatiale sur le bassin de la Seine). Les températures actuelles correspondent aux courbes en noir et les températures augmentées de  $2^\circ\text{C}$  correspondent aux courbes vertes.

réalisées par Météo-France (avec deux versions différentes du MCG Arpège) et par le Laboratoire de Météorologie Dynamique (LMD), montrent toutes une augmentation de la température d’environ  $2^\circ\text{C}$  sur le bassin de la Seine, tout au long de l’année (Ducharne and Déqué, 2003; Ducharne et al., 2001).

A priori, la photosynthèse réagit à la température, et elle réagit différemment pour les plantes en  $C_3$  et en  $C_4$  (figure 6). Il est donc intéressant de savoir si l’augmentation de température simulée par les MCG peut avoir des conséquences directes sur (1) la conductance de la canopée, et par suite sur la transpiration et les bilans d’eau, et (2) sur les différences entre les plantes en  $C_3$  et  $C_4$ .

### 5.3.2 Résultats

Pour cette étude de sensibilité, nous avons restreint le changement climatique à une augmentation de température. En particulier, la pression partielle en  $\text{CO}_2$  est supposée constante, alors que c’est son augmentation qui entraîne le réchauffement (l’effet isolé d’un doublement de  $\text{CO}_2$  sera examiné en section 5.4). Nous avons donc réalisé deux nouvelles simulations avec le modèle CaB2, forcé par les variables météorologiques de 1987, sauf pour la température qui a été augmentée de  $2^\circ\text{C}$ . L’ensemble du bassin est couvert de graminées en  $C_3$  dans la première de ces simulations, et de graminées en  $C_4$  dans la seconde.

Les figures 12 et 13 montrent que les différences existant entre plantes en  $C_3$  et plantes en  $C_4$  ne sont que très faiblement modifiées quand la température augmente de  $2^\circ\text{C}$ . Les assimilations brutes augmentent pour les deux types de plantes, mais l’écart dû à la température est légèrement plus faible pour les  $C_3$  que pour les  $C_4$ . Ceci correspond parfaitement à la figure 6, car la température de l’air ne dépasse que rarement  $26^\circ\text{C}$ , que la température soit celle de 1987 ou qu’elle soit augmentée de  $2^\circ\text{C}$ .

Alors que les courbes d’assimilation se rapprochent donc légèrement, les écarts sur la conductance tendent à augmenter. Ceci est lié à la différence de pente des courbes reliant conductance à assimilation (figure 4). En effet, quand l’assimilation nette augmente, la conductance des plantes en  $C_4$  augmente moins que celles des plantes en  $C_3$ , ce qui amplifie la différence entre les conductances des plantes en  $C_3$  et en  $C_4$ , et entraîne une augmentation des différences entre la transpiration des  $C_3$  et des  $C_4$ .

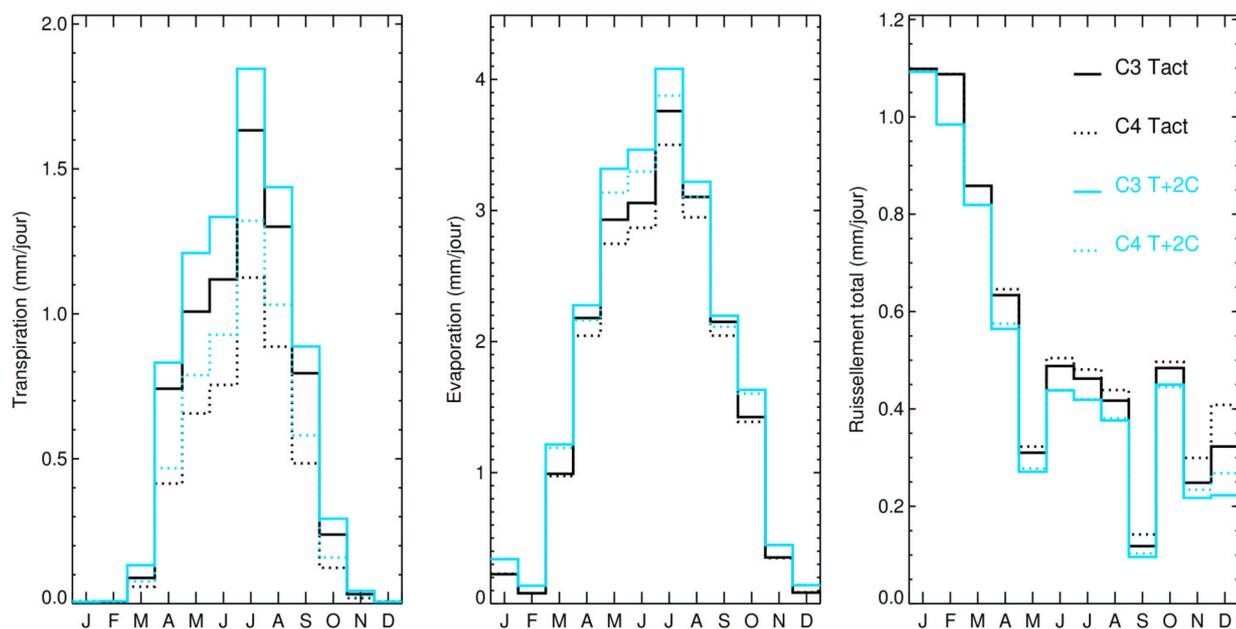


FIG. 13 – Evolution de la transpiration, de l'évaporation et du ruissellement totaux lorsque la température de l'année 1987 est augmentée de 2°C, pour les plantes en C<sub>3</sub> (traits pleins) et en C<sub>4</sub> (pointillés). Les températures actuelles correspondent aux courbes en noir et les températures augmentées de 2°C correspondent aux courbes bleues.

TAB. 4 – Tableau des différences (C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>) de transpiration, d'évaporation et de ruissellement pour la température actuelle et une température de 2°C plus importante

Différences C <sub>3</sub> /C <sub>4</sub>	Température actuelle	Température actuelle + 2°C
Transpiration	0.20 mm/j	0.21 mm/j
Evaporation	0.09 mm/j	0.08 mm/j
Ruissellement	0.02 mm/j	0.01 mm/j

TAB. 5 – Différences d'évaporation totale ( $\Delta E$ ) et de ruissellement total ( $\Delta R$ ) simulés par le modèle CaB en moyenne sur 1987 pour différents scénarios de changement climatique ( $\Delta$  = changement climatique - référence, en mm/j).

Type de changement	Modèle	Végétation	Référence	$\Delta E$	$\Delta R$
T+2°C	CaB2	C <sub>3</sub>	cette étude	+0.18	-0.05
T+2°C	CaB	C <sub>3</sub> /Forêt	Ducharne et al. (2001)	+0.26	-0.16
Arpège "OLD"	CaB	C <sub>3</sub> /Forêt	Ducharne et Déqué (2003)	+0.21	-0.09
Arpège "NEW"	CaB	C <sub>3</sub> /Forêt	Ducharne et Déqué (2003)	+0.31	-0.21

Celle-ci est cependant très minime (0.01 mm/j dans le tableau 4), et ne se répercute pas sur l'évaporation totale et sur les écoulements. Au final, l'effet d'une augmentation de la température de 2°C a un effet complètement négligeable sur les différences entre les graminées C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub>, qui restent toujours aussi faibles en terme de bilans d'eau.

L'augmentation de la température joue par contre un rôle direct sur les bilans d'eau d'un type de végétation donné. Elle augmente l'assimilation, et donc la conductance et la transpiration. Si ces augmentations sont plus faibles que celles entre les plantes en C<sub>3</sub> et en C<sub>4</sub>, elles se répercutent davantage sur l'évaporation totale car le changement de température modifie non seulement les conductances mais aussi la demande évaporative de l'air.

### 5.3.3 Discussion

Le tableau 5 compare les variations d'évaporation et de ruissellement total simulées ci-dessus avec les résultats d'autres changements climatiques comparables. Dans tous les cas, les simulations de changement climatique ont les mêmes conditions initiales que les simulations de référence, comme c'est le cas dans notre étude. Par contre, la végétation dans le bassin de la Seine est un assemblage de forêt décidue et de graminées C<sub>3</sub>, ce qui est différent de notre étude, et qui introduit une source de dispersion non liée au changement climatique. Une autre source de dispersion des résultats est liée au modèle, CaB2 dans notre étude et CaB dans les trois autres.

Si l'on admet que cette dispersion est quantifiée par les différences entre les deux premières lignes du tableau (augmentations de température de 2°C avec des modèles et des végétations différentes), on voit que les variations d'évaporation et de ruissellement total simulées dans notre étude ici sont du même ordre de grandeur que celles simulées pour un changement climatique complet. Dans un tel cas, les apports radiatifs en surface sont augmentés par l'effet de serre, ce qui devrait augmenter la réponse, mais d'autres variables comme l'humidité de l'air et surtout les précipitations varient beaucoup, ce qui peut amplifier ou réduire les réponses précédentes.

## 5.4 Influence d'un doublement du CO<sub>2</sub> atmosphérique

La figure 6 montre que lorsque le taux de CO<sub>2</sub> augmente (la pression interne augmente avec la pression externe), l'assimilation brute des plantes en C<sub>3</sub> augmente. Celle des plantes en C<sub>4</sub>, qui est déjà au niveau du plateau de saturation pour la teneur en CO<sub>2</sub> actuelle, ne change pas.

Pour passer à la conductance, il faut se référer à l'équation 2, qui donne la conductance stomatique en fonction de l'assimilation nette mais aussi de la concentration externe en CO<sub>2</sub>  $c_s$ . Ceci implique notamment que la figure 4, établie pour une pression externe en CO<sub>2</sub> de 36 Pa, n'est pas valable dans le cas présent. Grosso modo, un doublement de CO<sub>2</sub> divise par deux la conductance (car le paramètre  $b$  est faible par rapport au premier terme du second membre).

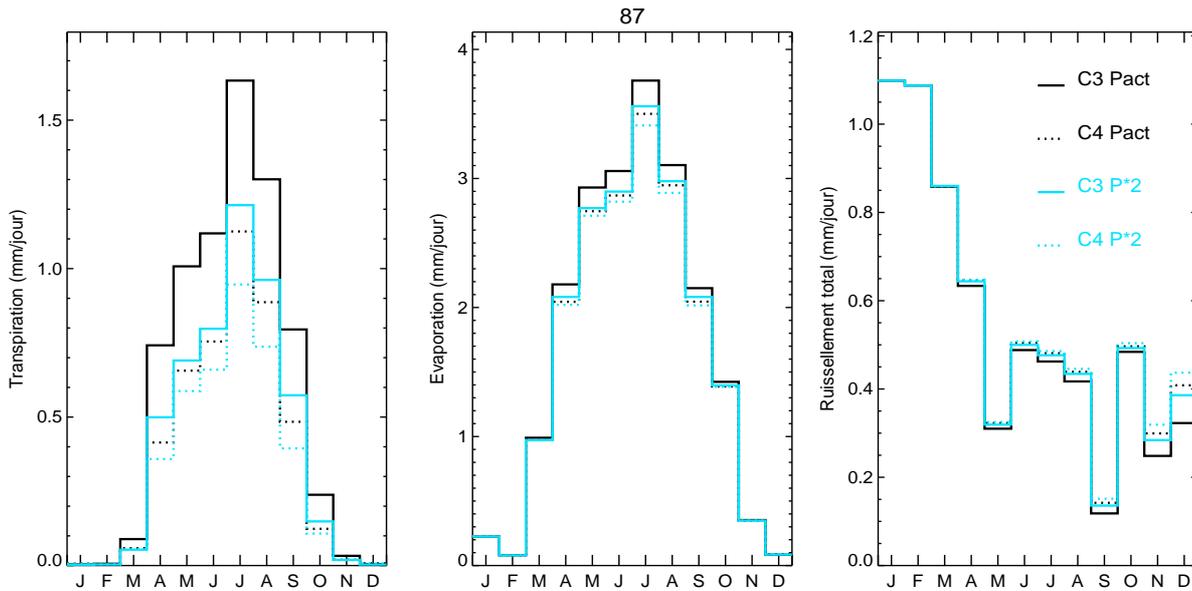


FIG. 14 – Evolution de la transpiration, de l'évaporation et du ruissellement totaux pour un doublement du  $\text{CO}_2$  atmosphérique, pour les plantes en  $\text{C}_3$  (traits pleins) et en  $\text{C}_4$  (pointillés). Les courbes en noir correspondent à la pression partielle de  $\text{CO}_2$  actuelle (36 Pa), et les courbes en bleues correspondent à une pression partielle double (72 Pa).

C'est cet effet qui domine la réponse de la transpiration (figure 14), qui diminue quand la teneur en  $\text{CO}_2$  augmente, pour les plantes en  $\text{C}_3$  comme pour les plantes en  $\text{C}_4$ . Ceci entraîne une diminution de l'évaporation totale (d'amplitude cependant plus faible que celle de la transpiration du fait de l'atténuation par le forçage atmosphérique) et une augmentation de l'écoulement total. L'effet physiologique de l'augmentation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique ( $\Delta E = -0.07$  mm/j et  $\Delta R = -0.02$  mm/j) est donc opposé à celui de l'augmentation de température (section 5.3.2). Il ne modifie cependant pas les tendances simulées par CaB dans Ducharne et Déqué (2003), même s'il les atténue un peu.

En ce qui concerne les différences entre plantes en  $\text{C}_3$  et plantes en  $\text{C}_4$ , elles diminuent quand la teneur en  $\text{CO}_2$  atmosphérique double, pour la transpiration, et dans une moindre mesure pour l'évaporation totale et l'écoulement total (figure 14).

## 6 Conclusions

L'objectif de ce travail était de tester l'influence sur les bilans d'eau simulés par le modèle CaB d'une nouvelle paramétrisation de la résistance de la canopée qui (1) relie cette dernière à la photosynthèse et donc à la teneur en  $\text{CO}_2$  atmosphérique, et (2) permet d'introduire un nouveau type de végétation, les graminées en  $\text{C}_4$  comme le Maïs.

Après avoir vérifié que le fonctionnement de cette paramétrisation est conforme à la théorie, avec une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau pour les plantes en  $\text{C}_4$  et une bonne réponse de la photosynthèse (assimilation brute) aux différents stress environnementaux (section 4.1), nous avons montré que les différences entre les graminées en  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$  étaient très faibles en terme de bilan d'eau (section 4.2). Des différences non négligeables existent sur la transpiration, mais elles sont fortement atténuées par le contrôle important exercé par les conditions atmosphériques sur l'évaporation totale.

Nous avons également vérifié la robustesse de ce résultat par différentes expériences de sensibilité complémentaires (section 5), si bien qu'il ne semble pas nécessaire de prendre en compte une résistance de canopée particulière pour le Maïs dans les simulations CaB du bilan d'eau du bassin de la Seine.

Cette conclusion est intéressante car les cartes de végétation, comme Corine Land Cover, distinguent rarement les C<sub>3</sub> des C<sub>4</sub> parmi les cultures céréalières. Il est en revanche possible que les différences morphologiques entre C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> aient un impact sur les bilans d'eau simulés. Si cet effet n'a pas été quantifié, il est cependant implicitement pris en compte dans les simulations CaB, pour lesquelles les paramètres morphologiques sont issus d'observations satellitaires (données ISLSCP).

La nouvelle paramétrisation permet par contre de rendre compte de l'augmentation de la conductance stomatique avec la teneur en CO<sub>2</sub> atmosphérique 5.4. Cet effet, s'il ne modifie pas les tendances simulées par CaB pour le changement climatique simulé par le MCG Arpège de Météo-France (Ducharne and Déqué, 2003), n'est cependant pas négligeable et devra être pris en compte à l'avenir.

Terminons enfin en rappelant que tous les résultats présentés sont dépendants des modèles utilisés (modèle CaB, nouvelle paramétrisation phosib) et de l'année sélectionnée (1987), et n'ont donc pas de valeur absolue.

## Remerciements

Nous tenons à remercier Pierre Guillevic (Laboratoire Central des Ponts et Chaussées, Division Eau, Nantes ; précédemment en post-doc à la NASA) qui a nous fourni le code de la paramétrisation phosib, et qui nous a aidé à le comprendre.

## Références

- Ball, J. T. (1988). *An analysis of stomatal conductance*. PhD thesis, Stanford University.
- Beven, K. and Kirkby, M. J. (1979). A physically based variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrol. Sci. Bull.*, 24 :43–69.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M. H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Baret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beauboin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Mchet, J. M., Meynard, J. M., and Delécolle, R. (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.
- Calvet, J. C. and Soussana, J. (2001). Modelling CO<sub>2</sub>-enrichment effects using an interactive vegetation SVAT scheme. *Agric. For. Meteorol.*, 108 :129–152.
- Collatz, G. J., Ball, J. T., Grivet, C., and 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., and Berry, J. A. (1992). Coupled Photosynthesis-Stomatal Conductance Model for leaves of C<sub>4</sub> plants. *Aust. J. Plant Physiol.*, 19 :519–538.
- Curie, F. (2002). Influence du Maïs (graminée C<sub>4</sub>) sur l'hydrologie du bassin de la Seine simulée par un modèle de type SVAT. Rapport du DEA "Hydrologie, hydrogéologie, géochimie et géostatistique", Université Paris VI, 45 pp.
- Ducharne, A., Brunstein, D., Billen, G., and Garnier, J. (2001). Couplage du modèle biogéochimique Sénèque avec un modèle hydrologique à bases physiques (Coupling the biogeochemical model Sénèque with a physically-based hydrological model). Rapport d'activité 2000, Programme PIREN-Seine.
- Ducharne, A. and Déqué, M. (2003). Le bassin de la seine face au changement climatique : comparaison de deux scénarios climatiques. Rapport d'activité 2002, Programme PIREN-Seine.
- Ducharne, A., Koster, R. D., Suarez, M., Stieglitz, M., and Kumar, P. (2000). A catchment-based approach to modeling land surface processes in a GCM - Part 2 : Parameter estimation and model demonstration. *J. Geophys. Res.*, 105(D20) :24823–24838.
- Farquar, G. D., von Caemmerer, S., and Berry, A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149 :78–90.

- Frontier, S. and Pichod-Viale, D. (1991). *Ecosystème : Structure, fonctionnement et évolution*, chapter 3, pages 125–141. Masson.
- Houghton, J., Ding, Y., Griggs, D., Noguer, M., van der Linden, P., Dai, X., Maskell, K., and Johnson, C. (2001). *Climate Change 2001 : The Scientific Basis - Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of IPCC*. Cambridge University Press.
- 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*, B723 :593–610.
- Koster, R. D., Suarez, M., Ducharne, A., Stieglitz, M., and Kumar, P. (2000). A catchment-based approach to modeling land surface processes in a GCM - Part 1 : Model structure. *J. Geophys. Res.*, 105(D20) :24809–24822.
- Koster, R. D. and Suarez, M. J. (1996). Energy and water balance calculations in the Mosaic LSM. Technical Report Series on Global Modeling and Data Assimilation 9, NASA, GSFC, Hydrological Sciences Branch.
- Lemée, G. (1978). *Précis d'écologie végétale*, chapter 8, pages 192–202. Masson.
- Noilhan, J. and Planton, S. (1989). A simple parameterization of the land surface processes for meteorological models. *Mon. Weather Rev.*, 117(3) :536–549.
- Robichaux, R. and Pearcy, R. (1980). Environmental characteristics, field water relations and photosynthetic responses of C<sub>4</sub> Hawaiian *Euphorbia* species from contrasting habitats. *Oecologia*, 47 :99–105.
- Sellers, P., Bounoua, L., Collatz, G., Randall, D., Dazlich, D., Los, S., Berry, J., Fung, I., Tucker, C., Field, C., and Jensen, T. (1996a). Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO<sub>2</sub> on climate. *Science*, 271 :1402–1406.
- Sellers, P., Meeson, B. W., Closs, J., Collatz, J., Corprew, F., Dazlich, D., Hall, F. G., Kerr, Y., Koster, R., Los, S., Mitchell, K., McManus, J., Myers, D., Sun, K. J., and Try, P. (1996b). The ISLSCP Initiative I global data sets : surface boundary conditions and atmospheric forcings for land-atmosphere studies. *Bull. Am. Met. Soc.*, 77.
- Sellers, P., Mintz, Y., Sud, Y., and Dachler, A. (1986). A simple biosphere model (SiB) for use within general circulation models. *J. Atmos. Sci.*, 46(6) :505–531.
- Sellers, P., Randall, D., Collatz, G., Berry, J., Field, C., Dazlich, D., Zhang, C., Collelo, G., and Bounoua, L. (1996c). A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I : Model formulation. *J. Clim.*, 9(4) :676–705.