

Université de Strasbourg
École doctorale n°413 : Sciences de la Terre et Environnement
Institut Terre et Environnement de Strasbourg

THÈSE

présentée par
Oscar Corvi

soutenue le **27 mai 2025** à Strasbourg

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de Strasbourg**
Discipline / Spécialité : **Sciences de la terre et de l'environnement/
Hydrologie**

**Développement d'un nouveau modèle à base physique de
représentation du continuum sol-plante-atmosphère incluant
l'hydraulique des plantes**

Thèse dirigée par :

M. WEILL Sylvain (Professeur, ENGES)

M. CUNTZ Matthias (Directeur de recherche, INRAE)

Président de jury et rapporteur :

M. DELPIERRE Nicolas (Professeur, Université Paris-Saclay)

Rapporteuse :

Mme. BRAUD Isabelle (Directrice de recherche, INRAE)

Membres du jury :

Mme. JOETZJER Emilie (Chargée de recherche, INRAE)

M. DOMECH Jean-Christophe (Professeur, Bordeaux Sciences Agro)

Membre invité :

M. BELFORT Benjamin (Maître de conférences, ENGES)

Résumé

Le continuum sol-plante-atmosphère est une composante critique du système terre et des cycles de l'eau, du carbone et de l'énergie. Ses fonctions écosystémiques garantissent la quantité et la qualité de la ressource en eau souterraine ou de surface ainsi que l'accès aux ressources sylvicoles pour la construction, le chauffage ou l'industrie. Le changement climatique global en cours va très fortement affecter les différentes composantes de ce continuum ainsi que ses interactions avec son environnement. Longtemps théoriques, les conséquences sont maintenant observables depuis quelques années : baisse locale de la ressource en eau, ralentissement de la croissance des peuplements forestiers, dégradations généralisée de l'état sanitaire des forêts, sur-mortalité des individus, prolifération des ravageurs et pathogènes.

Les modèles hydrologiques sont des outils intéressants pour quantifier localement la ressource en eau et son évolution dans le temps. Leur formalisme est également pertinent pour représenter les interactions eau-végétation. Dans les plus simples d'entre eux, la végétation est représentée comme un terme puits-source dans les équations d'écoulement et sert de condition à la limite pour la résolution du problème. Aisée à comprendre et à implémenter, cette représentation élude cependant toute réponse de la végétation à son environnement et empêche de représenter l'interaction complexe de la végétation avec le sol. Les approches les plus évoluées couplent des modèles hydrologiques complexes avec des représentations très détaillées de la végétation, qui tiennent compte de nombreux processus biophysiques (phénologie, croissance, stockage du carbone, ...). Bien que plus complets, ces modèles sont difficile à implémenter, manipuler et évaluer.

Cette thèse présente le développement d'un nouveau module de végétation pour son intégration future dans un modèle hydrologique intégré et spatialement distribué. Le modèle résultant, appelé SoVegI (Soil Vegetation Interaction Model) se focalise essentiellement sur le cycle de l'eau dans les forêts. Il inclut une description des différents flux hydriques dans le continuum, *i.e.* la transpiration à partir de la demande biochimique de la végétation, le transport hydraulique dans la plante, le prélèvement racinaire, l'interception des précipitations par la végétation et l'évaporation du sol. En comparaison des autres approches de représentation de la végétation, SoVegI se distingue par (i) l'inclusion du processus de transport hydraulique par analogie avec le transport hydraulique en milieu poreux, (ii) son utilisation dans le calcul de la conductance stomatique, (iii) la possibilité de discrétiser le transport hydraulique dans la végétation à haute résolution spatiale tout en assurant une résolution efficace du problème. Le transport hydraulique est explicitement représenté dans les racines et les parties aériennes de la végétation (tronc et feuilles), en autorisant une distinction des propriétés hydrauliques de ces différentes composantes. Le potentiel hydrique foliaire est utilisé dans un modèle semi-empirique de conductance stomatique en remplacement de variables sans sens physique ou de fonctions empiriques. Le prélèvement racinaire est calculé en fonction de la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines, au lieu d'être déterminé pour répondre à la transpiration. Enfin, le problème couplé de transport hydraulique dans la végétation et de transpiration de la canopée est résolu de manière simple et efficace, tout en assurant une conservation rigoureuse de la masse et de l'énergie. Grâce à son formalisme, SoVegI ouvre des perspectives intéressantes vis à vis de nombreuses questions de recherche comme la paramétrisation des modèles de végétation ou le lien entre conditions météorologiques et mortalité des arbres.

Ce manuscrit présente les différentes étapes de développement du modèle que sont le choix des formalismes, le test des différents processus inclus dans le modèle, l'application de SoVegI sur un cas de sécheresse synthétique et une comparaison du modèle vis à vis de données réelles.

L'application du modèle sur un cas synthétique a permis de retrouver les différents états attendus lors d'un épisode d'assèchement progressif du continuum, validant ainsi la pertinence des choix de modélisation effectués. Par ailleurs, elle a également permis de montrer que le calcul des potentiels hydriques du continuum en utilisant l'approche milieu poreux est peu sensible à la discrétisation spatiale dans le tronc et de le sol. L'application sur le site de Hesse a permis de montrer que SoVegI est capable de reproduire les échanges gazeux (chaleur latente et GPP) et les teneurs en eau dans le sol sur une période de 15 années comprenant des conditions de sécheresse. Une comparaison de différents formalismes de conductances stomatiques a mis en évidence que les approches incluant l'hydraulique des plantes dans les processus écophysologiques ne dégradent pas les capacités de prédictions du modèle et donnent des informations sur des variables écophysologiques clés permettant d'explorer la réponse du système à des événements climatiques extrêmes. Ainsi, cette application a permis de souligner les opportunités d'applications d'un modèle intégrant l'hydraulique de la végétation.

Mots clés : éco-hydrologie, modélisation

Abstract

The soil-plant-atmosphere continuum is a critical component of the Earth system and the water, carbon, and energy cycles. Its ecosystem functions ensure the quantity and quality of groundwater and surface water resources, as well as access to forestry resources for construction, heating, or industry. Ongoing global climate change will strongly affect the various components of this continuum and their interactions with their environment. Once theoretical, these consequences are now visible and include local reductions in water resources, slowed forest stand growth, decline of forest health, increasing mortality rates, and pests and pathogens proliferation.

Hydrological models are valuable tools to locally quantify water resources and their evolution over time. Vegetation is included to represent the water transport processes occurring within the top soil layers. In the simplest models, vegetation is represented as a basic sink-source term in flow equations and act as a boundary condition of the problem. This representation is easy to understand and implement, but it overlooks the vegetation's responses to its environment and it often fails to capture the complex interplays between vegetation and soil. Advanced approaches, on the other hand, couple complex hydrological models with highly detailed vegetation representations that account for numerous biophysical processes (phenology, growth, carbon storage, etc.). Although more comprehensive, these models are difficult to implement, manipulate, and evaluate.

This thesis presents the development of a new vegetation module that aims to represent vegetation into a spatially integrated hydrological model. The resulting model, called SoVegI (Soil-Vegetation Interaction Model), focuses primarily on the water cycle in forests. It includes a description of the various water fluxes within the continuum, i.e., transpiration based on the biochemical demand of vegetation, hydraulic transport within the plant, root water uptake, rainfall vegetation interception, and soil evaporation. The originality of SoVegI lies in (i) the inclusion of plant hydraulics, (ii) the use of leaf water potential as a surrogate of VPD and soil moisture in the calculation of stomatal conductance and (iii) representing water transport and water storage within the plant at high spatial resolution while ensuring an efficient numerical problem resolution. Hydraulic transport is explicitly represented in the roots and above ground parts of vegetation (trunk and leaves). It offers the possibility to distinguish the hydraulic properties of these different components. Leaf water potential is used in a semi-empirical stomatal conductance model as a replacement for physically meaningless variables or empirical functions. Root uptake is calculated according to the soil-root water potential difference and the plant hydraulic capabilities, rather than to meet some transpiration demand. Finally, the coupled problem of hydraulic transport in vegetation and canopy transpiration is efficiently solved, so as to ensure mass and energy conservation. SoVegI opens interesting perspectives for many research questions, such as the parameterization of vegetation models or the link between droughts and tree mortality.

In this manuscript, the successive model development stages are presented. They include the choice of the equations, testing the different processes representation, applying SoVegI on a synthetic dry-down test case and comparing the model's results against real-world data. The expected system behavior was reproduced with the synthetic test case which validated the modeling choices and the model implementation. It also showed that the porous media approach used to represent plant hydraulic is not sensitive to spatial discretization in the root or trunk compartments, which opens interesting ways to large scale applications. SoVegI was then compared to ecosystem data from a beech forest of north-eastern France (Hesse). The model

was able to correctly represent gas exchanges (latent heat and GPP) and soil water content over a 15 years long time period, including severe droughts. Different stomatal conductance modes were tested and revealed that using leaf water potential as a surrogate to VPD and soil water content do not decrease the model prediction capabilities and gives relevant information on key variables to investigate ecophysiological responses to extreme climatic events.

Key words : eco-hydrology, modeling

Remerciements

Certains comparent l'exercice de la thèse à une course, un marathon ou un voyage. Si une métaphore devait être utilisée pour décrire cette expérience, j'utiliserais de mots plus marins. En effet, tout comme un bateau qui navigue sur l'océan, le thésard est ballotté par la houle, tantôt au sommet de la vague, tantôt dans son creux. Comme un explorateur, il sait d'où il part, en pensant savoir où il va, alors que bien souvent le continent découvert n'est pas celui qu'il imaginait. Comme un navigateur, des phares guident son chemins, mais parfois seules les étoiles éclairent faiblement la mer infinie qui s'offre à lui. Comme un vieux marin, il contemple pensif l'abysse insondable s'étalant sous ses pieds, qui recèle encore tant de mystères.

Contrairement aux grands voyages, celui-ci a une fin, en tout cas pour moi et c'est ici l'occasion de me pencher sur la carte et voir tout le chemin parcouru. Ce périple n'aura pas été facile mais m'aura beaucoup apporté, tant professionnellement que personnellement. C'est pourquoi j'aimerais consacrer ce début de manuscrit à remercier les personnes sans le concours desquelles cette thèse ne se serait pas déroulée comme elle l'a fait.

Un grand merci à mon encadrement de thèse, Sylvain, Benjamin et Matthias. Sylvain, tu m'as fait découvrir le monde de l'hydrologie, donné la chance de travailler sur ce projet et permis de découvrir l'exercice difficile mais passionnant de l'enseignement. Tu m'as fait confiance et soutenu dans nombre de mes décisions tout au long du parcours, merci. En plus de tes qualités professionnelles, je me souviendrais de ta bonne humeur, ton humour et de ces longues conversations où le monde fut refait mille fois. Matthias, tu es et restera ma référence indépassable de rigueur et de codage, quelque soit le nom exotique du langage de programmation. Merci pour ta bonne humeur, ta bienveillance, ta gentillesse et ta patience. Je te promets de veiller à jamais à l'intégrité de mes graphiques. Les escapades nancéennes m'ont été infiniment précieuses, je ne t'en serai jamais assez reconnaissant. Benjamin, ce projet n'aurait sûrement pas abouti sans ta rigueur, ton suivi, tes relectures et tes encouragements. Merci d'avoir pris soin de l'équipe des doctorants modélisateurs en nous fournissant en petits pains et nous faisant parfois prendre l'air sur le terrain (encore désolé pour les batteries ...). Merci à vous tous de m'avoir guidé tout au long de cette traversée au long cours de l'océan thèse. Nos discussions, vos conseils et vos remarques m'ont permis de remettre les voiles lorsque la mer était d'huile et de tenir la barre lorsqu'elle était déchaînée.

J'adresse également mes remerciements à mon jury de thèse, Nicolas Delpierre, Isabelle Braud, Émilie Joetzjer et Jean-Christophe Domec, pour avoir accepté de relire mon travail et de l'évaluer. En particulier, je remercie les deux rapporteurs, Isabelle et Nicolas. Dans la continuité du registre académique, je remercie les membres de mon comité de suivi de thèse, Hervé Cochard, Emmanuel Mouche et Noémie Pousse. Vos remarques pendant nos temps de discussion ont été précieuses et ont grandement enrichi ce travail.

Mener une thèse en bi-site n'est pas chose facile. Je remercie particulièrement l'équipe FORESTREE de l'UMR Silva pour leur accueil chaleureux et les rencontres enrichissantes qui s'y sont faites. Big-up à la team escalade, Yasin, Gabriel, Marion, Marie, Marine et Emma. Entre recherche sur les oléagineux de la cantine et réflexions métaphysiques sur le ministère du temps libre, le temps passe vite à Nancy et la pluie se fait oublier.

J'aimerais également remercier sincèrement Claire Lauvernet et Stan Schymanski qui à travers les divers stages que j'ai pu effectuer m'ont fait découvrir le monde de la recherche et m'ont donné goût de poursuivre dans cette voie jusqu'à la thèse.

Finir une thèse est une chose, commencer une nouvelle vie en est une autre et parfois, les deux se mélangent. Un grand merci à tout mes nouveaux collègues de la DRAAF Occitanie,

Bruno, Delphine, Émeline, François, Laurent, Maëlle, Philippe, Samantha, Séverine, et tant d'autres. Votre accueil et votre gentillesse m'ont permis d'accoster en douceur sur les nouvelles rives du sud-ouest. En particulier, je tiens à remercier Gwenaëlle Bizet et Matthieu Augéry pour leur compréhension et leur bienveillance à mon égard quant à la finalisation de cette thèse.

J'ai une pensée pour mes anciens co-bureau, Dani, David, Mouna, Adrien, Guillaume et Anna, qui ont eu le courage de me supporter pendant quelques années. Merci également à ceux dont j'ai eu la chance de croisé la route, embarqués dans la même aventure, Tobin, Sara, Felix, Jakob, Rémi, Hugo, Luccas ou croisés grâce au hasard de la vie, François, Mélissa, Léonel, Alicia, Luc et tant d'autres.

Thomas et Gabriel, une section spéciale vous est dédiée. Depuis Lyon jusqu'aux calanques marseillaises ou aux montagnes grenobloises, l'homme au chapeau et l'homme aux petits lus m'ont soutenu à travers le temps et l'espace. Partager ces bons moments fut plus qu'un plaisir, j'ai vraiment hâte de ce que la suite nous réserve.

Merci à ma famille, mes parents et ma soeur qui m'ont toujours soutenu dans les choix que j'ai fait. Je jure solennellement que j'arrête mes études ici (pour le moment).

Je remercie également ma team de félins, tripodes ou quadrupèdes, que la queue soit cassée ou pas, poils ras ou poils longs, Douce, Pumba et Mimi. La probabilité pour que vous lisiez ces lignes est faible mais elles vous rendent une partie de ce que je vous dois. Douce, tu es partie mais tu resteras pour toujours dans mon coeur.

Et enfin, comment l'oublier ? Ou plutôt, comment t'oublier ? Lou, cette thèse ne se serait certainement pas déroulée sans ton concours. De manière indéfectible, tu as toujours été à mes côtés pendant cette longue traversée. Tu m'as soutenu, tiré, poussé à chaque coup dur. Ta gentillesse et ton attention n'ont d'égal que ton humour et ta vivacité d'esprit. Comment aurais-je pu survivre sans toi ? Du début à la fin de la thèse tu as été là. Essayer de nommer ce que je te dois serait folie, l'infinie ne se dénombre pas. À certains moments, les mots manquent pour exprimer ce que l'on devrait. Celui là en fait partie.

Table des matières

Résumé	i
Abstract	iv
Remerciements	vii
Glossaire et sigles utilisés	xii
Tableau des variables utilisées	xiii
Introduction	1
1 Le continuum sol-plante-atmosphère	9
1.1 Sol, plante et atmosphère : trois compartiments, un continuum	10
1.1.1 Le sol	10
1.1.2 L'arbre	12
1.1.3 Échanges avec l'atmosphère	16
1.2 Transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère en cas de limitation en eau	20
1.2.1 Limitation en eau modérée	20
1.2.2 Forte limitation en eau	20
1.3 Représentation du continuum sol-plante-atmosphère dans les modèles existants	22
1.3.1 Approches de représentation des processus du SPAC	22
Transferts hydriques dans le sol	22
Prélèvement racinaire	23
Transferts hydriques dans la plante	23
Conductance stomatique	24
Représentation de l'effet du stress hydrique sur la végétation	25
1.3.2 Les différentes familles de modèles représentant le SPAC	27
Grandes échelles spatiales : les modèles de la biosphère	27
Échelles spatiales restreintes : les modèles processus	29
1.4 Présentation générale du travail de thèse	29
1.4.1 Objectifs scientifiques	29
1.4.2 Choix de modélisation	30
1.4.3 Limites des approches existantes et dépassement	31
2 Formalismes et implémentation de SoVegI	35
2.1 Description générale	36
2.1.1 Équations principales	38
2.2 Formalismes et mise en équations	40
2.2.1 Un mot sur les unités	40
2.2.2 Modèle de transferts radiatifs	41

2.2.3	Modèle de canopée	49
	Bilans d'énergie et de matière	49
	Conductances	53
	Assimilation de carbone / photosynthèse	57
	Hydraulique de la canopée	60
	Modèle couplé de la canopée	60
	Mise à l'échelle de la canopée	60
	Phénologie	61
2.2.4	Modèles de transport hydraulique dans le sol et dans la plante	62
2.2.5	Modèle d'interception des précipitations	66
2.2.6	Sous-modèle d'évaporation du sol	68
2.3	Implémentation numérique	68
2.3.1	Résolution des processus de la canopée	68
2.3.2	Équations de transport hydraulique	71
	Méthode de Newton-Raphson	71
	Conditions aux limites	74
	Autres aspects numériques	76
2.3.3	Résolution des différents modèles couplés	77
2.3.4	Organisation du code	78
2.4	Conclusion du chapitre	80
3	Présentation du site de Hesse et des données utilisées	83
3.1	Présentation du site	84
3.1.1	Peuplement forestier	84
3.1.2	Pédologie	85
3.1.3	Météorologie	86
3.2	Dispositifs de mesure et données utilisées	87
3.2.1	Tour à flux et technique d'eddy covariance	87
3.2.2	Flux de chaleur latente, sensible et GPP	89
3.2.3	Teneur en eau du sol	91
3.3	Conclusion du chapitre	92
4	Vérification de l'implémentation des modules et du modèle complet	93
4.1	Test des différents modules	94
4.1.1	Module de transport hydraulique	94
	Présentation du modèle FETCH	94
	Présentation du cas test	95
	Résultats	95
4.1.2	Module de transferts radiatifs	99
	Présentation du test	99
	Résultats	100
4.1.3	Modèle de canopée	102
	Méthode	102
	Forçage et paramétrisation	103
	Calibration	104
	Résultats et discussion	104
4.2	Modèle couplé : cas synthétique	108
4.2.1	Méthode	109
	Paramétrisation de SoVegI	109
	Expériences numériques	110
4.2.2	Résultats et discussion	112

Courbe d'assèchement	112
Paramètres contrôlant la fermeture stomatique, l'embolie et la mortalité	114
Influence de la discrétisation du continuum	116
4.3 Conclusion du chapitre	117
5 Application de SoVegI sur le site de Hesse	119
5.1 Méthode	120
5.1.1 Modèles de conductance stomatique	120
5.1.2 Expériences numériques	121
5.1.3 Paramétrisation, calibration et évaluation	124
5.2 Résultats et discussion	125
5.2.1 Reproduction des observations	125
5.2.2 Avantages de l'inclusion du transport hydraulique	127
5.2.3 Influence de la représentation de la végétation sur l'estimation de la recharge en eau	132
5.3 Conclusion du chapitre	133
Conclusion	135
Bibliographie	141
Annexes	160
A Variables d'entrée et de sortie de SoVegI	161
A.1 Variables d'entrée	161
A.2 Variables de sortie	162
B Supplément au chapitre 4	167
C Supplément au chapitre 5	168
D Liste des Figures	174
E Liste des Tableaux	176

Glossaire et sigles utiles

DGVM Dynamic Global Vegetation Model

GPP Gross Primary Product

H sensible Heat

ITES Institut Terre et Environnement de Strasbourg

INRAE Institut National de Recherche pour l’Agriculture, l’Alimentation et l’Environnement

LE Latent heat

LAI Leaf Area Index

LSM Land Surface Model

ONF Office National des Forêts

PLC Percentage Loss of Conductivity

PFT Plant Functional Type

REW Root Extractable Water

SOVEGI SOil VEGetation Interaction model

SPAC Soil Plant Atmosphere Continuum

SVAT Soil Vegetation Atmosphere Transfer

TBM Terrestrial Biosphere Model

TDR Time Domain Reflectometry

VPD Vapor Pressure Deficit

Tableau des variables utilisées

Nom de la variable	Description	Unité
A_n	$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	assimilation photosynthétique nette
$A_{n,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	assimilation photosynthétique nette de la grande feuille i
A_r/A_s	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$	rapport des surfaces hydrauliquement actives dans les racines et dans le sol
A_x/A_s	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$	rapport des surfaces hydrauliquement actives dans le xylème et dans le sol
b_{sc}	-	rapport des diffusivités du CO_2 et H_2O à travers les pores stomatiques des feuilles
b_{bc}	-	rapport des diffusivités du CO_2 et H_2O à travers la couche limite
b_{bh}	-	rapport des diffusivités de la chaleur et H_2O à travers la couche limite
C_a	mol mol^{-1}	concentration en CO_2 de l'atmosphère
C_i	mol mol^{-1}	concentration en CO_2 à l'intérieur de la grande feuille i
C_o	mol mol^{-1}	concentration en oxygène dans l'atmosphère
C_s	mol mol^{-1}	concentration en CO_2 à la surface de la feuille
$C_{s,i}$	mol mol^{-1}	concentration en CO_2 à la surface de la grande feuille i
c_p	$\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$	capacité thermique massique de l'air
D_0	Pa	coefficient de sensibilité du modèle de conductance stomatique de Leuning au VPD
D_a	Pa	déficit de pression de vapeur saturante dans l'atmosphère
D_h	$\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$	coefficient de diffusivité de la chaleur
D_s	Pa	déficit de pression de vapeur saturante
$D_{s,i}$	Pa	déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la grande feuille i
D_w	$\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$	coefficient de diffusivité de la vapeur d'eau dans l'air
d	m	hauteur du plan de vitesse nulle
$d_{bud,1}$	jour	jour de l'année marquant le début du débourrement des feuilles

Nom de la variable	Description	Unité
$d_{bud,2}$	jour	jour de l'année marquant la fin du débourrement des feuilles
d_l	m	taille caractéristique d'une feuille de la canopée
$d_{sen,1}$	jour	jour de l'année marquant le début de la sénescence des feuilles
$d_{sen,2}$	jour	jour de l'année marquant la fin de la sénescence des feuilles
E_w	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	évaporation du stock d'eau de la canopée
$E_{w,max}$	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	évaporation maximale du stock d'eau de la canopée
E_t	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	transpiration
E_{soil}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	évaporation du sol
e	Pa	pression partielle de la vapeur d'eau
e_a	Pa	pression partielle de la vapeur d'eau à la température de l'air
e_{sat}	Pa	pression partielle de la vapeur d'eau à saturation
F_{10}	-	fraction de racines dans les 10 premiers cm de sol
f	-	une ou plusieurs fonctions empiriques représentant le contrôle de conditions environnementales sur la conductance stomatique
G	-	fonction de Ross-Goudriaan
G_0	m s^{-1} ou $\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	conductance stomatique résiduelle
$G_{0,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	conductance stomatique résiduelle de la grande feuille i
G_a	m s^{-1}	conductance aérodynamique
$G_{a,i}$	m s^{-1}	conductance aérodynamique de la grande feuille i
$G_{b,i}$	m s^{-1}	conductance de la couche limite de la grande feuille i
$G_{c,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	conductance stomatique pour le carbone de la grande feuille i
$G_{h,i}$	m s^{-1}	conductance pour la chaleur de la grande feuille i
G_r	-	nombre de Grashof
$G_{r,i}$	m s^{-1}	conductance radiative de la grande feuille i
G_s	m s^{-1} ou $\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	conductance stomatique pour l'eau
$G_{s,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	conductance stomatique pour l'eau de la grande feuille i
G_{soil}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	évaporation du sol
$G_{w,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	conductance totale de la vapeur d'eau pour la grande feuille i
g	m s^{-2}	accélération de la gravité
g_1	-	coefficient de linéarité entre la conductance stomatique et l'assimilation photosynthétique nette
H	W m^{-2}	chaleur sensible
H_i	W m^{-2}	chaleur sensible de la grande feuille i
h	m	hauteur de mesure des variables météorologiques
I_{LW}^\downarrow	W m^{-2}	énergie grande longueur d'onde incidente

Nom de la variable	Description	Unité
I_{LW}^{\uparrow}	W m^{-2}	énergie grande longueur d'onde réfléchie
$I_{PSII,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	énergie utilisée pour le transport des électrons par le photosystème II de la grande feuille i
$I_{sky,b}$	W m^{-2}	énergie incidente directe au sommet de la canopée
$I_{sky,d}$	W m^{-2}	énergie incidente indirecte au sommet de la canopée
J_i	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	vitesse de transport des électrons dans l'appareil photosynthétique de la grande feuille i
$J_{max,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	vitesse de transport maximale des électrons dans l'appareil photosynthétique de la grande feuille i
$J_{max,25}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	vitesse de transport maximale des électrons dans l'appareil photosynthétique à 25 °C
K	m s^{-1}	conductivité hydraulique
K_b	-	coefficient d'extinction de la lumière directe
K'_b	-	coefficient d'extinction de la lumière directe corrigé en transmission
K_c	mol mol^{-1}	constante de Michaelis-Mentens pour le carbone
$K_{c,25}$	mol mol^{-1}	constante de Michaelis-Mentens pour le carbone à 25 °C
K_d	-	coefficient d'extinction de la lumière diffuse
K'_d	-	coefficient d'extinction de la lumière diffuse corrigé en transmission
K_{i+}	m s^{-1}	conductivité inter-block entre les noeuds i et $i + 1$
K_{i-}	m s^{-1}	conductivité inter-block entre les noeuds $i - 1$ et i
K_o	mol mol^{-1}	constante de Michaelis-Mentens pour l'oxygène
$K_{o,25}$	mol mol^{-1}	constante de Michaelis-Mentens pour l'oxygène à 25 °C
K_r	m s^{-1}	conductivité hydraulique dans les racines
$K_{r,sat}$	m s^{-1}	conductivité hydraulique dans les racines à saturation
K_s	m s^{-1}	conductivité hydraulique dans le sol
$K_{s,sat}$	m s^{-1}	conductivité hydraulique dans le sol à saturation
K_x	m s^{-1}	conductivité hydraulique dans le xylème
$K_{x,sat}$	m s^{-1}	conductivité hydraulique dans le xylème à saturation
k	-	sous-itéré (résolution numérique)
k_r	-	conductivité hydraulique relative dans les racines
k_{leaf}	s m^{-1}	conductance hydraulique entre le tronc et les feuilles
k_n	-	coefficient de distribution de l'azote dans la canopée
k_{rad}	s^{-1}	conductance hydraulique radiale des racines fines
k_s	-	conductivité hydraulique relative dans le sol
k_{soil}	s^{-1}	conductivité hydraulique effective du sol autour de la zone racinaire
k_{s-r}	m s^{-1}	conductivité hydraulique entre le sol et les racines
k_x	-	conductivité hydraulique relative dans le xylème
L	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	indice de surface foliaire
L_i	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	indice de surface foliaire de la grande feuille i
L_{max}	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	LAI maximum observé sur l'année
$LE_{t,i}$	W m^{-2}	chaleur latente produite par la transpiration de la grande feuille i
$LE_{w,i}$	W m^{-2}	chaleur latente produite par l'évaporation depuis la grande feuille i

Nom de la variable	Description	Unité
M_a	kg mol^{-1}	masse molaire de l'air
M_w	kg mol^{-1}	masse molaire de l'eau
m	-	coefficient de forme de la fonction de Van Genuchten
N_R	-	nombre de couches de sol en contact avec les racines
n	-	coefficient caractérisant la distribution des stomates
n	-	pas de discretisation temporelle (résolution numérique)
P_a	Pa	pression atmosphérique
P_r	-	nombre de Prandtl
p_r	-	facteur de forme des relations constitutives pour les racines
p_x	-	facteur de forme des relations constitutives pour le xylème
q_{can}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	précipitation interceptée par la canopée
q_{drip}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	flux ruisselé du réservoir de la canopée vers le sol lorsque la capacité de stockage d'eau de la canopée est dépassé
q_{rain}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	précipitation incidente au sommet de la canopée
q_{soil}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	flux d'eau arrivant au sol
$q_{soil,dir}$	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	flux d'eau arrivant au sol non intercepté par la canopée
q_{top}	m s^{-1}	flux hydrique au sommet du tronc
R	m^{-2}	densité de longueur racinaire
R_0	m^{-2}	densité de longueur racinaire à la surface du sol
R_1	-	indice du premier noeuds dans le compartiment racinaire
R_2	-	indice du dernier noeuds dans le compartiment racinaire
$R_{a,i}$	s m^{-1}	résistance aérodynamique de la grande feuille i
$R_{b,i}$	s m^{-1}	résistance de la couche limite de la grande feuille i
$R_{d,i}$	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	respiration de la plante
Re	-	nombre de Reynolds
R_i	-	fraction des racines dans la couche i du sol
R_L	-	nombre de noeuds du sol en contact avec les racines
R_{LW}	W m^{-2}	énergie absorbée dans les grandes longueurs d'ondes
R_{LW}^*	W m^{-2}	énergie nette isothermale dans les grandes longueurs d'ondes
$R_{LW,sha}^*$	W m^{-2}	énergie nette isothermale dans les grandes longueurs d'ondes pour la partie ombragée de la canopée
$R_{LW,sun}^*$	W m^{-2}	énergie nette isothermale dans les grandes longueurs d'ondes pour la partie ensoleillée de la canopée
R_{ld}	W m^{-2}	rayonnement diffus absorbé dans la canopée
R_{lb}	W m^{-2}	rayonnement direct absorbé dans la canopée
R_{lbb}	W m^{-2}	rayonnement direct non diffusé absorbé dans la canopée
R_{lbs}	W m^{-2}	rayonnement direct diffusé absorbé dans la canopée
$R_{net,sha}$	W m^{-2}	énergie nette de la partie ombragée de la canopée
$R_{net,sun}$	W m^{-2}	énergie nette de la partie ensoleillée de la canopée
$R_{net,i}$	W m^{-2}	énergie nette de la grande feuille i
$R_{net,i}^*$	W m^{-2}	énergie nette isothermale de la grande feuille i
$R_{s,i}$	s m^{-1}	résistance stomatique de la grande feuille i

Nom de la variable	Description	Unité
R_{sha}	$W\ m^{-2}$	énergie absorbée dans une longueur d'onde (PAR ou NIR) par la partie ombragée de la canopée
$R_{sha,PAR}$	$W\ m^{-2}$	rayonnement absorbée pour la partie ombragée de la canopée dans les longueurs d'ondes photosynthétiquement actives
$R_{sha,NIR}$	$W\ m^{-2}$	rayonnement absorbée pour la partie ombragée de la canopée dans les longueurs d'ondes proches de l'infrarouge
R_{sun}	$W\ m^{-2}$	énergie absorbée dans une longueur d'onde (PAR ou NIR) par la partie ensoleillée de la canopée
$R_{sun,PAR}$	$W\ m^{-2}$	rayonnement absorbée pour la partie ensoleillée de la canopée dans les longueurs d'ondes photosynthétiquement actives
$R_{sun,NIR}$	$W\ m^{-2}$	rayonnement absorbée pour la partie ensoleillée de la canopée dans les longueurs d'ondes proches de l'infrarouge
RH	-	humidité relative de l'air
$r_{J,V}$	-	rapport entre les paramètres $J_{max,25}$ et $V_{cmax,25}$
S	s^{-2}	prélèvement racinaire
S_c	-	nombre de Schmidt
s	$Pa\ K^{-1}$	pente de la fonction de vapeur saturante en fonction de la température
$s_{50,x}$	-	pente de la courbe PLC du xylème lorsque $\psi_x = \psi_{50,x}$
$s_{50,r}$	-	pente de la courbe PLC des racines lorsque $\psi_r = \psi_{50,r}$
$s_{50,s}$	-	paramètre de forme de la fonction logistique de Tuzet traduisant la relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire
$T_{l,i}$	K	température de surface de la grande feuille i
T_a	K	température de l'air
t	s	temps
u	$m\ s^{-1}$	vitesse du vent
$V_{cmax,i}$	$mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	taux de carboxylation maximal de la grande feuille i
$V_{cmax,25}$	$mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	taux de carboxylation maximal à 25 °C
W_{can}	$kg\ m^{-2}$	volume du stock d'eau de la canopée
W_{max}	$kg\ m^{-2}$	volume maximum du stock d'eau de la canopée
Z	rad	angle du soleil par rapport au zénith
Z_r	m	profondeur racinaire totale
z	m	coordonnée verticale
z_h	m	hauteur de mesure de l'humidité relative
z_m	m	hauteur de mesure du vent
z_{om}	m	coefficient de rugosité pour le transfert de moments
z_{oh}	m	coefficient de rugosité pour le transfert de vapeur et de chaleur
α	m^{-1}	coefficient de la fonction de Van Genuchten
α_l	-	fraction de radiations absorbées
β	-	coefficient dépendant du facteur limitant de la photosynthèse
Γ_i^*	$mol\ mol^{-1}$	point de compensation du CO ₂ du système photosynthétique de la grande feuille i

Nom de la variable	Description	Unité
Γ_{25}^*	mol mol^{-1}	point de compensation du CO_2 du système photosynthétique à 25 °C
γ	Pa K^{-1}	constante psychrométrique
γ^*	Pa K^{-1}	constante psychrométrique modifiée
ΔT_i	K	différence de température entre la grande feuille i et l'atmosphère
Δt	s	pas de temps
Δz_i	m	taille de la cellule i
Δz_{i+}	m	distance entre les noeuds i et $i + 1$
Δz_{i-}	m	distance entre les noeuds $i - 1$ et i
ϵ_a	-	émissivité de l'air dans les grandes longueur d'onde
ϵ_l	-	émissivité de la canopée dans les grandes longueur d'onde
ϵ_l	-	émissivité du sol dans les grandes longueur d'onde
ϵ_i	K	erreur de convergence calculée sur la température de surface de la canopée
η	-	coefficient de forme de la fonction de Van Genuchten
Θ_a	-	paramètre de forme dans le modèle de Collatz de colimitation de l'activité photosynthétique
Θ_j	-	paramètre de forme dans le modèle de transport énergétique du photosystème II
θ	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau
$\theta_{fc,i}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau à capacité au champs dans la couche de sol i
θ_r	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau dans les racines
θ_s	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau dans le sol
$\theta_{s,sat}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau dans le sol à saturation
$\theta_{s,res}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau dans le sol résiduelle
$\theta_{wp,i}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau au point de flétrissement dans la couche de sol i
θ_x	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	teneur en eau dans le xylème
κ	-	constante de Von Karman
λ	J kg^{-1}	énergie de vaporisation de l'eau
$\lambda - s$	m	distance caractéristique sol-racines
ν	$\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$	viscosité cinématique de l'air
ρ_a	kg m^{-3}	densité volumique de l'air
ρ_b	-	albédo pour les radiations directes
ρ_{cb}	-	albédo de la canopée pour le rayonnement direct corrigé par l'albédo du sol
ρ_{cd}	-	albédo de la canopée pour le rayonnement diffus corrigé par l'albédo du sol
ρ_d	-	albédo pour les radiations diffuses
ρ_h	-	albédo d'une canopée idéale infiniment épaisse composée de feuilles horizontales
ρ_l	-	fraction des radiations réfléchies
ρ_w	kg m^{-3}	densité volumique de l'eau
σ	m^{-2}	densité racinaire
τ_l	-	fraction des radiations transmises
ϕ_1	-	fonction dépendant de l'index de Ross
ϕ_2	-	fonction dépendant de l'index de Ross

Nom de la variable	Description	Unité
χ_l	-	coefficient caractérisant l'écart de la distribution angulaire des feuilles de la canopée à une distribution sphérique
ψ	m ou Pa	potentiel hydrique total
$\psi_{d,r}$	m ou Pa	pression d'entrée d'air dans les relations constitutives pour les racines
$\psi_{d,x}$	m ou Pa	pression d'entrée d'air dans les relations constitutives pour le xylème
ψ_{death}	m ou Pa	potentiel hydrique du xylème induisant la mort de l'arbre
$\psi_{G,close}$	m ou Pa	potentiel hydrique foliaire de fermeture des stomates
ψ_g	m ou Pa	potentiel gravitaire
ψ_l	m ou Pa	potentiel hydrique foliaire
$\psi_{l,i}$	m ou Pa	potentiel hydrique foliaire de la grande feuille i
ψ_M	m ou Pa	potentiel matriciel
ψ_p	m ou Pa	potentiel de pression capillaire
ψ_r	m ou Pa	potentiel hydrique total dans les racines
$\psi_{50,r}$	m ou Pa	potentiel hydrique à 50% de perte de conductivité hydraulique dans les racines
ψ_s	m ou Pa	potentiel hydrique total dans le sol
ψ_{top}	m ou Pa	potentiel hydrique au sommet du tronc
ψ_x	m ou Pa	potentiel hydrique total dans le xylème
$\psi_{50,x}$	m ou Pa	potentiel hydrique à 50% de perte de conductivité hydraulique dans le xylème
$\psi_{50,s}$	m ou Pa	potentiel hydrique à 50% de perte de conductance stomatique
ψ_π	m ou Pa	potentiel des forces de pression osmotique
ω_l	-	coefficient de diffusion du rayonnement dans la canopée

Introduction

L'évapotranspiration

Le continuum sol-plante-atmosphère est une composante critique du système terre et des cycles de l'eau, du carbone et de l'énergie. FISHER et al. (2014) décrivent son importance dans les différents cycles biogéochimiques en l'illustrant avec le conte de la princesse et du petit pois, écrit par Hans Christian Andersen en 1835. Pour reconnaître le rang des princesses qui souhaitent se marier avec son fils, un test est organisé par une reine : sans le leur dire, un petit pois est placé dans leur lit, sous 20 matelas et autant de couvertures. Au réveil seule une princesse se plaint de l'inconfort ressenti du à la présence du petit pois. Et c'est elle qui est finalement choisie par la reine...

La surface émergée des terres représente moins d'un tiers de la surface totale du globe et la contribution relative au cycle de l'eau du continuum sol-plante-atmosphère, en matière de volume d'eau, est petite par rapport aux autres compartiments du cycle comme l'océan ou l'atmosphère (figure 1). Néanmoins, ce petit compartiment, ce petit pois dans le lit du système terre, a une influence démesurée sur le climat à l'échelle globale. Ainsi, ce continuum se trouve à la croisée des différents cycles globaux, que ce soit celui de l'eau, du carbone ou de l'énergie.

Rapportée à la précipitation, l'évapotranspiration est de loin le flux le plus important de la partie continentale du cycle de l'eau. Sur les 120 000 km³ d'eau précipités chaque année au dessus des surfaces terrestres, environ 70 000 km³ retournent à l'atmosphère sous forme d'évapotranspiration, en se mélangeant à la vapeur d'eau provenant de l'évaporation océanique. Ce flux représente ainsi l'équivalent de 60% du flux précipité (OKI & KANAE, 2006 ; TRENBERTH et al., 2011 ; RODELL et al., 2015). La notion d'évapotranspiration permet de faire le lien entre le cycle de l'eau (quantité d'eau circulant dans un bassin versant), le cycle de l'énergie (une partie de l'énergie solaire est transformée par la végétation sous forme de chaleur latente) et le cycle du carbone (les plantes transpirent en prélevant du carbone atmosphérique pour faire de la photosynthèse) (COWAN, 1982 ; ELLISON et al., 2017). L'évapotranspiration est ainsi une variable clé des écosystèmes terrestres. Elle peut notamment être utilisée pour optimiser l'utilisation de l'irrigation (ALLEN et al., 1998), caractériser et/ou prédire les sécheresses (A. DAI et al., 2004 ; ANDERSON et al., 2011 ; SHEFFIELD et al., 2012 ; GREVE et al., 2014 ; MENG et al., 2014 ; PRUDHOMME et al., 2014 ; MAO et al., 2015) ou encore prédire la diversité des espèces dans les écosystèmes (O'BRIEN, 1998 ; FIELD et al., 2005).

L'évapotranspiration est par définition la somme de deux composantes : l'évaporation et la transpiration. L'évaporation désigne la part de la vapeur d'eau produite par changement de phase sans intervention de processus biologique. La transpiration désigne quand à elle la part de la vapeur d'eau qui a été absorbée par les plantes (sous forme liquide) avant d'être transportée au

Units in thousands of km³ per year

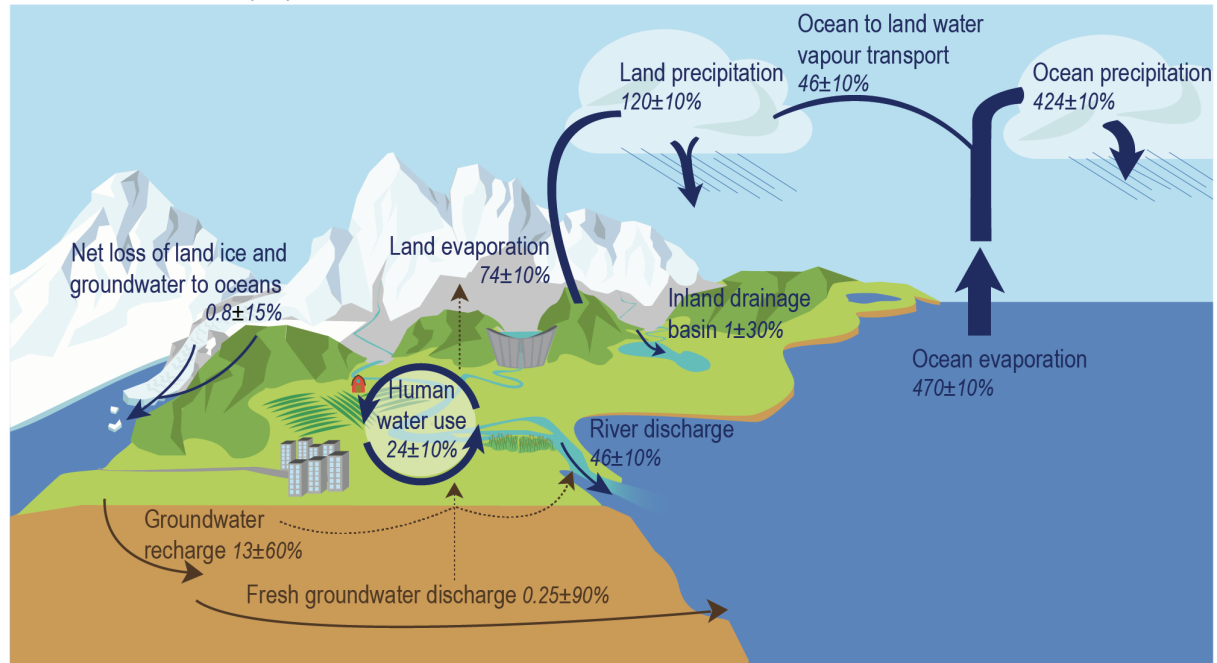


FIGURE 1 – Cycle de l’eau global. Repris d’après DOUVILLE et al. (2021)

niveau des feuilles de la canopée pour être rejetée dans l’atmosphère sous forme de vapeur d’eau. La transpiration représente la part la plus importante de l’évapotranspiration, jusqu’à 80% de celle-ci (JASECHKO et al., 2013 ; SCHLESINGER & JASECHKO, 2014). Paradoxalement, malgré son importance dans le cycle de l’eau continentale, une compréhension totale et mécaniste des processus de transport de l’eau dans le continuum sol-plante-atmosphère impliqués dans l’évapotranspiration manque encore. Ceci s’explique en partie par la difficulté à mesurer ce flux ou encore par sa grande variabilité spatiale.

Ainsi, les végétaux sont les acteurs principaux de la transpiration. Ils jouent un rôle essentiel dans la détermination de la qualité et de la quantité des ressources en eau (BARGUÉS TOBELLA et al., 2014 ; ILSTEDT et al., 2016). Sur terre, ils réduisent l’érosion des sols et participent à la limitation des effets des inondations (WAHREN et al., 2012). Au niveau atmosphérique, ils influencent localement le micro-climat (ELLISON et al., 2017 ; ZELLWEGER et al., 2020) et affectent largement la formation des nuages (MORRIS et al., 2014, 2017) ou encore la distribution spatiale de la pluie (KEYS et al., 2016). L’avancement de la compréhension des différents mécanismes biologiques contrôlant la transpiration, comme le contrôle de l’ouverture stomatique, le prélèvement racinaire ou encore le transport hydraulique ne peut se faire sans s’intéresser à la physiologie des plantes, la bio-physique des processus en jeux ou les relations écologiques fonctionnelles entre les différentes espèces.

Les fonctions écosystémiques rendues par le continuum sol-plante-atmosphère, importantes et variées, sont menacées par le changement climatique. Les gaz à effet de serre d’origine anthropique émis depuis le début de l’aire industrielle ont déjà provoqué une augmentation moyenne de la température de surface du globe d’environ 1.09 °C depuis la période 1850-1900 (IPCC, 2021). La concentration en CO₂ atmosphérique est passée de 280 ppm au début de l’aire industrielle à près de 430 ppm aujourd’hui (IPCC, 2021). Ces changements induisent des perturbations importantes des différents cycles biogéochimiques et modifient profondément les fonctions écosystémiques du continuum sol-plante-atmosphère (CANADELL et al., 2021 ; DOUVILLE et al., 2021). Par exemple, la mortalité des peuplements forestiers en Europe augmente et s’accélère (SENF et al., 2018, 2020 ; GAZOL & CAMARERO, 2022), les attaques de

ravageurs se font de plus en plus intenses et fréquentes et participent à une dégradation générale de l'état sanitaire des forêts (HLÁSNY, ZIMOVÁ et al., 2021 ; HLÁSNY, KÖNIG et al., 2021). Ces perturbations fragilisent leur fonction de stockage de carbone. Ainsi, certaines forêts se mettent ponctuellement à émettre plus de carbone qu'elles n'en absorbent, participant à l'accélération du changement climatique (CHUINE et al., 2023 ; WOLF & PAUL-LIMOGES, 2023).

Les différents scénarios climatiques établis par le GIEC prévoient à court et/ou long terme une augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique (IPCC, 2021). Les conséquences sur la végétation restent incertaines et controversées. D'une part, des expériences de laboratoire en conditions contrôlées montrent que l'ouverture des stomates des plantes, les organes qui permettent de réguler les flux gazeux échangés avec l'atmosphère, sont inversement sensibles à la concentration en CO₂ atmosphérique (JONES, 1985 ; BONAN, 2019). La fermeture des stomates provoque ainsi mécaniquement une diminution de la transpiration. D'autre part, la fermeture partielle des stomates ne compense pas totalement l'augmentation de l'assimilation photosynthétique, qui augmente avec la concentration en CO₂. Les surplus de réserves carbonées ainsi constituées sont utilisées par les plantes pour augmenter leur surface foliaire (Y. ZHANG et al., 2016 ; ZENG et al., 2018), ce qui augmente leur transpiration (KIRSCHBAUM & MCMILLAN, 2018 ; ZENG et al., 2018). Les deux points précédents ont des effets antagonistes sur la transpiration des plantes dont l'effet à long terme sur la demande en eau des végétaux et le cycle de l'eau reste incertain. Un débat subsiste pour déterminer si le changement climatique provoque une accélération du cycle de l'eau, *i.e.* une augmentation de l'évapotranspiration (BRUTSAERT & PARLANGE, 1998 ; BRUTSAERT, 2013 ; Y. ZHANG et al., 2016 ; ZENG et al., 2018) ou une diminution de l'évapotranspiration, qui se traduit par un débit accru dans les rivières (PROBST & TARDY, 1987 ; LABAT et al., 2004 ; GEDNEY et al., 2006). Les différentes techniques utilisées aujourd'hui pour estimer cette tendance long terme (réanalyses, extrapolation d'études locales ou utilisation de modèles) montrent des résultats très différents et ne permettent pas de trancher entre ces deux hypothèses (VINUKOLLU et al., 2011 ; MUELLER et al., 2013 ; MAO et al., 2015 ; CERNUSAK et al., 2019 ; HAVERD et al., 2020).

En raison de l'effet de serre, les différents scénarios prévoient une augmentation de la température globale entre +2 °C et +4 °C à l'horizon 2100 par rapport à l'ère pré-industrielle, dont les conséquences sont multiples. Quelque soit le scénario envisagé, il est très probable que les sécheresses, vagues de chaleur et pics de températures soient plus intenses, plus fréquents et plus longs (MEEHL & TEBALDI, 2004 ; STERL et al., 2008 ; RUSSO et al., 2015 ; SENEVIRATNE et al., 2021). Déjà, l'augmentation en intensité et en fréquence des sécheresses à l'échelle mondiale a provoqué une diminution de la productivité des cultures (HOWITT et al., 2014 ; LESK et al., 2016 ; SCHAUBERGER et al., 2017). Le rendement et la croissance des cultures ou des arbres sont sensibles à l'hydraulique des plantes, en plus d'autres facteurs internes ou externes comme la capacité de transport des produits de la photosynthèse, les conditions environnementales ou la disponibilité en nutriments (LAWLOR, 1995 ; ARAUS et al., 2021). Pendant les périodes de stress hydrique, le maintien des capacités photosynthétiques dépend largement de l'efficacité du système de transport hydraulique (TYREE & SPERRY, 1989 ; BRODRIBB, 2009). En plus des stress abiotiques (VPD - déficit de vapeur, teneur en eau du sol, ...), les plantes sont soumises à des stress biotiques comme les insectes ou les champignons. Ils font partie intégrante des écosystèmes et participent à leur bon fonctionnement (NAGELEISEN et al., 2010). L'augmentation globale des températures modifie profondément la nature des relations plantes-insectes ou plantes-champignons (GELY et al., 2020). Pour les insectes, elle favorise leur développement physiologique en augmentant leur vitesse de développement et leur taux de survie à l'hiver (BALE et al., 2002), ce qui provoque des modifications structurelles des écosystèmes (PURESWARAN et al., 2018). Toutefois ces interactions sont complexes. Elles varient en fonction de l'agent biotique, de l'intensité du stress abiotique et des caractéristiques

écophysiologiques de la végétation, comme ses caractéristiques hydrauliques (BANSAL, 2015), et peuvent résulter en des interactions bénéfiques (CROISÉ et al., 2001 ; GAO et al., 2017 ; LIMA et al., 2019), antagonistes (ARANGO-VELEZ et al., 2016 ; BORTOLAMI et al., 2021) ou neutres (LOPISSE et al., 2017).

Ainsi, le changement climatique en cours risque fortement de perturber les différentes fonctions écosystémiques offertes par le continuum sol-plante-atmosphère. Pour réduire et atténuer ces changements, il est important de pouvoir les caractériser et les quantifier. En cela, les modèles sont des outils utiles pour prédire l'évolution future de ce système et élaborer des stratégies de gestion.

La modélisation

Un modèle est une représentation simplifiée d'un système physique qui permet de mieux l'appréhender. La réalité attachée au système est simplifiée et/ou formalisée en des concepts et processus simples facilitant son étude. Un modèle peut être physique (une maquette par exemple), mathématique (une équation ou une théorie mathématique) ou numérique (une ou plusieurs équations résolues numériquement). Il peut être utilisé pour mieux comprendre le système d'étude quand celui-ci n'est pas manipulable et/ou accessible facilement (une forêt, un sol, un bassin versant, ...), pour prédire le comportement du système dans des conditions qu'il n'a jamais connues (le climat dans 100 ans par exemple) ou qui n'ont pas été mesurées (le climat il y a 10 000 ans par exemple).

Un modèle numérique est généralement composé de variables d'état qui caractérisent l'état (physique ou conceptuel) du système. Par exemple, dans les modèles hydrogéologiques permettant de calculer les hauteurs de nappes et les écoulements des aquifères, la charge hydraulique est la variable d'état qui caractérise la quantité d'énergie du système. C'est elle qui détermine le sens et la direction des écoulements en fonction de son gradient. Le nombre de variables d'état dans un modèle dépend intrinsèquement du système modélisé. Généralement, plus le système comporte de processus dont les lois physiques sous-jacentes sont différentes, plus il faudra de variables d'état pour décrire le comportement global du système. L'évolution spatiale et/ou temporelle de ces variables d'état est régie par des équations, simplifications et formalisations mathématiques de processus réels observés dans le système. Ces équations lient les variables d'état aux forçages du système. Ces derniers sont des variables externes, qui sont imposées en entrée pour le faire varier. Dans l'exemple d'un modèle hydrogéologique, la pluie et l'évaporation permettent de calculer une recharge, qui devient le forçage du modèle. Elles peuvent être issues de mesures (mesures de pluie) ou d'autres modèles (un modèle permettant de calculer l'évaporation d'un sol). Les équations liant les forçages du modèle à ses variables d'état font apparaître des paramètres qui caractérisent les propriétés physiques du système. En reprenant l'exemple du modèle hydrogéologique, un sol constitué de sable et un autre de limon n'auront pas les mêmes paramètres dans l'équation décrivant l'écoulement de l'eau, bien que la structure mathématique de l'équation soit invariante. Un même processus peut être décrit de différentes manières en fonction du cadre de formalisme adopté.

Ce cadre de formalisme peut être empirique, conceptuel ou à base physique. Les approches dites empiriques sont basées sur l'observation directe des réponses du système aux forçages extérieurs. Des équations simples (linéaires, polynomiales, puissance, ...) liant les entrées et les variables d'état du modèle sont construites, où les paramètres des équations sont choisis de manière à représenter correctement les sorties du modèle observées en fonction du forçage. Cette approche est simple, intuitive et nécessite peu de ressources de calcul, expliquant sa très large utilisation dans les domaines appliqués ou opérationnels comme en ingénierie. Cependant cette approche est très sensible aux données utilisées pour paramétrer les équations du modèle,

ce qui limite leurs capacités prédictives et leur robustesse. Le système y est représenté comme une “boîte noire” inaccessible qui ne permet pas de comprendre les dynamiques internes au système ni de les modifier. L’approche conceptuelle substitue un système simplifié au système physique. Par exemple, un modèle conceptuel hydrogéologique représente le sol comme une succession de réservoirs situés à différentes profondeurs, se vidant les uns dans les autres pour représenter l’infiltration. Les flux latéraux sont représentés par les flux entre les colonnes de réservoirs situées à différentes altitudes pour reproduire l’écoulement gravitaire dans un bassin versant. Les paramètres des équations conceptuelles ne sont pas mesurables (ou seulement indirectement) sur le système physique réel. Cette approche ouvre la boîte noire et donne des indications sur la dynamique interne du système. Les modèles conceptuels peuvent être spatialisés, *i.e.* représenter l’évolution des variables d’état du système dans l’espace, ou pas (modèles unidimensionnels). Leur implémentation, résolution et utilisation restent relativement simples ce qui leur permet une utilisation en dehors du domaine académique. Cependant leur capacité de prédiction reste limitée par la qualité de la paramétrisation du modèle, exercice difficile en l’absence de la possibilité de mesurer directement les paramètres sur le système physique. Enfin, les équations des modèles à base physique découlent de principes physiques fondamentaux (conservation de la masse, de l’impulsion ou de l’énergie). Elles sont souvent exprimées sous forme d’équations aux dérivées partielles (EDP) dans lesquelles les paramètres ont un sens physique fort et sont souvent mesurables directement sur le système ou indirectement à partir d’échantillons analysés en laboratoire. La possibilité de paramétrer correctement ces modèles leur confère un fort pouvoir de prédiction. Cependant leur résolution nécessite généralement l’utilisation de méthodes numériques avancées qui utilisent de grandes ressources de calcul (temps et matériel). Leur utilisation est généralement restreinte à la recherche, sauf dans certains domaines très spécifiques comme l’hydrogéologie où leur utilisation opérationnelle est établie depuis plusieurs dizaines d’années.

Les définitions précédentes sont en réalité très théoriques. De nombreux modèles mixent les différentes approches de modélisation. Les processus importants sont généralement représentés de manière détaillée tandis que les processus qui le sont moins sont simplifiés. Par ailleurs, les modèles à bases physiques sont généralement limités dans leur paramétrisation par la disponibilité des données. Ainsi, de nombreux paramètres théoriquement mesurables sont en réalité très variables dans l’espace et donc fixés de manière *ad hoc* ou calibrés faute de pouvoir les mesurer sur l’ensemble du domaine étudié. Un modèle peut se caractériser par son réalisme (capacité à reproduire des données), sa robustesse (sensibilité limitée aux paramètres) et à sa fiabilité (capacité à être appliqué sur un autre site) (PRENTICE et al., 2015). Chacune de ces trois caractéristiques est importante et ne doit pas être négligée (PRENTICE et al., 2015).

Le développement d’un nouveau modèle numérique est un processus en plusieurs étapes (figure 2). La première étape permet de définir le système d’étude (limites spatiales, temporelles)

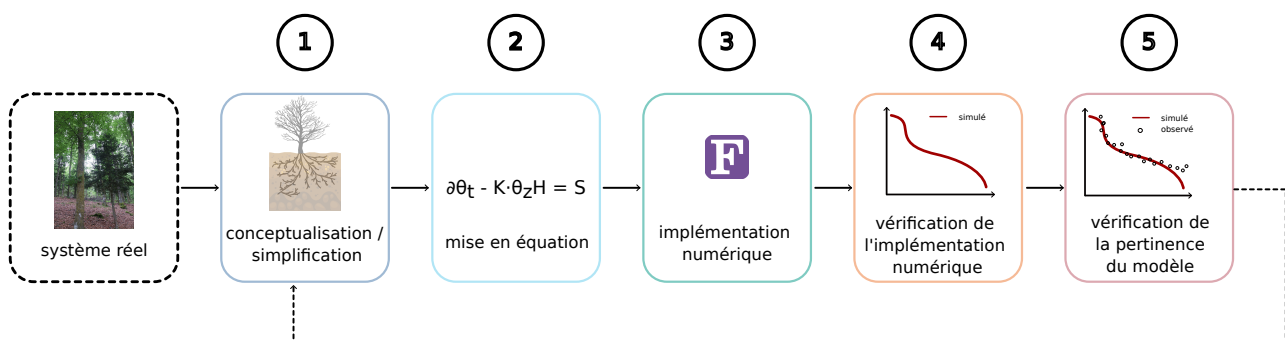


FIGURE 2 – Étapes de développement d’un modèle

et désigne les processus qui seront intégrés dans le modèle. L'étape suivante (numéro 2) met en équations les processus d'intérêt retenus à l'étape précédente. C'est lors de ces deux premières étapes que s'effectuent les choix les plus importants de modélisation. Elles guident et déterminent les processus qui seront inclus dans le modèle, leur hiérarchie et leur niveau de complexité. Lorsque ces choix sont effectués, les étapes suivantes consistent à implémenter numériquement le formalisme choisi à l'aide d'un langage de programmation (étape 3) et de tester cette implémentation (étape 4). La vérification de l'implémentation peut s'effectuer sur des cas synthétiques, en s'assurant que le comportement global du système modélisé soit en accord avec le comportement attendu. Pour les modèles plus complexes et composés de plusieurs processus interagissant les uns avec les autres, il est judicieux de tester les différentes parties du système individuellement puis de manière couplée. La dernière étape (numéro 5), déterminante pour tester les capacités de prédiction du modèle, consiste à comparer les prédictions du modèle avec des mesures réelles ; généralement une partie des mesures sert au calage des paramètres du modèle et la partie restante permet de le valider. Cette dernière étape justifie les choix de modélisation effectués aux étapes 1 et 2. Si de grands écarts sont observés entre les prédictions du modèle et les observations, il est nécessaire de questionner les formalismes, leur mise en équations, ou la paramétrisation du modèle pour les expliquer et/ou les réduire.

Contexte du développement de SoVegI

Les paragraphes précédents montrent le rôle important que joue la végétation dans le cycle de l'eau ainsi que les changements probables à venir dans ses interactions avec son environnement. Il existe de nombreux modèles pour étudier le cycle de l'eau et prédire la quantité et la qualité de la ressource en eau. Les approches sont très variées et on observe une grande diversité dans les processus représentés, le niveau de complexité adopté pour leur représentation et leur interactions, ou encore l'échelle spatiale de travail.

Parmi toutes ces approches, les modèles hydrologiques intégrés et spatialement distribués forment une famille à part. Basés sur une représentation mécaniste des écoulements, ils couplent les écoulements de surface et les écoulements souterrains pour représenter les variations de hauteurs d'eau des aquifères et des nappes à court et moyen termes, à l'échelle d'un bassin versant. Le modèle NIHM (Normally Integrated Hydrological Model) est le modèle hydrologique développé au laboratoire ITES (Institut Terre et Environnement de Strasbourg) suivant ce paradigme. En intégrant l'équation tridimensionnelle d'écoulement souterrain selon la direction perpendiculaire à l'écoulement, NIHM réduit la dimension du problème à un problème bidimensionnel (JEANNOT, 2018). Cette technique permet des gains importants en termes de ressources de calcul (puissance et mémoire) tout en conservant l'information d'un écoulement tridimensionnel. NIHM a été utilisé pour évaluer les effets de projets de restauration hydraulique des écosystèmes (JEANNOT et al., 2019), étudier le temps de résidence de l'eau dans les bassins versants (WEILL et al., 2019) ou tester des méthodes géophysiques expérimentales (CHAFFAUT et al., 2022). En plus de simuler la quantité de la ressource en eau disponible, un module de transport réactif a été développé pour étudier sa qualité (CHAGUER et al., 2022).

Dans NIHM, la végétation est utilisée comme simple condition à la limite. L'évapotranspiration est calculée à partir d'un terme d'évapotranspiration potentielle (équation de Penman-Monteith) corrigée par l'humidité relative à la surface du sol (JEANNOT, 2018). Cette représentation de la végétation dans NIHM présente trois limites principales. Premièrement, en raison de l'utilisation d'un modèle d'évapotranspiration potentielle, l'évapotranspiration calculée reflète uniquement la demande en eau atmosphérique, sans prendre en compte les besoins biologiques de la végétation, ses mécanismes de régulation de la transpiration ou ses limites physiologiques en cas de stress hydrique. Deuxièmement, la teneur en eau dans la zone racinaire est mal évaluée en raison d'une hypothèse simplificatrice du modèle qui consiste à

imposer un profil de pression hydrostatique dans la zone racinaire pour éviter de résoudre le problème de transport hydraulique selon la direction verticale. Troisièmement, ce formalisme ne prend pas en compte les rétroactions entre l'eau dans le sol et la végétation. Ces trois limites ont été clairement identifiées lors du développement du modèle et pointées comme perspectives d'amélioration (JEANNOT, 2018). Inclure une représentation plus détaillée et mécaniste des relations eau-plante dans NIHM permettrait d'améliorer ses capacités de prédictions et d'ouvrir ses champs d'application. En effet, en évaluant le terme de transpiration de manière plus robuste, les quantités d'eau entrant dans le modèle seront plus réalistes. L'erreur induite par l'utilisation d'un modèle d'évapotranspiration potentielle dans la recharge de nappe et dans le calcul subséquent des débits des rivières n'a jamais été quantifiée. Cependant, ce point est souligné comme une source d'erreur, en particulier pendant l'été où l'évapotranspiration potentielle dépasse régulièrement la transpiration réelle des écosystèmes ce qui peut conduire à une sous-estimation des débits d'étiage. Par ailleurs, représenter les interactions sol-végétation ferait de NIHM un outil intéressant pour étudier certaines problématiques hors du champ de la discipline purement hydrologique. Par exemple, l'effet de la végétation sur les hauteurs de nappe, l'importance des écoulements latéraux pour l'alimentation en eau des peuplements forestiers, la dynamique du système racinaire en période de sécheresse ou l'importance de l'hydraulique de la végétation dans les dépérissements et la mortalité des peuplements forestiers sont autant de pistes d'application pour le modèle (MANOLI et al., 2017; COCHARD et al., 2021; HUANG, DOMEQ et al., 2024; TORRES-RUIZ et al., 2024). Le choix a été fait de développer un nouveau module de représentation de la végétation, pour être intégré ultérieurement dans le modèle NIHM. C'est là le point de départ du présent travail de thèse.

Plan du manuscrit

Ce manuscrit présente le développement de SoVegI (Soil Vegetation Interaction Model), un nouveau modèle de représentation des flux hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère. Le chapitre 1 présente plus en détail le continuum sol-plante-atmosphère, les différents processus importants contribuant aux flux hydriques, l'état de l'art des approches actuelles de modélisation ainsi que leurs limites et les grandes orientations ayant guidé le développement de SoVegI (étape 1, figure 2). Le chapitre 2 présente les différents formalismes choisis ainsi que les équations mathématiques utilisées et leur implémentation numérique (étapes 2 et 3, figure 2). Le chapitre suivant (chapitre 3) présente le site expérimental de Hesse (FR-Hes) d'où proviennent les données utilisées pour tester le développement du modèle et étudier ses différentes caractéristiques. Dans le chapitre 4, les différentes parties du modèle sont testées indépendamment les unes des autres pour s'assurer de la bonne implémentation du modèle. Il se conclut sur un cas synthétique dans lequel les propriétés les plus remarquables du continuum sol-plante-atmosphère sont étudiées (étape 4, figure 2). Enfin, le dernier chapitre (chapitre 5) présente l'application du modèle complet sur le site de FR-Hesse (étape 5, figure 2). Les capacités du modèle à représenter correctement les effets de la sécheresse sur les flux gazeux et les teneurs en eau dans le sol sont démontrées. Les perspectives d'utilisation de SoVegI y sont alors présentées.

Le continuum sol-plante-atmosphère : définition, enjeux, défis et représentation dans les modèles

Sommaire

1.1 Sol, plante et atmosphère : trois compartiments, un continuum .	10
1.1.1 Le sol	10
1.1.2 L'arbre	12
1.1.3 Échanges avec l'atmosphère	16
1.2 Transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère en cas de limitation en eau	20
1.2.1 Limitation en eau modérée	20
1.2.2 Forte limitation en eau	20
1.3 Représentation du continuum sol-plante-atmosphère dans les modèles existants	22
1.3.1 Approches de représentation des processus du SPAC	22
1.3.2 Les différentes familles de modèles représentant le SPAC	27
1.4 Présentation générale du travail de thèse	29
1.4.1 Objectifs scientifiques	29
1.4.2 Choix de modélisation	30
1.4.3 Limites des approches existantes et dépassement	31

Ce premier chapitre présente ou rappelle les notions fondamentales nécessaires à la compréhension de ce travail. Le système, constitué par le continuum sol-plante-atmosphère, est présenté en détail dans une première partie. Son fonctionnement et les enjeux qui lui sont attachés, au regard du cycle de l'eau et de la santé des forêts, sont discutés. Dans un second temps, un accent particulier est mis sur l'état du continuum soumis à un stress hydrique. Différents processus et mécanismes d'adaptation de la végétation sont présentés et discutés, en distinguant des conditions de stress hydrique modérées et des conditions de stress hydrique élevées. La troisième partie quitte le point de vue de la bio-physique pour prendre celui de la modélisation. Il dresse un état de l'art de la représentation des différents processus présentés précédemment dans les modèles en distinguant les représentations adoptées dans les modèles fonctionnant à l'échelle de l'individu et celles adoptées dans les modèles fonctionnant à très grande échelle spatiale. Les atouts et les limites des différentes approches sont pointés, ce qui permet dans la dernière partie de définir les objectifs de ce travail de thèse et de présenter les différentes étapes de développement de SoVegI autour desquelles s'articule ce manuscrit.

1.1 Sol, plante et atmosphère : trois compartiments, un continuum

Cette première partie définit la notion de continuum. Chaque compartiment est présenté individuellement, en discutant des différents processus permettant le transfert hydrique.

1.1.1 Le sol

Le sol peut être défini comme un milieu poreux constitué d'une matrice solide à travers laquelle l'eau peut circuler. Cette matrice est composée de particules minérales de différentes tailles issues de l'érosion, de la transformation de roches, de matière organique non vivante résultant de la décomposition de chaînes carbonées (humus, litière, ...) et de matière organique vivante (racines, microorganismes, ...) (COURBET et al., 2022). La distribution de la taille des particules solides de la matrice du sol est une propriété importante, définissant certaines de ses caractéristiques essentielles comme sa capacité à faire circuler l'eau (conductivité) ou sa capacité à stocker de l'eau dans les pores du sol (rétention) (voir [tableau 1.1](#)). Différentes classes sont définies en fonction des tailles des grains. On distingue généralement les graviers (diamètre supérieur à 2.0 mm), les sables (entre 0.05 mm et 2.0 mm), les limons (entre 0.05 mm et 0.002 mm) et les argiles (diamètre inférieur à 0.002 mm). La distribution statistique des tailles de grains dans ces différentes classes définit la texture du sol.

L'arrangement géométrique des grains solides du sol laisse des espaces vides à travers lesquels l'eau peut circuler. Lorsque les vides sont entièrement comblés par l'eau, le milieu poreux est dit saturé. Si l'eau ne comble pas entièrement les interstices de la matrice solide et que de l'air subsiste dans les pores, le milieu est dit non saturé. Un milieu poreux non saturé est caractérisé par sa teneur en eau, *i.e.* le volume d'eau dans le milieu poreux sur le volume total du milieu poreux (volume des grains solides compris), généralement notée θ et exprimée en $\text{m}_{\text{eau}}^3 \text{ m}_{\text{sol}}^{-3}$. La facilité avec laquelle l'eau peut passer dans l'espace des pores est définie par la conductivité hydraulique du milieu poreux, communément notée K . Cette grandeur, exprimée en m s^{-1} (ou $\text{kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), dépend à la fois de l'arrangement géométrique des grains dans la matrice solide (conductivité intrinsèque) et du remplissage en eau des pores du milieu (conductivité relative).

Dans un sol, l'eau est soumise à différentes forces que sont les forces matricielles (forces d'attraction entre les molécules d'eau et les molécules des grains de la matrice solide), les forces

de pression (dus à la tension de surface de l'eau, qui induisent un saut de pression à l'interface eau-air), les forces de gravité (attraction des molécules d'eau par la force de gravité) et les forces d'attraction moléculaires dues à la différence de concentration en solutés entre deux points de l'espace. La notion de potentiel hydrique total, ψ , est une mesure de l'énergie nécessaire à fournir au système soumis aux différentes forces précitées pour le faire passer d'un état de référence à un état final. Notons que ψ s'exprime en énergie par unité de masse (J kg^{-1}) ou en unité de pression (Pa) lorsqu'il est rapporté par unité de volume (J m^{-3}). C'est une grandeur scalaire qui exprime un niveau d'énergie au niveau local à un instant donné ($\psi = \psi(x, y, z)$). Il est la somme des différents potentiels exprimant les différentes forces sur l'eau (BEAR & CHENG, 2010) :

$$\psi = \psi_M + \psi_g + \psi_p + \psi_\pi \quad (1.1)$$

où ψ_M est le potentiel matriciel (Pa), ψ_g le potentiel gravitaire (Pa), ψ_p le potentiel de pression capillaire (Pa) et ψ_π le potentiel des forces de pression osmotique (Pa). Généralement, $\psi_\pi \ll \psi$, tel que le potentiel osmotique dans le sol est négligé. Lorsqu'un sol est non saturé, les forces

TABLE 1.1 – Exemples de propriétés de sols. D'après BEAR et CHENG (2010)

Sol	Porosité (-)	Conductivité (m s^{-1})
tourbes	0.6 - 0.8	$1.3 \cdot 10^{-3}$ - $1.8 \cdot 10^{-4}$
argile	0.45 - 0.55	$9.0 \cdot 10^{-6}$ - $6.1 \cdot 10^{-8}$
limon	0.4 - 0.5	$5.0 \cdot 10^{-4}$ - $9.0 \cdot 10^{-6}$
sable homogène	0.3 - 0.4	$1.0 \cdot 10^{-2}$ - $5.0 \cdot 10^{-4}$
gravier	0.3 - 0.4	$7.0 \cdot 10^{-2}$ - $1.0 \cdot 10^{-2}$
grès	0.1 - 0.2	$6.7 \cdot 10^{-5}$ - $9.1 \cdot 10^{-6}$
calcaire	0.01 - 0.1	$9.1 \cdot 10^{-6}$ - $1.2 \cdot 10^{-6}$

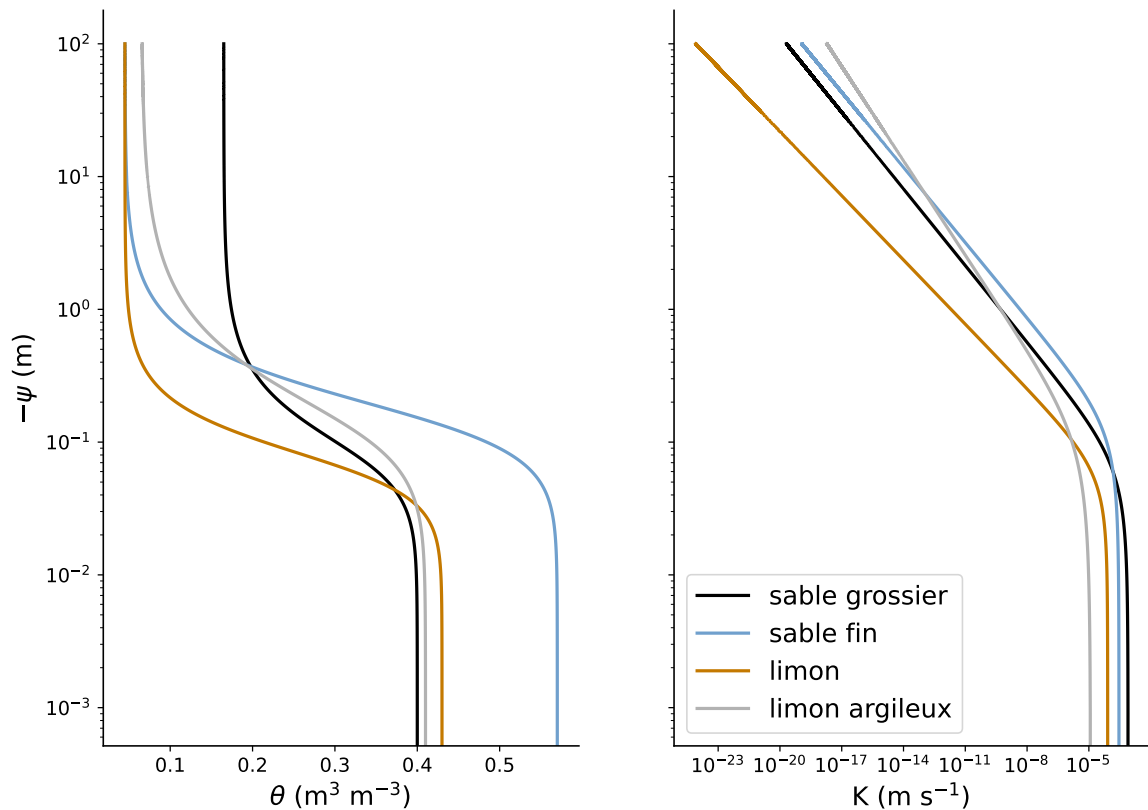


FIGURE 1.1 – Illustration des relations entre teneur en eau, saturation et potentiel hydrique pour différents types de sol. D'après CARBONE et al. (2015).

matricielles dominent les autres forces et ψ_M devient le terme dominant dans l'équation 1.1. Ce potentiel représente l'énergie nécessaire pour vaincre les forces de rétention entre l'eau et les grains du sol. Il est toujours négatif, traduisant la 'suction' de l'eau par le sol. Plus le sol est désaturé, plus ce terme est négatif. Le potentiel de pression capillaire ψ_p résulte des forces de capillarité liées à l'interface eau-air et aux propriétés physico-chimiques de ces fluides. Ce terme est également négatif, car la pression de l'eau dans les pores est inférieure à celle de l'air en raison de la tension de surface de l'eau. Enfin, le potentiel gravitaire ψ_g est toujours positif et augmente avec l'altitude. Il traduit l'augmentation de l'énergie potentielle avec l'élévation. Dans un milieu poreux non saturé, le potentiel hydrique total ψ est négatif. Il devient positif lorsque le milieu est complètement saturé. Si le champ de potentiel est homogène ($\psi(x, y, z) = \psi = \text{constante}$), l'eau est à l'équilibre et ne se déplace pas. À l'inverse, si différentes parties du milieu poreux n'ont pas le même potentiel hydrique, l'eau s'écoule des potentiels les plus élevés aux potentiels les plus faibles.

En mesurant l'intensité des différentes forces exercées sur les particules d'eau d'un milieu poreux, le potentiel hydrique est une variable d'état pratique pour caractériser la quantité d'eau dans le milieu poreux et ses conditions hydrodynamiques. Ainsi, la teneur en eau et la conductivité hydraulique peuvent être exprimées en fonction du potentiel hydrique. De nombreux modèles mathématiques ont été proposés pour représenter ces relations (BROOKS, 1965; AHUJA & SWARTZENDRUBER, 1972; VAN GENUCHTEN, 1980; ROSS & SMETTEM, 1993; FREDLUND & XING, 1994; KOSUGI, 1996; GHORBANI et al., 2024) et voir RAATS (2001) pour une synthèse. Ces courbes, appelées relations constitutives, sont illustrées dans la figure 1.1 en utilisant les modèles de Mualem (MUALEM, 1976) et Van Genuchten (VAN GENUCHTEN, 1980).

La forme des courbes est définie en fonction de paramètres caractérisant les propriétés physiques du milieu poreux (telles que la rétention maximale en eau, la pression d'entrée d'air, etc.). Ces paramètres sont généralement déterminés expérimentalement en laboratoire (BEAR & CHENG, 2010). Les sols réels sont souvent très hétérogènes, tant dans la direction verticale que latérale. L'incertitude générée par le manque de connaissance de la distribution spatiale des paramètres du sol est identifiée comme une grande cause d'incertitude dans la modélisation des écoulements souterrains (YETBAREK et al., 2020; LI et al., 2022; RUMBOLD et al., 2023; CHEN et al., 2024).

1.1.2 L'arbre

Du point de vue hydrologique, les arbres sont de grandes 'pompes à eau', particulièrement efficaces. Grâce à leurs racines, ils prélèvent de l'eau dans le sol qui est ensuite transportée sous forme de sève brute constituée d'eau et de minéraux vers les feuilles de la canopée en passant par un réseau de cellules creuses formant une sorte de réseau hydraulique (le xylème). Dans les feuilles, l'eau est vaporisée (passage sous forme gazeuse) avant de sortir en passant à travers les stomates, structures de l'épiderme des feuilles qui permettent de réguler les échanges gazeux (eau et carbone) entre la plante et l'atmosphère. La photosynthèse est le moteur de cette 'pompe'. En ouvrant les stomates pour absorber du carbone atmosphérique nécessaire à la photosynthèse, de l'eau est perdue par transpiration, créant une dépression qui 'tire' la sève vers les feuilles. Cette partie détaille les différents processus nécessaires au transport de l'eau dans la plante, du sol jusqu'à l'atmosphère.

Les racines sont les organes souterrains qui permettent majoritairement l'absorption de l'eau et des minéraux par la plante. Une grande part du prélèvement racinaire en eau est effectuée par les jeunes racines (COURBET et al., 2022), tandis que les grosses racines servent principalement au stockage et au transport de l'eau vers le tronc de l'arbre. Pour augmenter la surface de contact entre les racines et le sol, des poils absorbants se développent sur les jeunes

racines (figure 1.2d) et les plantes développent des relations symbiotiques avec des champignons (mycorhize), lesquels forment des réseaux de filaments très fins qui jouent un rôle similaire aux poils absorbants des racines. L'absorption de l'eau par le système racinaire s'effectue par différence de potentiel osmotique, qui reflète la différence de concentration en ions entre l'eau du sol et l'intérieur des cellules racinaires. L'eau absorbée est ensuite transportée jusqu'au coeur de la racine où elle entre dans le xylème de la plante, ce dernier étant en quelque sorte le 'réseau hydraulique' de la plante permettant le transport de l'eau sur de grandes distances. Lors de ce transfert, l'eau passe au travers de la bande de Caspary, composée de cellules dont les parois sont imprégnées de substances hydrophobes qui empêchent le passage de l'eau par l'espace intercellulaire (voie apoplasmique) et force son passage par l'intérieur des cellules (voie symplasmique). Des protéines membranaires, appelées aquaporins, sont capables de réguler activement le passage de l'eau à travers cet obstacle.

Le xylème se compose d'une succession de cellules lignifiées et interconnectées (figure 1.2a et b). Elles ont la forme de vaisseaux chez les feuillus (hêtres, chênes, charmes, ormes, ...) et de trachéides chez les résineux (épicéas, sapins, ...). Leur diamètre est compris entre 10 μm et 100 μm , en fonction des espèces. Les vaisseaux du xylème sont interconnectés latéralement les uns aux autres par de petits pores ($\approx 5\text{-}10\text{ nm}$). Le réseau ainsi formé est situé dans les parties périphériques de l'aubier et permet le transport de l'eau sur de grandes distances, des racines aux feuilles. L'espace intercellulaire autour ou entre les vaisseaux du xylème est utilisé pour stocker de l'eau.

Le transport de l'eau dans la plante, des racines aux feuilles, a longtemps étonné les physiciens. La taille des vaisseaux du xylème est incompatible avec la hauteur des arbres pour expliquer une montée de la sève brute par simple capillarité. Les pores latéraux des vaisseaux du xylème assurent une remontée capillaire bien plus grande, en accord théorique avec l'ordre de grandeur de taille des arbres. Cependant, les vitesses de transport associées à cette remontée capillaire sont trop faibles par rapport à la demande en transpiration des feuilles (NOBEL et al., 1999).

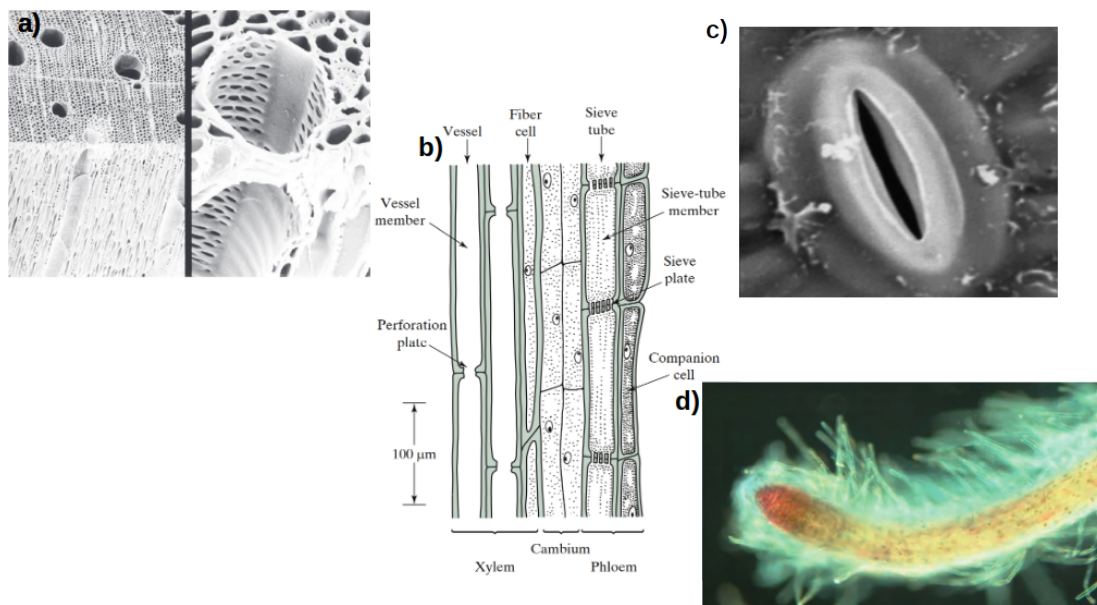


FIGURE 1.2 – (a) photo microscopique de la structure du xylème dans un feuillus, (b) schéma des différents compartiments hydrauliques de la plante, (c) stomate partiellement ouverte et (d) poils absorbants en photographie optique. D'après JONES (1985) et COURBET et al. (2022).

Ce mécanisme de transport est finalement expliqué par la théorie de la tension-cohésion, pressentie par Dixon et Joly dès 1895. Dans le xylème, les molécules d'eau sont liées les unes aux autres par des liaisons hydrogènes, résultant de l'asymétrie de la répartition des charges au sein de la molécule. Elles forment une colonne d'eau continue sous tension des racines aux feuilles qui peut résister à des pressions importantes, de l'ordre de plusieurs MPa. En s'évaporant, l'eau crée une pression négative en haut de l'arbre qui 'tire' toute la colonne d'eau du xylème en tension. Cet état est dit métastable, *i.e.* une petite perturbation du système suffit à lui faire changer d'état. En cas de tensions très fortes dans le xylème, des bulles de vapeur d'eau peuvent se former dans le xylème (par nucléation ou spontanément) et interrompre la continuité de la colonne d'eau en formant une embolie de conduits (STEUDLE, 2001). C'est le phénomène de cavitation. Plus la tension dans le xylème est élevée, plus la probabilité d'apparition de bulles d'air est grande. Les parties du xylème bouchées bloquent le passage de l'eau et induisent à l'échelle de l'aubier une réduction des capacités de transport hydraulique de la plante. On parle alors de perte de conductivité hydraulique.

Dans le xylème comme dans le sol, la notion de potentiel hydrique peut être utilisée pour caractériser le transport hydraulique de l'eau. De manière analogue aux relations constitutives d'un sol, la conductivité hydraulique dans le xylème et la pression hydrique dans la plante sont liées par une relation mathématique, appelée ici courbe de perte de conductivité hydraulique (ou *vulnerability curve* dans la littérature anglo-saxonne). Elle détermine le taux d'embolie, *i.e.* le pourcentage de perte de conductivité hydrique par rapport à une situation sans embolie dans le xylème en fonction du potentiel hydrique (*PLC* pour *Percentage Loss of Conductivity*). Elle caractérise la résistance de la plante à la cavitation. Il existe différentes techniques expérimentales pour la mesurer (voir VENTURAS et al. (2017) pour une compilation des méthodes existantes). Cependant, cette mesure est difficile à réaliser et de nombreux artefacts de mesure ont été identifiés lors de sa détermination (H. COCHARD et al., 2010; H. COCHARD & DELZON, 2013; COCHARD et al., 2013; VENTURAS et al., 2017). Elle présente généralement une forme sigmoïdale, définie par deux paramètres : $\psi_{50,x}$, le potentiel hydrique à 50% de perte de conductivité hydraulique, et $s_{50,x}$, la pente de la courbe en ce point (figure 1.3). Ces paramètres caractérisent la résistance d'une espèce à la sécheresse. Plus $\psi_{50,x}$ est négatif (grand en valeur absolue), plus la plante est capable de supporter des pressions hydrauliques négatives dans le xylème. Quant à $s_{50,x}$, il reflète la vitesse de propagation de l'embolie dans la plante lorsque la pression dans le xylème atteint $\psi_{50,x}$. Une valeur élevée de $s_{50,x}$ signifie qu'une faible diminution de la pression hydrique entraîne une importante réduction de la conductivité. Par ailleurs, $s_{50,x}$ peut également être interprété comme un indicateur de la répartition de la conductivité hydraulique dans les vaisseaux du xylème à $\psi_{50,x}$. Une valeur faible de $s_{50,x}$ indique une grande dispersion des valeurs de conductivité hydraulique dans les différents vaisseaux du xylème, tandis qu'une valeur élevée indique une distribution plus homogène. $\psi_{50,x}$ et $s_{50,x}$ dépendent de chaque espèce. Une très grande disparité de valeurs est observée (MAHERALI et al., 2004; CHOAT et al., 2012; BARTLETT et al., 2016; MARTIN-STPAUL et al., 2017). Cette diversité permet un grand nombre de combinaisons morphologiques ou physiologiques qui ont permis aux plantes de coloniser tous les environnements terrestres possibles. D'un point de vue de la physiologie de la plante, d'autres points de repères sont importants sur la courbe de vulnérabilité, comme la valeur de potentiel hydrique à partir de laquelle un taux de mortalité significatif est observé. Pour les feuillus, une valeur de référence communément admise est la pression pour laquelle une perte de conductivité hydraulique dans le xylème de 88 % est observée (ψ_{88}) (URLI et al., 2013). Elle est de 50 % pour les conifères (ψ_{50}) (BRODRIBB & COCHARD, 2009). Les différences inter-espèces dans ce facteur s'expliquent avant tout par des traits physiologiques et morphologiques différents (dimensions des conduits des vaisseaux hydrauliques, structure du réseau du xylème, porosité inter-conduits) qui contrôlent la pression d'entrée d'air dans le xylème et la création d'embolies (LENS et al., 2011). Bien que la résistance à la cavitation

explique l'adaptation des espèces à leur environnement, elle ne permet pas à elle seule de prédire la réponse d'une plante en cas de sécheresse, laquelle dépend de l'interaction de ce facteur avec les autres caractéristiques physiologiques de la plante (MCDOWELL et al., 2008; MARTIN-STPAUL et al., 2017; TORRES-RUIZ et al., 2024).

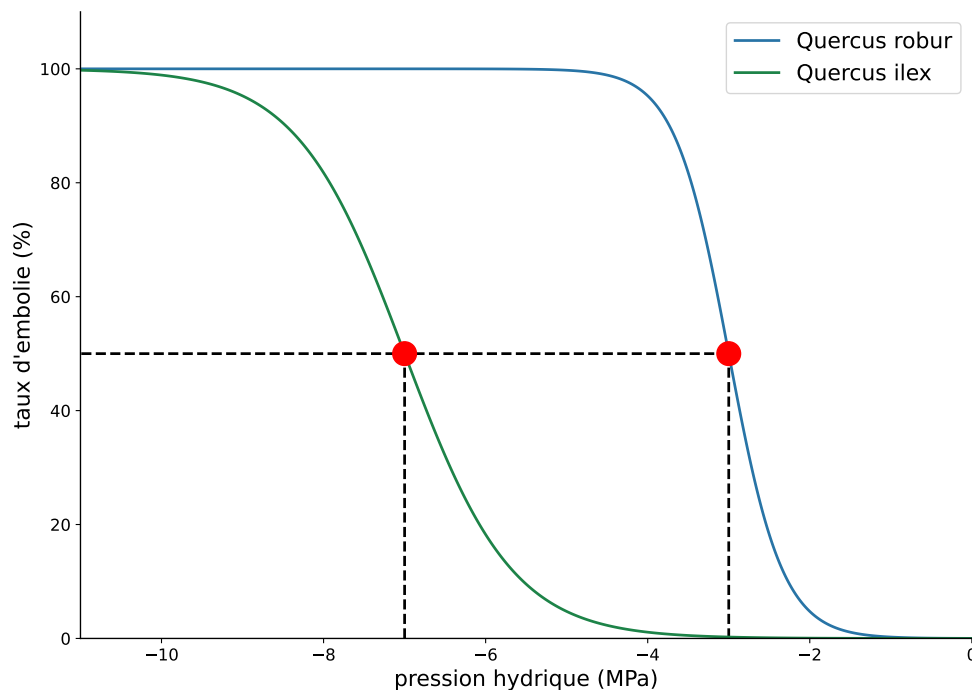
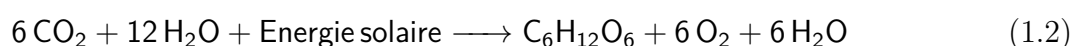


FIGURE 1.3 – Exemple de courbe de vulnérabilité à la cavitation pour le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le chêne vert (*Quercus ilex*). Les points rouges représentent ψ_{50} . D'après COURBET et al. (2022).

La réparation des conduits embolisés fait l'objet de débats pour savoir quels mécanismes permettent un rétablissement de la conductivité hydraulique des arbres après un épisode d'embolie (SPERRY & LOVE, 2015; VENTURAS et al., 2017). Le gaz dans les conduits du xylème peut théoriquement se redissoudre dans la phase liquide si la pression de la sève autour du conduit embolisé est proche de la pression atmosphérique (YANG & TYREE, 1992). Par ailleurs, des mécanismes actifs de dissolution ont été rapportés, permettant de réparer la conductivité hydraulique du xylème même sous des pressions négatives (BORGHETTI et al., 1991; ZWIENIECKI et al., 2000; BRODERSEN & McELRONE, 2013). Toutefois ce dernier mécanisme est controversé en raison des difficultés expérimentales à le mettre en évidence (H. COCHARD et al., 2000; WHEELER et al., 2013; VENTURAS et al., 2017). Au lieu de réparer les conduits hydrauliques endommagés, les arbres peuvent également produire de nouveaux tissus.

Le moteur de l'ascension de la sève est la transpiration par les feuilles. Celle-ci est provoquée par l'ouverture des stomates des feuilles pour capter le CO_2 atmosphérique, nécessaire à la photosynthèse. Grâce à ce processus, les plantes transforment le CO_2 de l'air et l'énergie solaire en glucides (glucose, cellulose et autres sucres), permettant d'assurer la croissance de l'arbre et le maintien de ses fonctions biologiques. L'équation bilan de la réaction peut être simplifiée en :



La photosynthèse est un processus complexe au cours duquel le dioxyde de carbone atmosphérique (CO_2) est converti en énergie chimique sous forme de glucides, un mécanisme similaire chez la majorité des plantes (NOBEL et al., 1999). On distingue généralement deux types de plantes, en fonction de leur mode de prélèvement et d'utilisation du CO_2 . La première famille regroupe les plantes dites en C_3 . Elles fixent le CO_2 atmosphérique principalement grâce à l'enzyme Rubisco, directement dans le cycle de Calvin, après diffusion du CO_2 à travers les stomates. Dans ce cycle, la première molécule carbonée produite comporte trois atomes de carbone, d'où le nom C_3 . Cette famille comprend la majorité des espèces ligneuses en Europe. Un désavantage de cette méthode de fixation du carbone est l'affinité de l'enzyme Rubisco avec l'oxygène. Environ 20% des molécules de Rubisco se fixent avec des molécules d'oxygène au lieu de molécules de carbone, limitant l'efficacité de cette méthode de captation du CO_2 . La seconde famille, dite des plantes en C_4 , contournent cet inconvénient en concentrant le CO_2 dans certaines cellules avant son entrée dans le cycle de Calvin et en utilisant une autre enzyme avant le Rubisco pour fixer le CO_2 , l'enzyme PEP carboxylase. Dans ce processus, la première chaîne carbonée créée comporte quatre molécules de carbone (C_4) (NOBEL et al., 1999). Ce mécanisme date probablement de l'Oligocène, époque où la concentration en CO_2 était plus faible qu'aujourd'hui (SAGE, 2004). Adaptée aux climats chauds et arides, la majorité des plantes en C_4 se trouvent sous les tropiques (LUO et al., 2024). Certaines espèces de cette famille sont nativement présente en Europe mais toutefois en petit nombre comparé aux espèces en C_3 (PYANKOV et al., 2010).

Lors de la photosynthèse, seules les radiations dont la longueur d'onde est comprise entre 400 et 700 nm, appelées *PAR* (pour *Photosynthetically Active Radiation*), sont absorbées pour activer les réactions chimiques nécessaires à la transformation du CO_2 en glucides.

La transformation du CO_2 en sucres s'effectue au cours d'une série de réactions chimiques dans le cycle de Calvin. Au préalable, l'énergie solaire est stockée dans des molécules d'ATP et de NADPH, qui sont ensuite utilisées dans le cycle pour convertir le CO_2 en composés organiques. Une enzyme clé de ce processus est le Rubisco, qui catalyse la fixation du CO_2 sur le ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP), un composé qui est ensuite recyclé au cours du cycle de Calvin. La capacité de recyclage du RuBP permet à ce cycle de fonctionner de manière continue pour soutenir la synthèse de glucides.

Cette distinction entre les plantes en C_3 et C_4 , ainsi que l'organisation des processus photochimiques et biochimiques de la photosynthèse, sont à la base de la modélisation de la photosynthèse telle qu'elle est représentée dans le modèle de Farquhar (FARQUHAR et al., 1980). Ce modèle permet de relier les paramètres physiologiques des plantes aux processus d'assimilation du CO_2 .

1.1.3 Échanges avec l'atmosphère

La photosynthèse dans les plantes se fait en coordination avec l'ouverture des stomates qui permettent de réguler les échanges gazeux avec l'atmosphère. Elles se composent d'une cavité sous-stomatique (dans la feuille) dont l'ouverture est contrôlée par deux cellules garde qui peuvent s'ouvrir ou se fermer en fonction de leur turgescence, *i.e.* de leur remplissage en eau (figure 1.1c). Lorsque les cellules garde sont remplies d'eau, leur membrane se tend et les stomates sont ouverts. À l'inverse, les stomates sont fermés lorsque la turgescence des cellules garde est faible. COWAN et FARQUHAR (1977) proposent que la longue co-évolution des plantes avec leur environnement les amène à optimiser leur comportement. De ce point de vue, la transpiration est vue comme une perte, nécessaire pour l'absorption de carbone permettant la production de glucides. Ainsi les plantes optimisent l'ouverture de leurs stomates afin d'absorber le plus de carbone tout en limitant les pertes en eau. La facilité de passage de l'eau ou du

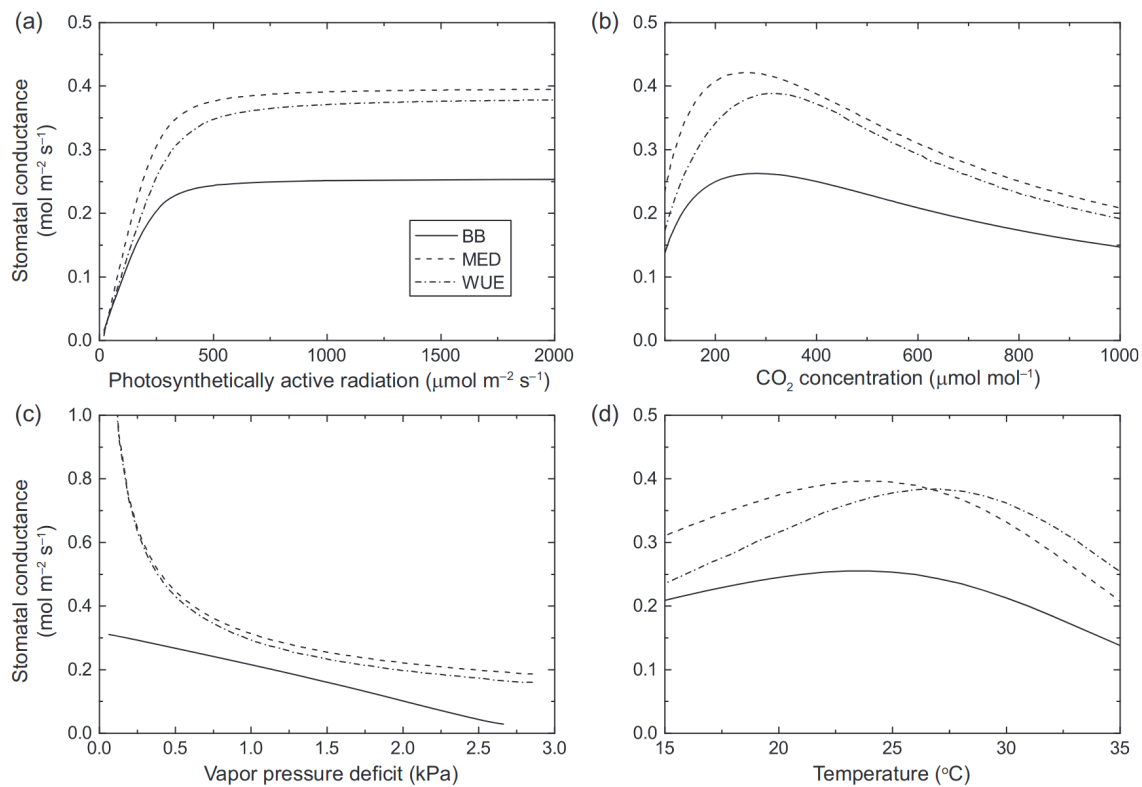


FIGURE 1.4 – Conductance stomatique en fonction de l’intensité lumineuse des radiations photosynthétiquement actives (a), de la concentration en CO₂ (b), du déficit de pression de vapeur saturante (c) et de la température de l’air (d), tous paramètres égaux par ailleurs. Trois modèles de conductance stomatique différents sont utilisés, le modèle de Ball and Berry (BB), le modèle de Medlyn (MED) et un modèle d’optimalité d’utilisation en eau (WUE). D’après BONAN (2019).

carbone à travers les stomates est décrite par la conductance stomatique, notée G_s et exprimée en mol(H₂O) m⁻² s⁻¹. Elle est liée directement à la transpiration de la feuille par :

$$E_t = G_s \cdot D_s / P_a \quad (1.3)$$

où E_t est la transpiration (mol(H₂O) m⁻² s⁻¹), D_s le déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la feuille (Pa) et P_a la pression atmosphérique (Pa). Plus D_s est important, plus l’air est sec. Cette variable peut être interprétée comme la demande en vapeur d’eau de l’atmosphère. L’équation 1.3 montre bien que la transpiration est très sensible à la conductance stomatique. Ainsi la compréhension des mécanismes permettant d’expliquer l’ouverture ou la fermeture des stomates a fait l’objet de nombreuses études ces 40 dernières années (TURNER, 1991 ; AINSWORTH & ROGERS, 2007 ; DAMOUR et al., 2010 ; BUCKLEY & MOTT, 2013 ; MINER et al., 2017 ; LAWSON & MATTHEWS, 2020). Certains mécanismes de régulation stomatique restent malgré tout encore inconnus et une compréhension exacte du lien entre les conditions environnementales et la réponse physiologique de la plante manque encore (DAMOUR et al., 2010 ; BUCKLEY & MOTT, 2013 ; BUCKLEY, 2017).

Sans limitation en eau dans le sol, la conductance stomatique est principalement sensible aux radiations incidentes, à la concentration en CO₂, au déficit de pression de vapeur saturante de l’atmosphère et la température de l’air (figure 1.4). En augmentant l’intensité des radiations photosynthétiquement actives, tous paramètres climatiques égaux par ailleurs, la conductance stomatique croît linéairement avant d’atteindre un plateau (figure 1.4a). Cette forme de courbe

est caractéristique de l'évolution de l'assimilation en carbone suivie par la photosynthèse. La partie linéaire correspond à une limitation de l'assimilation en carbone par la lumière et le plateau à une limitation de l'assimilation de carbone par la disponibilité de la Rubisco (la cinétique de recyclage de l'enzyme devient limitante). L'évolution de la conductance stomatique suit une courbe en cloche en fonction de l'évolution de la quantité de carbone dans l'air ou de la température (figure 1.4b et d). À faibles concentrations en CO_2 dans l'air, la photosynthèse est limitée par la quantité de carbone disponible. Si celle-ci augmente, les stomates s'ouvrent davantage pour augmenter la photosynthèse. À partir d'une certaine concentration en CO_2 , le gain d'ouverture des stomates pour l'assimilation en CO_2 est compensé par les pertes d'eau liées à la transpiration. Avec une concentration en CO_2 plus grande, le flux de carbone entrant dans les stomates peut être plus petit tout en maintenant la même assimilation photosynthétique, d'où une conductance stomatique plus faible. Par ailleurs, la cinétique des réactions photosynthétiques est en grande partie contrôlée par la température ambiante. De faibles températures limitent la cinétique des réactions chimiques. Ainsi une augmentation de la température provoque une augmentation des cinétiques des réactions photosynthétiques et une augmentation de la conductance stomatique. Une température excessive limite cette cinétique en cassant certaines molécules du cycle photosynthétique. À partir d'une certaine température, une augmentation de celle-ci provoque une diminution de la conductance stomatique, reflétant les perturbations progressives du cycle photosynthétique par des températures trop élevées. Enfin, tous paramètres égaux par ailleurs, une augmentation du déficit de pression de vapeur saturante dans l'atmosphère provoque mécaniquement une augmentation de la transpiration (équation 1.3) qui engendre des pressions plus faibles dans le xylème. Pour les éviter, la conductance stomatique décroît (figure 1.4, c). Dans la pratique, tous les facteurs micro-météorologiques varient simultanément et interagissent les uns avec les autres créant des réponses complexes (JONES, 1985).

Par ailleurs, outre les conditions micro-météorologiques, les stomates sont également sensibles à la limitation en eau de la plante, reflétée par la teneur en eau du sol ou le potentiel hydrique dans le xylème des feuilles (potentiel hydrique foliaire). Ainsi, la conductance stomatique diminue si le potentiel hydrique foliaire ou la teneur en eau diminue (JONES, 1984; WANG & LEUNING, 1998; TUZET et al., 2003). Cette sensibilité à l'état hydrique de la plante est particulièrement importante pour comprendre et modéliser la réponse de la conductance stomatique en cas de sécheresses et devient un enjeu d'importance en contexte de climat changeant (DAMOUR et al., 2010).

Il a été observé que conductance stomatique et potentiel hydrique foliaire sont liés par une relation semblable aux courbes de vulnérabilité observées dans le xylème (COCHARD et al., 2002; TYREE, 2003; GUYOT et al., 2012; KLEIN et al., 2014, par exemple). De manière analogue, deux paramètres notés $\psi_{50,s}$ et $s_{50,s}$ contrôlent la forme de la courbe. $\psi_{50,s}$ est le potentiel hydrique foliaire pour lequel on observe une fermeture stomatique de 50 % et $s_{50,s}$ est la vitesse de fermeture stomatique lorsque le potentiel hydrique foliaire est égal à $\psi_{50,s}$. TARDIEU et SIMONNEAU (1998) proposent de distinguer deux stratégies de régulation stomatique face au stress hydrique. Les espèces dites isohydriques régulent leur conductance stomatique afin de conserver un potentiel hydrique constant pendant une phase d'assèchement. À l'inverse, les espèces dites anisohydriques maintiennent une conductance stomatique constante pendant un épisode d'assèchement, induisant une baisse du potentiel hydrique dans les feuilles (figure 1.5). En fermant rapidement leurs stomates pour éviter une baisse du potentiel hydrique foliaire, les espèces isohydriques limitent leur absorption en carbone tandis qu'en maintenant leurs stomates ouverts, les espèces anisohydriques absorbent plus de carbone mais prennent le risque de voir de l'embolie se développer dans le xylème. Le caractère isohydrique ou anisohydrique d'une plante se traduit mathématiquement par différentes valeurs de $s_{50,s}$. De faibles valeurs induisent

une fermeture stomatique rapide avec une baisse du potentiel hydrique : c'est un comportement typique d'une stratégie isohydrique. À l'inverse, de grandes valeurs de $s_{50,s}$ induisent une fermeture rapide des stomates après un long moment sans régulation stomatique malgré une baisse du potentiel hydrique, indiquant un comportement anisohydrique. De nombreuses études ont tenté de comprendre l'effet du caractère isohydrique ou anisohydrique sur la résistance des plantes à la sécheresse (BONAL & GUEHL, 2001 ; McDOWELL et al., 2008 ; KLEIN et al., 2011). Il a été trouvé que ce caractère seul ne suffisait pas à prédire la survie des plantes car les paramètres $\psi_{50,s}$ et $s_{50,s}$ sont coordonnés avec les autres paramètres hydrauliques de la plante pour éviter la formation d'embolie. À ce titre, SPERRY et LOVE (2015) et SPERRY et al. (2017) ont montré qu'il était possible de reproduire correctement la dynamique des stomates en supposant que la plante optimise son comportement pour éviter la formation d'embolie dans le xylème.

Ainsi le passage de l'eau du sol vers l'atmosphère s'effectue à travers différents organes de la plante (racines, xylème, stomates) et ce de manière continue. La notion de potentiel hydrique permet de décrire à la fois le mouvement de l'eau dans ce continuum ainsi que la dynamique de certains processus comme la régulation de la conductance stomatique. L'enjeu est alors de décrire correctement ce potentiel hydrique en différents points du sol et de la plante. L'adoption de la notion de continuum aide à appréhender les différents processus et interactions qui ont lieu dans ces différents compartiments.

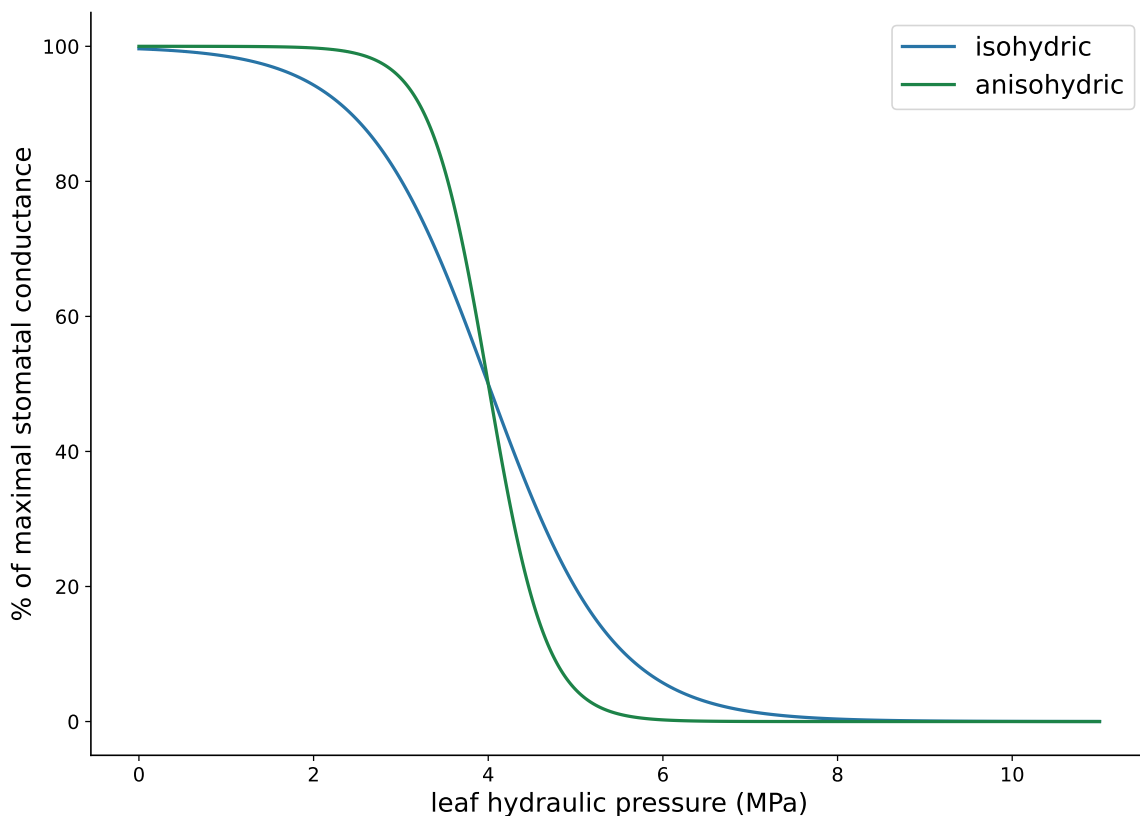


FIGURE 1.5 – Illustration de courbes isohydriques (bleu) et anisohydriques (vert) de conductance stomatique. Pour les deux courbes $\psi_{50,s} = -4.0$ MPa et $s_{50,s} = 1.4$ pour la courbe isohydrique tandis que $s_{50,s} = 3.0$ pour la courbe anisohydrique.

1.2 Transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère en cas de limitation en eau

Une sécheresse se caractérise par un déficit de précipitations sur une période de temps moyenne à longue (quelques semaines à quelques mois), généralement associée à des températures de l'air et une demande transpirative de l'atmosphère élevées. Ces facteurs combinés provoquent un stress hydrique pour les plantes, dont la caractéristique principale est une augmentation de la tension de l'eau dans le xylème qui se traduit par une diminution du potentiel hydrique. Les sécheresses peuvent être d'intensités et de durées variables. C'est un événement climatique extrême rare, qui peut être caractérisé par une fréquence de retour, *i.e.* le temps moyen qui sépare l'occurrence de deux événements similaires (intensité, durée). En fonction de la durée et de l'intensité de la sécheresse, les réponses de la végétation diffèrent.

1.2.1 Limitation en eau modérée

Lors de sécheresses de faible intensité, une diminution du potentiel hydrique dans la plante va induire une perte de turgescence des cellules garde des stomates qui vont se fermer et réduire les échanges gazeux avec l'atmosphère (figure 1.6, courbe verte). Ce mécanisme d'adaptation permet de contrôler la vitesse de diminution de la pression hydrique dans la plante. À court terme, la diminution de la capacité d'échange gazeux avec l'atmosphère entraîne une diminution de l'absorption en CO₂ et diminue la quantité des sous-produits fabriqués par la photosynthèse et principalement utilisés pour la croissance de l'arbre. Les sécheresses de faible intensité ont une fréquence d'occurrence élevée (annuelle en climat méditerranéen et décennale en milieu tempéré) de telle sorte que la croissance annuelle des arbres est corrélée au bilan hydrique annuel (COURBET et al., 2022). Par ailleurs, une diminution de la transpiration des plantes atténue la fonction de régulation thermique des feuilles, provoquant une augmentation de la température de surface des feuilles. Une température excessive peut alors entraîner des dommages irréversibles au photosystème (POWLES, 1984). Sur le long terme, une fermeture prolongée des stomates ainsi qu'une assimilation photosynthétique faible va induire une diminution des réserves en glucides et en sucres qui sont utilisés pour produire les substances défensives contre les insectes et les pathogènes (N. G. McDOWELL et al., 2011 ; DIETZE & MATTHES, 2014).

Après la fermeture des stomates, le potentiel hydrique dans la plante continue de baisser du fait de conductances résiduelles échappant au contrôle stomatique (conductance cuticulaire, conductance stomatique résiduelle, conductance à travers l'écorce de l'arbre) qui induisent une transpiration résiduelle (KERSTIENS, 1996 ; DUURSMA et al., 2019). Simultanément, la plante utilise d'autres systèmes de régulation pour limiter ses pertes en eau en diminuant sa capacité hydraulique de transport totale par une destruction réversible des vaisseaux conducteurs des feuilles (ZHANG et al., 2016), en régulant les aquaporins des racines (MCELRONE et al., 2007) ou en se formant des barrières imperméables autour des jeunes racines (déconnexion hydraulique) (CUNEO et al., 2016). Par ailleurs, les réserves internes en eau de la plante sont mobilisées pour limiter la baisse du potentiel hydrique (BORCHERT & POCKMAN, 2005). Certaines espèces de feuillus peuvent également perdre leurs feuilles pour diminuer les pertes en eau (BRÉDA et al., 2006).

1.2.2 Forte limitation en eau

Si la sécheresse persiste trop longtemps après la fermeture des stomates, la pression hydraulique dans le xylème atteint un niveau critique à partir duquel l'embolie se généralise à de larges portions des différents organes de la plante (CHOAT et al., 2015 ; BRODRIBB et al., 2016 ; CUNEO et al., 2016) (figure 1.6). Là où elle est présente, l'embolie empêche fortement

le transport de l'eau vers la canopée. Les tissus vivants de la plante (méristème) meurent rapidement de déshydratation (ROOD et al., 2000; BRODRIBB & COCHARD, 2009; NARDINI et al., 2013).

Le phénomène de mortalité chez les plantes est difficile à définir en raison de l'absence de système nerveux central (ANDEREGG, BERRY & FIELD, 2012). C'est un processus complexe dont une compréhension mécaniste totale n'est pas encore atteinte (MCDOWELL et al., 2008; ANDEREGG, BERRY & FIELD, 2012; ANDEREGG, BERRY, SMITH et al., 2012; MCDOWELL et al., 2016; VENTURAS et al., 2017). Cependant il est admis que les caractéristiques hydrauliques des plantes y jouent un rôle important (BRODRIBB & COCHARD, 2009; MARTIN-STPAUL et al., 2017; TORRES-RUIZ et al., 2024). Ainsi, MCDOWELL et al. (2008) suggèrent que les plantes adoptant une stratégie isohydrique de régulation stomatique meurent par épuisement des stocks de glucides produits par la photosynthèse. Cette stratégie implique de fermer rapidement les stomates ce qui diminue la quantité de glucides produite. Si la sécheresse dure longtemps, les stomates restent fermés, de nouveaux glucides ne sont pas produits mais les stocks existants sont consommés par les fonctions métaboliques de la plante, menant à leur épuisement. À l'inverse, les plantes adoptant une stratégie anisohydrique maintiennent leurs stomates ouverts plus longtemps mais sont plus sensibles aux changements de potentiel hydrique. Ainsi en cas de sécheresse de forte intensité, l'embolie des vaisseaux du xylème se développe plus rapidement chez ces espèces (MCDOWELL et al., 2008).

D'autres facteurs influencent également la mortalité des arbres. STOVALL et al. (2019) montrent que les grands arbres résistent moins bien aux sécheresses de longue durée que les arbres plus petits et suggèrent que cette observation peut s'expliquer par des besoins métaboliques plus importants des grands arbres, qui ont davantage de risques de mourir d'épuisement de leurs stocks de carbone en cas de sécheresse de longue durée. Les petits arbres meurent plutôt

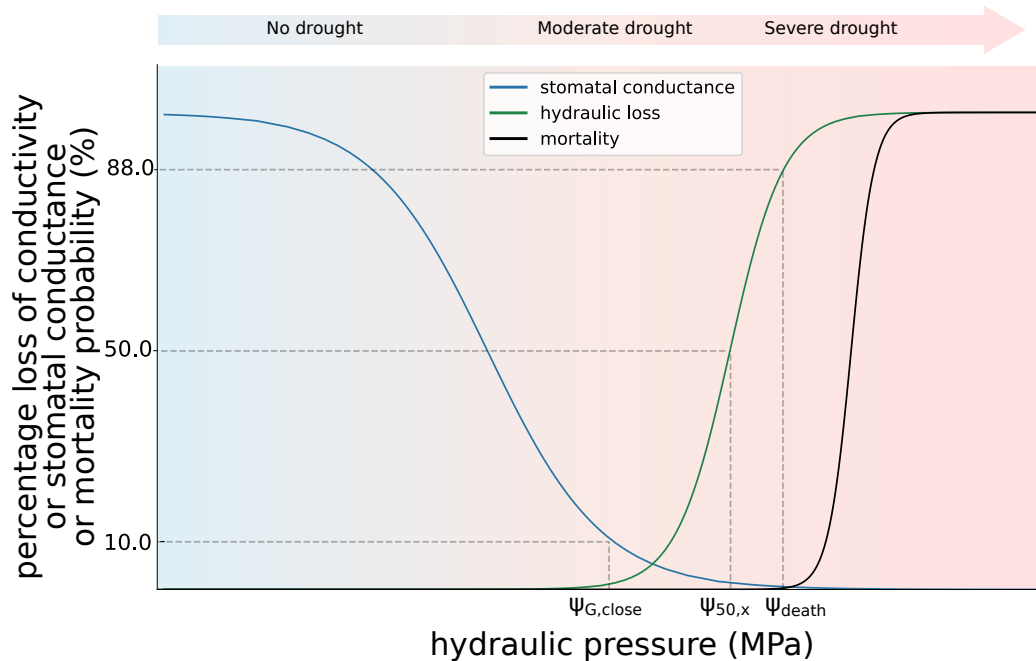


FIGURE 1.6 – Illustration schématique de la conductance stomatique (bleu), embolie (vert) et mortalité (noir) lors d'un épisode de sécheresse en fonction du potentiel hydrique dans la végétation. Les courbes grises discontinues représentent les potentiels remarquables comme le potentiel de fermeture des stomates ($\psi_{G,close}$), le potentiel à 50% de pertes de conductivité hydraulique dans le xylème ($\psi_{50,x}$) ou le potentiel hydraulique létal (ψ_{death}).

de la compétition entre les individus pour les ressources en eau lors d'épisodes de sécheresse intenses mais courts (STOVALL et al., 2019). MARTINEZ-VILALTA et al. (2019) suggèrent par ailleurs que la teneur en eau des plantes est un indicateur utile et complémentaire au potentiel hydrique pour prédire la mortalité.

Un affaiblissement des fonctions physiologiques de la plante suite à des sécheresses importantes l'expose de surcroît à des attaques de parasites et de pathogènes qui provoquent la mortalité (MCDOWELL et al., 2008 ; CHOAT et al., 2018 ; TORRES-RUIZ et al., 2024).

1.3 Représentation du continuum sol-plante-atmosphère dans les modèles existants

1.3.1 Approches de représentation des processus du SPAC

Les parties 1.1 et 1.2 ont décrit la physique des différents processus impliqués dans le transfert de l'eau au sein du continuum sol-plante-atmosphère. Cette partie introduit divers formalismes employés dans les modèles pour représenter ces processus individuellement, en discutant de leurs avantages et de leurs limites.

Transferts hydriques dans le sol

Deux grandes approches sont couramment utilisées dans les modèles pour représenter les transferts hydriques dans le sol : une approche conceptuelle (réservoirs) et une approche mécaniste (DATTA et al., 1980 ; GANDOLFI et al., 2006).

L'approche conceptuelle représente le sol comme une suite de réservoirs en série se vidant successivement l'un dans l'autre en fonction du volume de remplissage de chaque réservoir (DATTA et al., 1980). La taille de chaque réservoir est variable, son volume est calculé en fonction de la quantité d'eau et de la texture du sol et le flux d'un réservoir à l'autre est contrôlé par un coefficient de vidange, sans sens physique. Cette approche a l'avantage d'être facilement compréhensible, simple à implémenter et rapide à calculer. Cependant, les coefficients de vidange ne sont pas mesurables et dépendent généralement du site d'étude. Par ailleurs, GANDOLFI et al. (2006) ont montré que cette approche ne permet pas d'estimer correctement la recharge de nappe.

L'approche mécaniste décrit les transferts hydriques par une équation aux dérivées partielles (équation de Richards) obtenue en combinant la loi de Darcy généralisée (l'intensité du flux entre deux points de l'espace est proportionnelle au gradient de potentiel hydrique entre ces deux points) avec un bilan de masse. Cette approche s'appuie sur des principes physiques forts (conservation de la masse). Les paramètres de l'équation varient en fonction de la texture du sol et sont mesurables. Dans le cas le plus simple, l'équation de Richards décrit les transferts hydriques dans un sol homogène (pas de fractures), rigide (pas de compression mécanique) dans lequel l'écoulement s'effectue à température constante (la conservation de l'énergie est ignorée). Elle peut être complexifiée pour prendre en considération les écoulements préférentiels (ŠIMŮNEK & van GENUCHTEN, 2008) ou le transport de chaleur (VANDERBORGH et al., 2017). L'équation de Richards est fortement non linéaire en raison des relations constitutives du sol. Des solutions analytiques existent dans des cas simples (SILVA et al., 2022), mais pas dans le cas général. L'implémentation numérique de sa résolution peut être complexe et coûteuse en ressources de calcul. Néanmoins, de nombreux algorithmes ont été proposés pour la résoudre rapidement (CELIA et al., 1990 ; PANICONI & PUTTI, 1994 ; FAHS et al., 2009 ; HASSANE MAINA & ACKERER, 2017).

Prélèvement racinaire

Quelque soit l'approche, le prélèvement racinaire est généralement représenté comme un terme puits-source dans les équations de transferts hydriques qui décrivent les écoulements dans le sol. La quantité de racines aux différentes profondeurs du sol est déterminée par un profil de densité racinaire. Il peut être linéaire, exponentiel ou suivre une forme plus complexe (JAVAUX et al., 2013; HUANG et al., 2017).

Plusieurs approches peuvent être distinguées en fonction de la manière dont est calculé le prélèvement racinaire. Une première manière consiste à calculer le prélèvement racinaire de façon à satisfaire la transpiration, avec ou sans limitation par les capacités physiologiques de la plante ou la quantité d'eau dans le sol (de ROSNAY & POLCHER, 1998; K. LI et al., 2001; DUURSMA & MEDLYN, 2012). L'intensité du terme puits-source dans une couche de sol est alors proportionnelle à la quantité de racines dans cette couche de telle sorte que la somme de tous les termes de prélèvement racinaire dans les différentes couches du sol soit égale au prélèvement racinaire total déterminé à partir de la demande en transpiration. Dans ce formalisme, l'eau est transportée instantanément du sol à la canopée. Le transport de l'eau dans la plante et les limites physiologiques imposées par celui-ci sont négligés. Par ailleurs, le prélèvement racinaire est nécessairement un terme puits pour le sol, sans possibilité de redistribution de l'eau entre les différentes couches de sol via le système racinaire (*hydraulic lift*). Ce phénomène est pourtant observé dans les écosystèmes arides ou pendant des sécheresses importantes (ARYA et al., 1975; NNYAMAH & BLACK, 1977; CALDWELL et al., 1998; MCLEAN et al., 2011) où son rôle est essentiel dans la survie des plantes (LI et al., 2012; VERMA et al., 2014; VOGEL et al., 2017).

GARDNER (1960) propose dès 1960 de calculer le prélèvement racinaire directement en fonction de la différence de potentiel hydrique localement entre le sol et les racines. DE JONG VAN LIER et al. (2008) proposent une solution analytique décrivant le transfert d'eau radial à l'interface sol-racines en fonction des propriétés hydrauliques du sol et des racines. Cette approche peut être déclinée avec différents niveaux de complexité, du modèle unidimensionnel assez simple (VOGEL et al., 2013, 2017) au modèle tridimensionnel plus complexe (JAVAUX et al., 2013). Ainsi, les mécanismes de compensation hydraulique ou de redistribution sont naturellement représentés puisque le prélèvement racinaire résulte simplement de la différence de potentiel hydrique entre le sol et la plante, sans hypothèse *a priori* sur le signe de cette différence. Cependant elle nécessite de connaître le profil de pression dans les racines. Il peut être calculé explicitement (BOHRER et al., 2005; JANOTT et al., 2011) ou en faisant des hypothèses sur sa distribution (HUANG et al., 2017; VOGEL et al., 2017).

Transferts hydriques dans la plante

La littérature met en évidence deux approches principales pour représenter le transfert hydrique dans la plante, toutes deux fondées sur la description du profil de potentiel hydrique à l'intérieur de la plante.

Dans la première approche, chaque compartiment de la plante (racines, tronc, feuilles) se voit attribuer un potentiel hydrique ainsi qu'une résistance hydraulique. Les flux d'eau échangés entre chaque compartiment sont le produit de la conductivité hydraulique de chaque compartiment et de la différence de potentiel hydrique entre deux compartiments adjacents, de manière analogue au calcul de l'intensité électrique dans un circuit électronique. C'est l'approche dite "résistances". Dans les versions les plus simples, les conductivités hydrauliques de la plante ne varient pas avec le potentiel hydrique et le stockage de l'eau dans les racines et/ou le tronc est négligé (DUURSMA & MEDLYN, 2012; KENNEDY et al., 2019). Dans les versions les plus complexes, le stockage de l'eau dans la plante est pris en compte dans différents tissus

de la plante (racines, tronc, branches, feuilles) en distinguant compartiments apoplasmiques (vaisseaux du xylème dans lesquels l'eau est mobile sur de longues distances) et compartiments symplasmiques (cellules entourant le xylème dans lesquelles l'eau est immobile) (COCHARD et al., 2021 ; RUFFAULT et al., 2022). Les différents paramètres de cette approche gardent un sens physique et peuvent être mesurés. Tout comme les équations de transferts hydriques dans le sol, il n'existe pas de solution analytique dans le cas général. Le problème est alors résolu numériquement et cette résolution peut s'avérer délicate et nécessiter des techniques élaborées.

La seconde approche repose sur l'analogie du transfert hydrique dans la végétation avec le transfert hydrique dans le sol. La plante est assimilée à un milieu poreux et une équation analogue à l'équation de Richards est établie pour décrire les transferts hydriques dans la plante (voir SILVA et al., 2022 pour la démonstration), même si les mécanismes physiques à l'origine de la circulation de la sève dans les arbres ne sont pas les mêmes que ceux assurant les transferts hydriques dans les sols (BOHRER et al., 2005 ; JANOTT et al., 2011 ; HENTSCHEL et al., 2013 ; VERMA et al., 2014 ; MIRFENDERESGI et al., 2016 ; HUANG et al., 2017 ; SILVA et al., 2022). L'équation obtenue est une équation aux dérivées partielles, ce qui nécessite de discrétiser spatialement la végétation. Cette caractéristique a l'avantage de ne pas faire d'hypothèse sur le profil de pression dans la plante mais est plus coûteuse en temps de calcul, particulièrement pour les maillages fins.

Conductance stomatique

En excluant les approches utilisant une valeur fixe de conductance stomatique pour chaque espèce (ALLEN et al., 1998), il existe trois grandes familles d'approches pour modéliser la conductance stomatique.

JARVIS (1976b) proposent que la conductance stomatique soit limitée par quelques facteurs environnementaux (température de l'air, humidité relative, teneur en eau du sol), sans interactions entre eux. La conductance effective est calculée comme le produit d'une conductance stomatique maximale théorique par différentes fonctions comprises entre 0 et 1 et variant selon les différentes variables climatiques précitées. Cette approche est simple et intuitive mais repose sur des observations empiriques qui limitent les capacités prédictives du modèle et rendent sa paramétrisation difficile.

La deuxième approche lie la conductance stomatique et l'assimilation photosynthétique. Des fonctions semi-empiriques dépendant des conditions environnementales (humidité relative de l'air, déficit de pression de vapeur saturante, teneur en eau du sol) limitent la conductance stomatique. Leur forme mathématique générale est

$$G_s = G_0 + g_1 \frac{A_n}{C_s} f \quad (1.4)$$

Où G_s est la conductance stomatique ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), G_0 une conductance résiduelle ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_1 un coefficient empirique de proportionnalité (-), A_n l'assimilation nette photosynthétique ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), C_s la concentration en CO_2 à la surface de la feuille (parfois remplacée par C_i la concentration en CO_2 à l'intérieur de la feuille) exprimée en $\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ mol}(\text{air})^{-1}$ et f une ou plusieurs fonctions empiriques représentant le contrôle des conditions environnementales sur la conductance stomatique ou les rétroactions entre la conductance stomatique et les autres compartiments du continuum sol-plante-atmosphère. BALL et al. (1987) suggèrent que l'humidité relative à la surface des feuilles est le principal facteur environnemental influençant l'ouverture et la fermeture des stomates, dans des conditions hydriques non limitantes. Toutefois, LEUNING (1995) constatent que l'ouverture stomatique

semble répondre plutôt au déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la feuille. Ils proposent alors une autre fonction, dépendant de celui-ci. Plus tard, MEDLYN et al. (2011) modifient la formulation mathématique de la dépendance au déficit de pression de vapeur saturante en trouvant une solution analytique particulière au problème d’optimalité posé par le comportement des stomates (voir paragraphe suivant). Ces deux derniers modèles sont particulièrement utilisés dans les grands modèles de surface pour leur formulation simple (DE KAUWE, KALA et al., 2015; LAWRENCE et al., 2019; LI et al., 2021). Les approches précédentes décrivent la réponse des stomates aux facteurs environnementaux en conditions hydriques idéales pour la plante. Elles n’incluent pas les effets de la limitation en eau du sol. Pour les représenter, (WANG & LEUNING, 1998) proposent d’ajouter un facteur multiplicatif variant entre 0 (stress hydrique) et 1 (pas de stress hydrique) en fonction de la teneur en eau dans le sol. Une autre approche est proposée par TUZET et al. (2003), qui remplace les fonctions du déficit de pression de vapeur saturante et de la teneur en eau dans le sol par une fonction logistique dépendant du potentiel hydrique foliaire en arguant que cette dernière variable est sensible à la fois au déficit de pression de vapeur saturante et à la teneur en eau dans le sol. Contrairement aux précédentes approches, ce dernier modèle nécessite l’inclusion du processus de transport hydraulique dans la plante pour calculer un potentiel hydrique foliaire. VENTURAS et al. (2017) ont montré que l’inclusion d’un contrôle de la conductance stomatique par le potentiel hydrique foliaire améliore les capacités de prédictions des modèles en cas de sécheresse en comparaison des modèles semi-empiriques de Medlyn et de Leuning, qui ont tendance à surestimer la conductance stomatique pendant cette période.

COWAN et FARQUHAR (1977) posent les bases de la dernière approche en suggérant que la conductance stomatique résulte d’un équilibre entre pertes et gains de ressources pour la plante. L’approche dite d’optimalité définit une fonction gain (β) et une fonction coût (Θ) et calcule la conductance stomatique de manière à maximiser la fonction gain en fonction du coût (ou à minimiser la fonction coût). Les différents modèles d’optimalité convergent vers l’utilisation de l’assimilation en carbone par la plante comme fonction de gain. Cependant ils divergent sur la définition de la fonction coût. Il a été proposé que les plantes maximisent leurs gains en carbone pour limiter leur transpiration (KATUL et al., 2009, 2010; MANZONI et al., 2013; BUCKLEY, 2017), leurs pertes en conductivité hydraulique (SPERRY & LOVE, 2015; A. WOLF et al., 2016; SPERRY et al., 2017; ANDEREGG et al., 2018; ELLER et al., 2020) ou d’autres fonctions indirectement liées à la conductance stomatique (HÖLTÄ et al., 2017; DEWAR et al., 2018). Ces approches se basent sur un raisonnement logique pour expliquer le comportement des stomates et non sur des observations empiriques. Cependant il n’existe pas de consensus sur la fonction à optimiser et la minimisation induite dans ce type d’approche nécessite des paramètres non clairement définis et/ou mesurables (WANG et al., 2020).

Représentation de l’effet du stress hydrique sur la végétation

Le stress hydrique affecte la conductance stomatique, l’assimilation photosynthétique et les capacités de transport hydraulique des plantes (voir section 1.2). Ces effets reflètent les rétroactions entre l’atmosphère, le sol et la plante. Il est difficile à inclure dans les modèles qui représentent souvent mal la dynamique des échanges gazeux durant une période de sécheresse (MAHFOUF et al., 1996; GALBRAITH et al., 2010; POWELL et al., 2013; DE KAUWE, ZHOU et al., 2015).

Faute d’une compréhension mécaniste du fonctionnement des stomates, il n’y a pas de consensus clair sur la manière de représenter les effets du stress hydrique sur la conductance stomatique et la photosynthèse. Une première approche consiste à limiter la conductance stomatique à l’aide de fonctions empiriques dépendant de la teneur en eau dans le sol (FEDDES,

1982; WANG & LEUNING, 1998; PASCHALIS et al., 2024). La teneur en eau varie lentement dans le sol en comparaison du potentiel hydrique foliaire instantané. Dans ce genre d'approche, elle est considérée comme un bon proxy pour représenter l'acclimatation à long terme (quelques jours) de la physiologie des stomates à la sécheresse. La forme des fonctions peut être plus ou moins complexe mais ne présage en rien de la capacité prédictive de l'approche (MAHFOUF et al., 1996). Prendre la teneur en eau du sol comme variable limitante permet de s'affranchir d'une représentation du transport hydraulique dans la végétation.

Le potentiel hydrique s'est révélé être une variable pertinente pour caractériser les limites imposées par les capacités de transport hydraulique dans la plante (VENTURAS et al., 2017). En effet, les effets de la sécheresse sont inclus *de facto* dans les courbes de vulnérabilité. Des potentiels hydriques fortement négatifs induisent une baisse de conductivité hydraulique et une diminution de la capacité de transport totale de la plante. Par ailleurs, ces potentiels permettent de représenter les rétroactions entre la capacité de transport hydraulique de l'arbre et les processus de la canopée comme la conductance stomatique et l'assimilation photosynthétique (TUZET et al., 2003; CHOAT et al., 2012; TUZET et al., 2017; CHOAT et al., 2018; TORRES-RUIZ et al., 2024). L'hydraulique des plantes a connu récemment un regain d'intérêt en raison de l'augmentation des mesures des paramètres clés caractérisant le transport hydraulique (MARTIN-STPAUL et al., 2017; CHOAT et al., 2018; KATTGE et al., 2020), la clarification de certains artefacts de mesures de ces paramètres (VENTURAS et al., 2017) et la prise de conscience de l'importance majeure du processus de transport hydraulique dans les stratégies d'utilisation en eau des plantes (MARTIN-STPAUL et al., 2017; TORRES-RUIZ et al., 2024). Ce processus est ainsi de plus en plus testé et implémenté dans les modèles (XU et al., 2016; KENNEDY et al., 2019; DE KAUWE et al., 2020; LI et al., 2021).

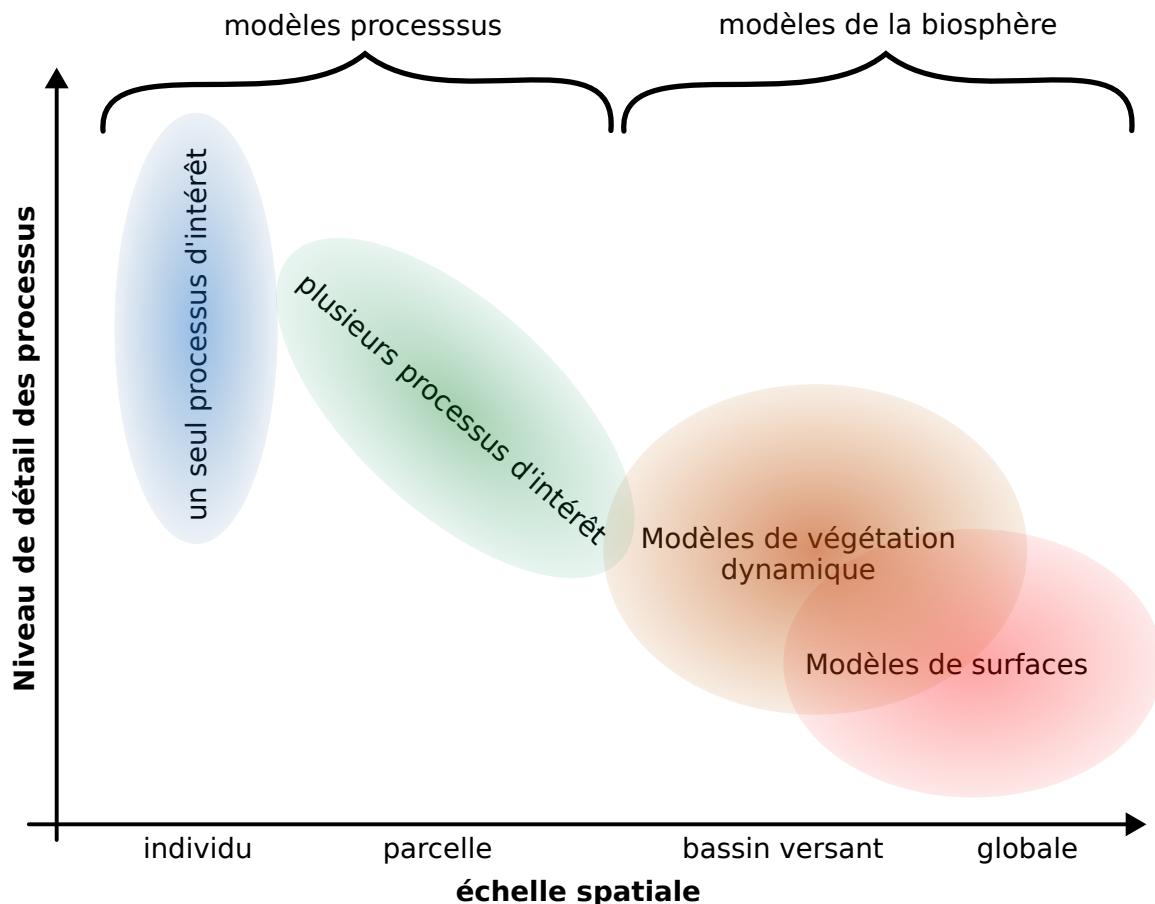


FIGURE 1.7 – Classification des modèles incluant une représentation de la végétation.

TUZET et al. (2003) proposent de remplacer la sensibilité de la conductance stomatique au déficit de pression de vapeur saturante (variations court terme) et à la teneur en eau (variations long terme) par le potentiel hydrique foliaire. Cette approche nécessite d'inclure une représentation du transport hydrique dans la plante pour calculer un potentiel foliaire. Elle s'est révélée capable de capter les grandes tendances des effets du stress hydrique sur les échanges gazeux en cas de sécheresse (TUZET et al., 2017; DE KAWE et al., 2020; PASCHALIS et al., 2024). Une autre approche consiste à limiter la photosynthèse en fonction du potentiel hydrique foliaire à l'aube (*predawn leaf water potential*) pour représenter les variations à long terme. Une fonction logistique ou exponentielle est appliquée au taux de recyclage du Rubisco pour limiter la photosynthèse (XU et al., 2016; KENNEDY et al., 2019; PASCHALIS et al., 2024).

Les différentes approches décrites ci-dessus coexistent dans la littérature, sans consensus sur la meilleure façon de représenter les effets du stress hydrique dans les modèles (REICHSTEIN et al., 2002; XU et al., 2016; TUZET et al., 2017; KENNEDY et al., 2019; DE KAWE et al., 2020; PASCHALIS et al., 2024).

1.3.2 Les différentes familles de modèles représentant le SPAC

Les modèles de représentation du continuum sol-plante-atmosphère peuvent être catégorisés en fonction de leur échelle spatiale de travail. Chaque famille de modèle a ses particularités et utilise des formalismes différents pour représenter ce continuum. Cette partie s'applique à les présenter.

Grandes échelles spatiales : les modèles de la biosphère

Les modèles de la biosphère représentent les interactions entre la surface continentale et les grands cycles biogéochimiques de l'eau, du carbone et de l'azote (FISHER et al., 2014). Ils se focalisent particulièrement sur la représentation des processus biologiques, hydrologiques et physiques du continuum sol-plantes-atmosphère. Les modèles de la biosphère regroupent les LSM (Land Surface Models) et les DGVM (Dynamic Global Vegetation Models) (voir [figure 1.7](#)) (PRENTICE et al., 2015; BONAN, 2019).

Les LSM ont historiquement été développés pour être couplés aux modèles de circulation globale (GCM) et leur servir de conditions à la limite inférieure (SELLERS et al., 1997). Ils sont utilisés pour représenter les grandes échelles spatiales (continents, surface terrestre globale) qu'ils découpent en mailles sur lesquelles les différents processus sont représentés. Chaque maille est individuelle (pas d'interactions avec les mailles voisines), la résolution spatiale est variable, de quelques dizaines de kilomètres à quelques dizaines de mètres. Représenter correctement le cycle de l'eau a toujours été un point cardinal du développement des LSM (MANABE, 1969; FAMIGLIETTI & WOOD, 1994; LIANG et al., 1994; CHEN et al., 1996; DUCHARNE et al., 1999). Ils incluent donc généralement l'ensemble des processus décrits plus haut (voir [sous-section 1.3.1](#)). La première génération de LSM utilisait des formalismes généralement simples pour limiter le temps de calcul (représentation des sols en utilisant les modèles réservoirs, modèles empiriques ou semi-empiriques de conductance stomatique, pas de représentation explicite du transport hydraulique). Ce n'est plus forcément vrai avec les nouvelles générations de LSM qui incluent beaucoup plus de processus, tant en rapport avec le cycle de l'eau qu'avec les autres cycles biogéochimiques (PRENTICE et al., 2015). Pour simplifier le paramétrage de ces modèles, les différentes espèces de végétaux sont regroupées en PFT (Plant Functional Types) qui les classifient en fonction de critères morphologiques (hauteur, taille des feuilles), physiologiques (phénologie) ou de répartition spatiale (BOULANGEAT et al., 2012; PAPPAS et al., 2016; MATHENY et al., 2017). Dans chaque classe de PFT sont définis les paramètres des modèles de végétation. Pour un PFT, les paramètres sont fixes et n'évoluent pas dans le

temps. Les PFT n’interagissent pas entre eux et gardent une spatialisation constante dans le temps. Cette classification simple se base uniquement sur la structure des écosystèmes et leur fonctionnement (BOX, 1995, 1996). Elle permet de représenter la végétation à de larges échelles spatiales et temporelles en limitant le niveau de complexité de paramétrage des modèles. Ainsi, plusieurs milliers d’espèces végétales sont classées en quelques dizaines de PFT (POULTER et al., 2011). Il n’y a pas de consensus sur leur définition, qui peut varier d’un modèle à l’autre. Les limites climatiques des PFT sont définies en fonction de la classification de Köppen-Geiger (KOTTEK et al., 2006 ; PEEL et al., 2007 ; POULTER et al., 2011) et en utilisant des données satellites (P. J. LAWRENCE & CHASE, 2007 ; POULTER et al., 2011).

Les DGVM (Dynamic Global Vegetation Model) diffèrent des LSM par une représentation dynamique de la végétation (FISHER et al., 2018). Ils incluent la croissance des arbres, la compétition entre les individus, la régénération et la mortalité. Ces processus, en particulier la mortalité, ne sont pas représentés de manière mécaniste, faute de compréhension totale de la physique ou de la biologie impliquée (CHOAT et al., 2018 ; TORRES-RUIZ et al., 2024). Ils sont plus onéreux en termes de ressources de calcul, ce qui limitait jusqu’à récemment l’utilisation des DGVM à de petites échelles spatiale et temporelle et ne permettait pas un couplage direct avec les GCM (FISHER et al., 2018).

La distinction entre LSM et DGVM est de plus en plus floue (FISHER et al., 2018). Les DGVM actuels ont grandement amélioré leurs modules de représentation des cycles de l’eau et du carbone, faiblesse des premières générations de modèles (FISHER et al., 2015). Réciproquement les LSM ont complexifié leur représentation de la végétation en la faisant tendre vers les formalismes adoptés dans les DGVM (FISHER et al., 2018).

Les modèles de biosphère sont de plus en plus complexes. Ils incluent de plus en plus de processus (FISHER et al., 2014) et comportent de plus en plus de paramètres (PRENTICE et al., 2015). L’incorporation de nouveaux processus est portée par la volonté d’améliorer leur capacité de prédiction. En dépit de ces améliorations, de larges erreurs dans la prédiction des flux d’eau (POULTER et al., 2011 ; MATHENY et al., 2014 ; MATTHES et al., 2016), de carbone (VAN BODEGOM et al., 2012 ; PAVLICK et al., 2013) ou d’azote (OSTLE et al., 2009) sont encore reportées lors d’études d’intercomparaison de modèles. Pour expliquer ces différences, une piste avancée est le mauvais paramétrage des modèles lié à l’utilisation des PFT (PRENTICE et al., 2015 ; CHRISTOFFERSEN et al., 2016 ; MATHENY et al., 2017) et une absence de représentation de l’hydraulique des plantes pour contraindre les flux d’eau et de carbone (BALDOCCHI & MEYERS, 1998 ; ANDEREGG, 2015 ; MATHENY et al., 2017), en particulier en cas de stress hydrique (CHRISTOFFERSEN et al., 2016). La notion de PFT telle que définie par BOX (1996) est critiquée en raison d’une sur-agrégation des espèces dans les PFT et d’un manque de variabilité intra-PFT dans les paramètres. Les processus d’espèces très différentes sont paramétrés de la même manière dans chaque PFT, réduisant à l’excès l’hétérogénéité de la végétation dans les modèles qui est pourtant une pierre angulaire de la variabilité spatiale des flux terrestres (MUSAVI et al., 2015 ; YANG et al., 2015). La nouvelle génération de modèles s’appuie davantage sur une représentation mécaniste des processus et intègre un meilleur paramétrage, propre à chaque espèce pour redéfinir les classes de végétation et diversifier les combinaisons de paramètres possibles (PRENTICE et al., 2015 ; YANG et al., 2015 ; CHRISTOFFERSEN et al., 2016 ; MATHENY et al., 2017). En particulier, les caractéristiques hydrauliques sont devenues de première importance et sont de plus en plus incluses dans les modèles de biosphère (XU et al., 2016 ; KENNEDY et al., 2019 ; DE KAWE et al., 2020). Un des enjeux majeurs actuels est d’identifier les paramètres d’importance dans les processus hydrauliques des plantes et les caractériser par espèce ou type de végétation (PRENTICE et al., 2015 ; YANG et al., 2015 ; XU & TRUGMAN, 2021 ; HUANG, WANG et al., 2024).

Échelles spatiales restreintes : les modèles processus

Les modèles de processus regroupent une myriade de modèles se focalisant sur un processus ou quelques processus en particulier. Ils opèrent à l'échelle d'un individu ou d'un petit écosystème (DUURSMA & MEDLYN, 2012 ; TUZET et al., 2017 ; RUFFAULT et al., 2022) en fonction du paramétrage adopté. Le niveau de complexité de représentation des processus peut y être poussé (BOHRER et al., 2005 ; JANOTT et al., 2011).

Ils sont utilisés pour étudier en détail le fonctionnement d'un processus ou d'un groupe de processus. Par exemple, SPERRY et al. (2017) montrent qu'un modèle incorporant une coordination entre l'hydraulique de la plante et l'assimilation photosynthétique permet de reproduire la dynamique des échanges d'un petit écosystème avec l'atmosphère. HUANG et al. (2017) utilisent un modèle à haute résolution spatiale de transport hydraulique dans la plante pour étudier l'impact des stocks d'eau dans la plante en cas de sécheresse. TUZET et al. (2017) montrent que l'interaction entre différents processus hydrauliques des plantes permet d'améliorer la représentation des échanges gazeux en cas de sécheresse. Tous les processus décrits plus haut (voir sous-section 1.3.1) n'y sont pas forcément représentés simultanément. Par exemple, VOGEL et al. (2013) utilise un modèle macroscopique de prélèvement racinaire pour étudier la dynamique des flux d'eau dans le sol. Les processus physiques de la canopée (photosynthèse, conductance stomatique, ...) ne sont pas représentés. La transpiration est calculée avec un modèle d'évapotranspiration potentielle.

Ces modèles servent souvent de "laboratoire", permettant de tester des hypothèses ou de proposer de nouvelles représentation de processus qui sont ensuite reprises dans les grands modèles de surface (TUZET et al., 2003 ; DE KAUWE et al., 2020).

1.4 Présentation générale du travail de thèse

Les parties précédentes se sont attachées à définir le continuum sol-plante-atmosphère, décrire les différents processus y représentant le transport hydrique, présenter les enjeux qui y sont attachés et décrire les différentes approches de modélisation permettant de le représenter. Cette partie pointe les limites des approches de modélisation existantes dans la représentation du continuum sol-plante-atmosphère et présente les grands axes scientifiques qui ont motivé ce travail de thèse.

1.4.1 Objectifs scientifiques

Ce travail est motivé par le développement d'un module de représentation de la végétation dans le but d'améliorer la représentation des transferts hydriques dans la zone non saturée du modèle hydrologique intégré NIHM (*Normaly Integrated Hydrological Model*), développé au laboratoire ITES (JEANNOT et al., 2018). Ce nouveau module devra :

1. représenter correctement les interactions entre le sol et la végétation, en particulier en climat futur
 - représenter les différents compartiments du continuum sol-plante-atmosphère
 - représenter de manière la plus physique possible les effets du stress hydrique sur les flux gazeux échangés avec l'atmosphère et les teneurs en eau du sol
 - tenir compte des rétroactions engendrées par une augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique sur les processus bio-physiques des plantes
2. présenter un niveau de complexité et une philosophie de représentation des processus équivalents à NIHM (base physique)

- favoriser les approches mécanistes des processus
 - avoir des niveaux de complexité équivalents entre chaque compartiment du continuum dans la représentation des processus
3. être efficace numériquement et faciliter le couplage ultérieur avec NIHM

1.4.2 Choix de modélisation

La piste des approches simples de représentation de la végétation telles que celles classiquement utilisées dans les premières générations de LSM SELLERS et al. (1997) et FISHER et al. (2018) a été rapidement écartée dans la perspective d'un couplage avec NIHM. Deux raisons président à ce choix. D'une part, les limites identifiées dans ces approches ne diffèrent pas fondamentalement des limites du modèle actuel de végétation implémenté dans NIHM FISHER et al. (2014) et JEANNOT (2018). Autrement dit, l'intégration de ces approches dans NIHM n'auraient pas significativement améliorer la représentation des interactions eau-végétation. D'autre part, la représentation conceptuelle de ces approches ne semblait pas en adéquation avec le niveau de complexité et la philosophie de NIHM qui privilégie au maximum une représentation mécaniste des processus.

Par ailleurs, le choix d'inclure les processus hydrauliques de la végétation (transport et stockage) semble pertinent pour deux raisons. Premièrement, le processus a été identifié comme important par la communauté des écophysiologues pour mieux comprendre les interactions eau-végétation en particulier pendant les sécheresses CRUIZIAT et al. (2002), DAMOUR et al. (2010), H. COCHARD et DELZON (2013) et VENTURAS et al. (2017). En conséquent, la communauté des modélisateurs oriente actuellement ses travaux et développement vers l'étude et l'inclusion de ce processus dans leurs modèles JOETZJER et al. (2014), DE KAUWE et al. (2020), LI et al. (2021) et PASCHALIS et al. (2024). Ainsi inclure ce processus dans le nouveau modèle de végétation serait pertinent au regard des dernières évolutions et positionnement scientifiques des différentes communautés. Deuxièmement, représenter le transport hydraulique ouvre des perspectives nouvelles d'application du modèle. Outre une meilleure représentation des interactions eau-végétation en cas de sécheresse, l'hydraulique des plantes offre un cadre de formalisme pertinent pour étudier le lien entre sécheresses et mortalité de la végétation (N. G. McDOWELL et al., 2011; COCHARD et al., 2021; RUFFAULT et al., 2022; TORRES-RUIZ et al., 2024). Ainsi, en plus d'étudier la disponibilité de la ressource en eau sur des bassins versants forestiers, l'outil final pourrait être utilisé pour étudier les dépérissements des peuplements forestiers au regard de la disponibilité locale en eau ou encore l'influence de la gestion forestière sur le cycle de l'eau et la santé des peuplements, autant de perspectives de recherche très pertinentes et actuelles.

Le choix d'inclure les processus hydrauliques dans le modèle débouche sur une nouvelle croisée des chemins où un choix sur le formalisme à utiliser doit être effectué. Certaines approches d'optimalité, initialement développée pour prédire les échanges gazeux avec l'atmosphère, ont été étendues pour prendre en compte les limites physiologiques imposées par le système hydraulique de la végétation (A. WOLF et al., 2016; SPERRY et al., 2017). Très élégantes d'un point de vue théorique et mathématique, leur utilisation est malaisée par la difficulté à évaluer certains de leur paramètres clés et le processus de stockage de l'eau y est mal représenté (SPERRY et al., 2017). Par ailleurs, en réduisant les interactions entre eau et végétation à un problème de minimisation mathématique, ces approches perdent une partie de la physique du problème. Cet aspect contredit un attendu fort de la nouvelle approche développée, à savoir adopter une philosophie de représentation des processus équivalente à celle de NIHM. Ainsi, l'utilisation de formalismes provenant de cette famille d'approches a été écarté pour la suite. Deux approches restent alors dans la littérature pour représenter l'hydraulique des plantes : les approches par analogie avec

les résistances électriques et les approches par analogie avec les milieux poreux (voir 1.3.1). La première approche est la plus répandue, en particulier dans les modèles de surface en raison de sa simplicité de compréhension, de paramétrisation et d'implémentation (par exemple JOETZJER et al., 2018; KENNEDY et al., 2019; DE KAUWE et al., 2020; LI et al., 2021). La seconde n'est pas utilisée à notre connaissance dans les modèles de surface et se focalise sur des approches processus (BOHRER et al., 2005; JANOTT et al., 2011; MIRFENDERESGI et al., 2016; HUANG et al., 2017; SILVA et al., 2022). Cependant le choix a été fait de se porter sur le développement d'une approche type milieu poreux pour trois raisons. Premièrement, une étude approfondie des schémas de résolution numériques utilisés dans les approches types résistances a montré que des hypothèses fortes étaient systématiquement faites sur la linéarisation du problème. Pour éviter de résoudre les non-linéarités induites par la dépendance entre potentiel hydrique et conductivité hydraulique ou capacitance hydrique, des schémas explicites ou des résolutions analytiques étaient adoptées (XU et al., 2016; RUFFAULT et al., 2022). Ces hypothèses facilitent la résolution du problème mais ne garantissent plus la propriété de conservation de la masse contenue dans la physique du problème. Deuxièmement, la modification des techniques numériques précédentes pour inclure ces propriétés de conservation font tendre le formalisme résistance électrique vers le formalisme milieu poreux. Résoudre rigoureusement le problème avec le formalisme résistance électrique devient ainsi fortement analogue au formalisme de l'approche milieu poreux. Enfin, cette approche est plus flexible dans son application. La méthode de résolution est générique et ne fixe pas en avance le nombre de noeuds de calcul dans le continuum et leurs paramètres associés. Ainsi l'approche milieu poreux permet d'explorer des interrogations encore en suspens quand à la représentation des processus hydriques dans la végétation comme le nombre de maille à utiliser ou la variation spatiale des paramètres hydriques de la végétation.

Un dernier choix à effectuer est celui de la représentation de la canopée et des échanges gazeux avec l'atmosphère. Conscients du caractère critique de ce processus, le choix a été fait d'utiliser des approches relativement classiques et simples pour ne pas trop complexifier le modèle attendu. Ainsi, bien que pertinentes, les approches de représentation multi-couches de la canopée ont été écartées en raison de leur surcroît de complexité dans l'implémentation et la paramétrisation des différentes couches (OGÉE et al., 2003). Par ailleurs, WANG et LEUNING (1998) ont montré qu'une approche monocouche distinguant les parties ensoleillées et ombragées de la canopée permettent d'obtenir des résultats similaires à moindre coût de calcul et d'implémentation. Le même raisonnement concourt au choix réalisé pour la représentation de la conductance stomatique. Les approches d'optimalités ont été écartées au profit des approches semi-empiriques plus classiques en raison (i) des problèmes d'estimation des paramètres clés de ces approches (SCHYMANSKI et al., 2008; DAMOUR et al., 2010; SPERRY & LOVE, 2015) et (ii) d'une plus grande disponibilité de paramètres des modèles semi-empiriques pour les différentes essences de végétation (MARTIN-STPAUL et al., 2020).

1.4.3 Limites des approches existantes et dépassement

Les points précédents orientent le développement du module autour d'une approche processus, se concentrant sur les transferts hydriques dans le continuum sol-plante. Une revue de la littérature existante au moment de faire les choix de modélisation a permis de faire une synthèse des modèles et codes de calculs disponibles pour servir de base au futur modèle de végétation (tableau 1.2). Les critères sur lesquels se focalise cette revue de la littérature sont (i) la disponibilité du code de calcul associé au modèle publié et (ii) les processus inclus dans le modèle et la manière dont ils étaient représentés.

Bien que leur formalisme ait été publié dans la littérature, peu de code de calcul étaient accessibles en pratique (5 sur 11) et aucun dans le langage de NIHM (Fortran). Par ailleurs,

TABLE 1.2 – Synthèse des différents modèles existants.

Noms des modèles ou références	Disponibilité du code ?	Processus attendus ?
(TUZET et al., 2003)	non	non (hydraulique uniquement et approche résistance)
(BOHRER et al., 2005)	non	non (hydraulique uniquement et trop complexe)
(CHUANG et al., 2006)	non	non (hydraulique uniquement)
(JANOTT et al., 2011)	non	non (hydraulique uniquement et trop complexe)
(VERMA et al., 2014)	non	non (hydraulique uniquement)
(SPERRY & LOVE, 2015)	(oui) Excel	non (approche d’optimalité, pas de demande photosynthétique)
(SPERRY et al., 2017)	(oui) C	non (approche d’optimalité)
(HUANG et al., 2017)	(oui) Matlab	(oui) mais schéma numérique inefficace
(TUZET et al., 2017)	non	(oui) mais approche résistance
(KENNEDY et al., 2019)	(oui) C	(oui) mais trop complexe
(COCHARD et al., 2021)	(oui) C	non (hydraulique uniquement)

nombre des modèles recensés se concentrent uniquement sur l’hydraulique de la végétation, sans intégrer les autres processus importants identifiés (6 sur 11). Un seul LSM incorporait à date l’hydraulique de la végétation dans ses processus (KENNEDY et al., 2019). Cependant, la complexité de ce genre de modèle (nombre de processus et spatialisation) et toutes les difficultés inhérentes à son utilisation (prise en main, paramétrisation) ont éliminé cette option.

Le modèle de HUANG et al. (2017) correspondait presque aux attentes en matière de représentation des processus mais le schéma numérique explicite en temps utilisé pour les équations de transport dans le sol et la plante empêche une résolution rapide du problème en vue d’un couplage ultérieur avec NIHM. Un cas particulier est le modèle MAESPA (DUURSMA & MEDLYN, 2012). Développé dans en Fortran, ce modèle inclue nombre de processus souhaités (hydraulique de la végétation, échanges gazeux avec l’atmosphère, prélèvement racinaire, transport hydraulique dans la sol). Il fut découvert *a posteriori* des choix de modélisation effectués et des premiers développements engagés.

Il est par ailleurs important de noter que nombre de modèles et codes de calcul qui ont été publiés récemment auraient pu être retenus pendant cette phase de revue de la littérature (DE KAUWE et al., 2022; JOETZJER et al., 2022; RUFFAULT et al., 2022; SILVA et al., 2022). Publiés après les choix de modélisation effectués, ils n’ont pu que valider la direction des développements pris.

Ainsi, la forme finale du modèle retenue devra intégrée :

- une représentation mécaniste des transferts hydriques dans le sol et dans la plante par une analogie avec les transferts hydriques en milieu poreux
- un modèle semi-empirique de conductance stomatique.
- une utilisation du potentiel hydrique pour représenter les interactions entre la conductance stomatique et l’hydraulique de la plante.
- un schéma numérique efficace, qui assure une résolution efficace du problème.

Ces attentes ont constitué le fil rouge guidant le développement du modèle SoVegI (Soil Vegetation Interaction model) dans ce travail de thèse.

Formalismes et implémentation de SoVegI

Sommaire

2.1	Description générale	36
2.1.1	Équations principales	38
2.2	Formalismes et mise en équations	40
2.2.1	Un mot sur les unités	40
2.2.2	Modèle de transferts radiatifs	41
2.2.3	Modèle de canopée	49
2.2.4	Modèles de transport hydraulique dans le sol et dans la plante	62
2.2.5	Modèle d'interception des précipitations	66
2.2.6	Sous-modèle d'évaporation du sol	68
2.3	Implémentation numérique	68
2.3.1	Résolution des processus de la canopée	68
2.3.2	Équations de transport hydraulique	71
2.3.3	Résolution des différents modèles couplés	77
2.3.4	Organisation du code	78
2.4	Conclusion du chapitre	80

Ce chapitre développe en détail les formalismes, les équations et leur implémentation numérique utilisée dans SoVegI. La première partie propose une description générale du modèle. Elle expose sa philosophie, justifie les choix effectués et donne les équations principales du modèle. La partie suivante s'attelle à décrire en détail les équations utilisées pour les différentes composantes du modèle (transfert radiatif, échanges gazeux avec l'atmosphère, transport hydraulique dans la plante et le sol, interception de la pluie et évaporation physique du sol). Enfin, la dernière partie montre l'implémentation numérique des équations utilisées ainsi que la résolution du modèle complet.

2.1 Description générale

SoVegI modélise les transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère, de manière unidimensionnelle, à l'échelle de l'individu ou de la petite parcelle, à haute résolution spatiale et temporelle. Il permet de calculer différentes grandeurs hydrologiques (recharge de nappe, teneurs en eau dans le sol, prélèvement racinaire), énergétiques (chaleurs latente et sensible de l'écosystème) ou écophysologiques (teneur en eau de la végétation, potentiel hydrique foliaire, conductance stomatique, perte de conductivité hydraulique dans les tissus). Par défaut, les données de sortie sont données au pas de temps semi-horaire (30 minutes). La période simulée se rapporte à la période définie par les données de forçage du modèle. Elle peut être courte (quelques jours) ou plus longue (plusieurs années). Cependant, pour les simulations sur plusieurs années, SoVegI ne prend pas en compte l'évolution temporelle des paramètres physiologiques de la végétation (accroissement, allocation du carbone, ...). L'annexe A présente la liste complète des variables d'entrée et de sortie du modèle.

Dans le modèle, le continuum sol-plante-atmosphère est divisé en quatre compartiments : le sol, les racines, le tronc et la canopée. Différents processus sont attachés à chaque compartiment, interagissant entre eux pour représenter l'hydrologie des écosystèmes forestiers (voir tableau 2.1

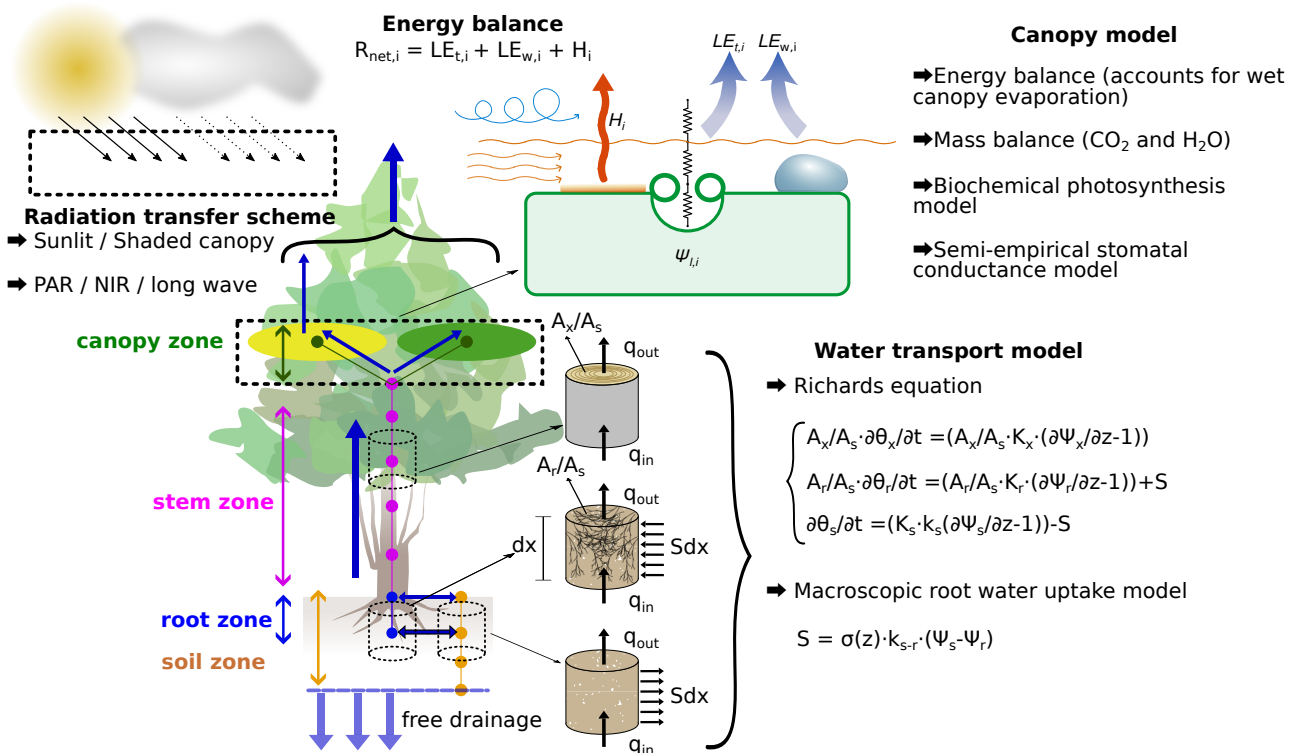


FIGURE 2.1 – Description schématique des processus inclus dans SoVegI.

et figure 2.1).

TABLE 2.1 – Tableau des différents processus dans les différents compartiments du continuum sol-plante-atmosphère dans SoVegI.

compartiments	processus attachés
canopée	échanges gazeux avec l’atmosphère transfert radiatif interception de la pluie
tronc	transport hydraulique
racines	transport hydraulique prélèvement racinaire
sol	transport hydraulique prélèvement racinaire évaporation du sol infiltration

Le modèle de canopée (échanges gazeux) est adapté du modèle présenté par WANG et LEUNING (1998). Il intègre un module de transferts radiatifs associé à un modèle couplé de bilan d’énergie, de conductance stomatique et d’assimilation photosynthétique pour calculer l’énergie absorbée pour la photosynthèse et les flux de chaleur latente et sensible. Il distingue la partie directement ensoleillée (*sunlit*) et la partie éclairée indirectement de la canopée (*shaded*). Les caractéristiques optiques de chaque partie sont moyennées sur toute l’épaisseur de la canopée afin de simplifier sa structure complexe en deux “grandes feuilles” équivalentes (*big leaves approximation*). Plusieurs longueurs d’onde sont considérées, les longueurs d’onde photosynthétiquement actives (*Photosynthetically Active Radiation, PAR*), les longueurs d’onde dans le proche infrarouge (*Near Infrared Radiation, NIR*) et les grandes longueurs d’onde, chacune ayant une utilisation biologique différente (voir chapitre 1). Un bilan d’énergie sur chacune des parties de la canopée permet de calculer les flux d’énergie échangés avec l’atmosphère (flux de chaleur latente et flux de chaleur sensible) et la température de surface. L’absorption photosynthétique par la canopée est calculée à partir d’un modèle de demande biochimique en CO_2 pour les plantes en C_3 . Enfin, un modèle semi-empirique de conductance stomatique permet de coupler les caractéristiques hydriques de l’écosystème avec les processus biophysiques de la canopée.

Le transport hydraulique dans la plante est modélisé par analogie avec le transport hydraulique dans un milieu poreux (FRÜH & KURTH, 1999 ; KUMAGAI, 2001 ; BOHRER et al., 2005 ; CHUANG et al., 2006 ; HENTSCHEL et al., 2013 ; HUANG et al., 2017 ; SILVA et al., 2022). À l’échelle macroscopique, l’ensemble symplasme / apoplasme est supposé se comporter comme un milieu poreux. La cavitation progressive des vaisseaux du xylème en cas de tensions importantes provoque une baisse de la conductivité hydraulique totale de la plante, de manière analogue à celle d’un milieu poreux, provoquée par une diminution du potentiel hydrique (voir chapitre 1). On suppose alors la loi de Darcy généralisée valide pour décrire la dynamique des flux d’eau en fonction de la pression hydrique dans la plante. Des relations constitutives spéciales pour la plante sont utilisées, permettant de décrire l’évolution de la conductivité hydraulique et de la teneur en eau des différentes parties du xylème de la plante en fonction du potentiel hydrique. La combinaison de la loi de Darcy et d’un bilan de masse à l’échelle macroscopique dans la plante aboutit à une équation similaire à l’équation de Richards décrivant le transport hydraulique en milieu poreux (voir SILVA et al. (2022) pour la démonstration). Ce formalisme permet de représenter le transport hydraulique dans la plante à haute résolution spatiale sans faire d’hypothèse simplificatrice sur les profils de pression dans le continuum sol-plante-atmosphère.

L'équation de Richards est utilisée pour décrire les écoulements dans le sol non saturé. Un modèle macroscopique de prélèvement racinaire représente les interactions sol-plante en utilisant un formalisme à base physique (VOGEL et al., 2013).

SoVegI est construit sur le paradigme de la programmation orientée-objet. Les différents compartiments du SPAC (sol, racines, tronc et canopée) ou les différents processus (schéma de transfert radiatif, processus de la canopée, transport hydraulique) sont stockés dans des modules séparés. Le modèle est écrit dans un langage de programmation efficace (Fortran) et emploie des schémas numériques efficaces pour résoudre les équations de transport hydraulique. Ce cadre de modélisation permet de tester simplement différentes hypothèses de représentation du SPAC ou de représentation des processus.

2.1.1 Équations principales

Le modèle de canopée distingue les parties éclairée par la lumière directe et celle éclairée par la lumière indirecte. L'indice i est utilisé pour distinguer ces deux parties, en utilisant $i = 1$ pour la partie éclairée par la lumière directe et $i = 2$ pour la partie éclairée par la lumière indirecte.

Un bilan d'énergie à la surface de la canopée permet de calculer la transpiration ($E_{t,i}$, en $\text{mol}(\text{H}_2\text{O}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sous forme de chaleur latente ($\lambda E_{t,i}$, en W m^{-2}), l'évaporation de l'eau stockée sur les feuilles de la canopée ($E_{w,i}$) ainsi que le flux de chaleur sensible (H_i , en W m^{-2})

$$R_{net,i} = \lambda E_{t,i} + \lambda E_{w,i} + H_i \quad (2.1)$$

Où $R_{net,i}$ (W m^{-2}) est l'énergie nette absorbée par la canopée, calculée avec un modèle simple de transfert radiatif (GOUDRIAAN, 1986). λ est l'énergie de vaporisation de l'eau ($\approx 2.26 \cdot 10^6 \text{ J kg}^{-1}$)

La transpiration de la canopée est fonction du déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la feuille ($D_{s,i}$, en Pa) et de la conductance stomatique pour l'eau ($G_{s,i}$, en $\text{mol}(\text{H}_2\text{O}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) telle que

$$E_{t,i} = G_{s,i} D_{s,i} / P_a \quad (2.2)$$

Où P_a est la pression atmosphérique (Pa). Le flux de chaleur sensible est fonction de la différence de température entre la feuille et l'atmosphère (ΔT_i , en K)

$$H_i = G_{h,i} c_p \rho_a \Delta T_i \quad (2.3)$$

Avec $G_{h,i}$ une conductance pour la chaleur (m s^{-1}), c_p la capacité thermique massique de l'air ($\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$) et ρ_a la densité volumique de l'air (kg m^{-3}).

Un modèle biophysique d'assimilation photosynthétique (FARQUHAR et al., 1980) permet de calculer l'assimilation nette ($A_{n,i}$, en $\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) qui est utilisée pour déterminer les concentrations en CO_2 à la surface et à l'intérieur des feuilles de la canopée ($C_{s,i}$ et C_i , exprimées en $\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ mol}$)

$$A_{n,i} = \alpha \cdot \frac{C_i - \Gamma_i^*}{C_i + \beta} - R_{d,i} \quad (2.4)$$

Où Γ_i^* est le point de compensation du CO_2 du système photosynthétique ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ mol}$), $R_{d,i}$ est la respiration de la plante ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et α et β sont des coefficients dépendant du facteur limitant de la photosynthèse (lumière ou régénération du Rubisco).

La relation entre $A_{n,i}$, $C_{s,i}$ et C_i est donnée par la conservation de la masse de CO_2 absorbée à travers les stomates :

$$A_{n,i} = b_{sc} G_{s,i} (C_{s,i} - C_i) = G_{c,i} (C_a - C_i) \quad (2.5)$$

Où C_a est la concentration atmosphérique en CO_2 ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ mol}^{-1}$), $G_{c,i}$ la conductance stomatique pour le carbone ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et b_{sc} un coefficient ($b_{sc} = 1.6$).

La conductance stomatique est calculée à partir d'un modèle semi-empirique liant conductance stomatique ($G_{s,i}$) et assimilation photosynthétique ($A_{n,i}$).

$$G_{s,i} = G_{0,i} + g_1 \cdot \frac{A_{n,i}}{C_{s,i}} \cdot f \quad (2.6)$$

Où $G_{0,i}$ est la conductance stomatique résiduelle ($\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_1 le coefficient de linéarité entre la conductance stomatique et l'assimilation photosynthétique nette (-) et f une fonction dépendant de différentes variables micro-météorologiques. Par exemple, dans le modèle de Leuning (LEUNING, 1990), f est une fonction inverse du déficit de pression de vapeur saturante à la surface des feuilles ($D_{s,i}$). Dans le modèle de Tuzet (TUZET et al., 2003) f est une fonction non linéaire (logistique, Weibull, ...) du potentiel hydrique foliaire (ψ_l , en Pa).

Le potentiel hydrique foliaire est calculé à partir du potentiel hydrique au sommet du tronc de la canopée (ψ_{top} , en Pa)

$$\psi_{l,i} = \psi_{top} - \frac{E_{t,i}}{L_i \cdot k_{leaf}} \quad (2.7)$$

Où L_i est l'indice foliaire ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) et k_{leaf} (s m^{-1}) la conductance hydraulique entre le tronc et les feuilles. Dans l'équation précédente, $E_{t,i}$ est exprimé en m s^{-1} en utilisant les conversions présentées dans la section 2.2.1.

Le potentiel hydrique au sommet du tronc est déterminé en résolvant un système d'équations décrivant le transport hydraulique dans le continuum sol-plante

$$\frac{A_x}{A_s} \frac{\partial \theta_x(\psi_x)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{A_x}{A_s} K_{x,sat} k_x(\psi_x) \left(\frac{\partial \psi_x}{\partial z} - 1 \right) \right) \quad (2.8)$$

$$\frac{A_r}{A_s} \frac{\partial \theta_r(\psi_r)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{A_r}{A_s} K_{r,sat} k_r(\psi_r) \left(\frac{\partial \psi_r}{\partial z} - 1 \right) \right) + S \quad (2.9)$$

$$\frac{\partial \theta_s(\psi_s)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_{s,sat} k_s(\psi_s) \left(\frac{\partial \psi_s}{\partial z} - 1 \right) \right) - S \quad (2.10)$$

Où ψ_s , ψ_r , ψ_x sont les potentiels hydriques dans le sol (m), les racines et le tronc, θ_s , θ_r , θ_x les teneurs en eau dans le sol, les racines et le tronc ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), k_s , k_r , k_x les conductivités relatives du sol, des racines et du tronc, $K_{s,sat}$, $K_{r,sat}$, $K_{x,sat}$ les conductivité hydrauliques à saturation du sol (m s^{-1}), des racines et du tronc et A_r / A_s et A_x / A_s deux coefficients qui dépendent des sections de passage de l'eau dans les racines et le tronc respectivement ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$).

La somme des contributions des transpirations des deux parties de la canopée est imposée comme conditions à la limite supérieure du tronc de l'arbre (q_{top} , en m s^{-1})

$$q_{top} = \sum_{i=1,2} E_{t,i} = \sum_{i=1,2} k_{leaf} \cdot (\psi_{top} - \psi_{l,i}) \cdot L_i \quad (2.11)$$

Enfin un modèle macroscopique de prélèvement racinaire est utilisé

$$S = \sigma(z) k_{s-r} (\psi_s - \psi_r) \quad (2.12)$$

Où σ (m^{-2}) décrit le profil de densité racinaire et k_{s-r} (m s^{-1}) les conductivités hydrauliques à l'interface sol-racines.

2.2 Formalismes et mise en équations

2.2.1 Un mot sur les unités

La représentation du continuum sol-plante-atmosphère nécessite la combinaison de différents formalismes issus de différentes disciplines scientifiques, aux habitudes de notations différentes. Ces divergences reflètent des intérêts différents dans l'étude des processus et sont fortement liées au paradigme scientifique adopté pour leur étude, à l'histoire du développement de la discipline, etc. Par exemple, les pressions hydrauliques sont préférentiellement exprimées en mètres (m) par les hydrologues tandis que les écophysiolgues leur préféreront les méga Pascals (MPa). La conversion en l'une ou l'autre unité s'effectue en revenant à la définition de la charge hydraulique :

$$P[\text{m}] = P[\text{Pa}] / (\rho_w g) \quad (2.13)$$

Avec ρ_w la densité volumique de l'eau liquide ($\approx 1000 \text{ kg m}^{-3}$) et g l'accélération de la gravité ($\approx 9.81 \text{ m s}^{-2}$). Une approximation rapide est $P[\text{m}] \approx P[\text{MPa}] \cdot 100$.

Par ailleurs les hydrologues simplifient généralement les équations de bilan de masse par le terme de densité volumique si bien que les flux en phase gazeuse sont exprimés dans une unité de vitesse (m s^{-1}) tandis que les écophysiolgues préfèrent exprimer les flux en termes de flux massique ($\text{kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ou de flux de quantité de matière ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Les conversions utilisent la densité volumique et la masse molaire de l'eau ($M_w \approx 18 \cdot 10^{-3} \text{ kg mol}^{-1}$) telles que $q[\text{m/s}] = q[\text{mol/m}^2/\text{s}] / (\rho_w M_w) \approx q[\text{mol/m}^2/\text{s}] / 20.0$ (soit 5 %) en conditions standards de pression et de température ($1.01325 \cdot 10^5 \text{ Pa}$ et 298.15 K).

Cependant les conductances (stomatiques, aérodynamiques, de la couche limite) ne peuvent pas être converties de cette manière, l'eau n'étant plus en phase liquide mais gazeuse. La conversion utilise la loi des gaz parfaits :

$$PV = nRT \quad (2.14)$$

Avec P la pression du gaz (Pa), V son volume (m^3), T sa température, n la quantité de matière (mol) et R la constante des gaz parfaits ($\approx 8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$). La conversion est donc $q[\text{m/s}] = q[\text{mol/m}^2/\text{s}] \cdot RT / P \approx q[\text{mol/m}^2/\text{s}] \cdot 0.0248$ en conditions standards.

2.2.2 Modèle de transferts radiatifs

Le modèle de transferts radiatifs est la première brique de SoVegI. Le formalisme repris dans SoVegI est celui proposé par BONAN (2019). Il permet de calculer l'énergie absorbée par la canopée en fonction de ses propriétés optiques. Les parties directement éclairées par le soleil et ombragées sont explicitement séparées (*dual big leaf*), leurs caractéristiques biophysiques étant différentes (voir chapitre 1). D'après le principe de conservation de l'énergie, lorsqu'une onde lumineuse rencontre un obstacle, elle est soit absorbée, soit transmise, soit réfléchie. Mathématiquement :

$$\alpha_l = 1 - \rho_l - \tau_l = 1 - \omega_l \quad (2.15)$$

Où α_l est la fraction de radiations absorbées (-), ρ_l la fraction de radiations réfléchies (-) et τ_l la fraction de radiations transmises (-). $\omega_l = \rho_l + \tau_l$ est le coefficient de diffusion de la feuille (-).

Ainsi, deux types de radiations incidentes sont distinguées :

- les radiations directes : radiations traversant l'atmosphère sans diffusion autre que celle de l'atmosphère
- les radiations diffuses : radiations ayant été diffusées au moins une fois le long de leur parcours par rencontre avec un obstacle (nuage, vapeur d'eau, aérosol, feuille, ...)

Selon la terminologie introduite précédemment, les ondes transmises et réfléchies sont *de facto* des radiations diffuses. Les radiations incidentes peuvent être soit directes soit diffuses selon si elles ont déjà subi une réflexion / transmission précédemment ou pas. Les radiations directes sont directives, *i.e.*, ont un angle d'incidence bien défini, tandis que les radiations diffuses n'en ont pas et peuvent provenir de plusieurs directions différentes. Ainsi la distinction entre radiations directes et radiations diffuses est importante car l'absorption d'énergie dépend de l'angle entre la lumière incidente et la feuille. Dans ce qui suit, les paramètres liés aux radiations directes sont notés avec l'indice b (par exemple X_b , le paramètre X pour les radiations directes). De manière analogue, l'indice d est utilisé pour les radiations diffuses.

L'absorption de radiations dans une canopée dépend de sa structure. Plus la canopée est dense, plus les radiations sont absorbées et moins elles sont transmises. Elle dépend également de l'arrangement spatial des feuilles entre elles dans la canopée.

La canopée est supposée infiniment longue, composée de couches parallèles les unes aux autres dans lesquelles la distribution angulaire des feuilles est homogène. Ces hypothèses simplifient grandement les développements théoriques de transferts radiatifs mais ne prennent pas en compte la complexité de la structure spatiale, en particulier la géométrie du houppier, les trous dans la canopée ou la répartition spatiale des branches. Des modèles plus complexes représentant le transfert radiatif tridimensionnel permettent de pallier ces déficiences (WANG & JARVIS, 1990; GASTELLU-ETCHEGORRY et al., 1996; CESCATTI, 1997; KOBAYASHI et al., 2012; KÜKENBRINK et al., 2021). Cependant, la majorité des modèles de surface n'utilisent pas ces approches car trop complexes, gourmandes en temps de calcul et difficiles à paramétrer.

Le calcul de l'absorption de la lumière dans la canopée repose sur une analogie avec la loi de Beer-Lambert. La décroissance de la lumière transmise dans la canopée est décrite par une loi exponentielle fonction de l'épaisseur et dépend d'un coefficient d'extinction, K qui caractérise l'espace vide entre les feuilles. Pour une canopée fictive d'épaisseur ΔL :

$$I_{bas} = I_{haut} e^{-K\Delta L} \quad (2.16)$$

Où I_{haut} est le rayonnement incident au sommet de la canopée et I_{bas} le rayonnement transmis en bas de la canopée.

L'équation précédente suppose que les feuilles de la canopée se comportent comme des corps noirs parfaits qui absorbent toute la lumière incidente. Dans la réalité, l'énergie transmise en bas de la canopée est supérieure à celle calculée précédemment du fait de la transmission d'une partie de la lumière incidente par les feuilles. L'approche développée par GOUDRIAAN et VAN LAAR (2012) consiste à corriger le coefficient d'extinction pour prendre en compte la transmission partielle de la lumière. Cette méthode permet d'obtenir une solution analytique des différents rayonnements dans la canopée sans avoir à calculer explicitement le terme de transmission entre les différentes couches de feuillage contrairement à d'autres schémas de transfert radiatif couramment utilisés dans les modèles de surface (NORMAN, 1979 ; TOON et al., 1989 ; LIOU, 2002).

On note K_b le coefficient d'extinction de la lumière directe, K_d le coefficient d'extinction de la lumière diffuse, K'_b le coefficient d'extinction de la lumière transmise et K'_d le coefficient d'extinction de la lumière diffuse corrigé en transmission. Pour une tranche verticale de canopée d'épaisseur ΔL , l'énergie directe absorbée, notée R , est obtenue en effectuant le bilan d'énergie sur cette tranche de canopée (figure 2.2 :

$$R = I_1 + I_3 - I_2 - I_4 \quad (2.17)$$

Le terme I_1 est l'énergie incidente sur la couche de canopée, I_2 représente l'énergie de la lumière directe diffusée au bas de la tranche de canopée. Le terme I_3 provient de la réflexion de I_2 sur la couche de canopée directement sous la couche d'intérêt et le terme I_4 représente la partie du rayonnement incident directement réfléchi au sommet de la tranche de canopée. Sur

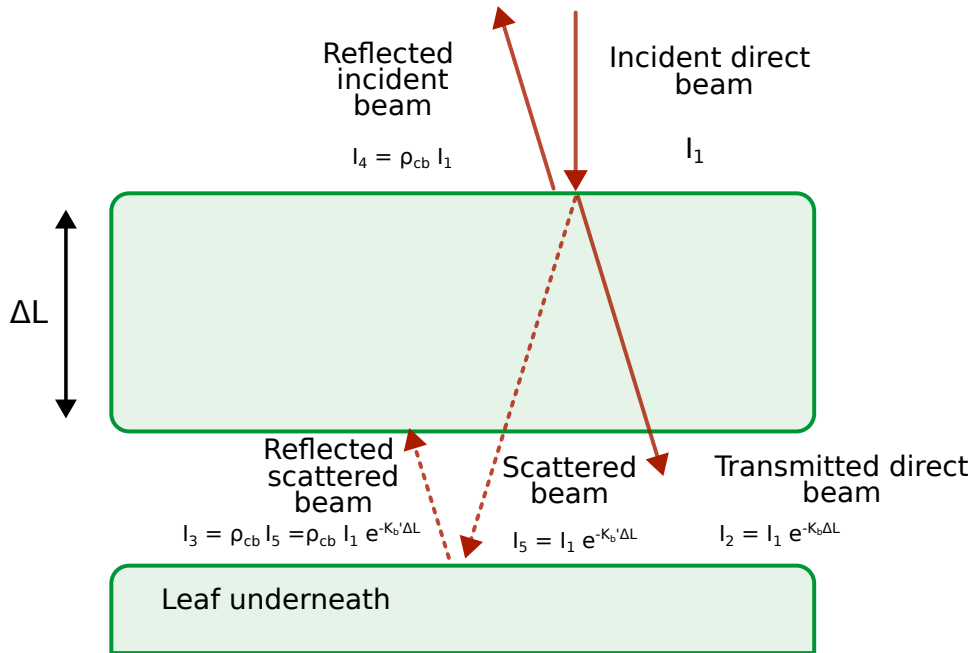


FIGURE 2.2 – Schéma des différents rayonnements à l'échelle d'une tranche de canopée d'épaisseur ΔL . D'après BONAN (2019).

le schéma, ρ_{cb} est l'albédo de la canopée pour le rayonnement direct corrigé par l'albédo du sol. Son calcul est détaillé plus bas. En développant l'équation 2.17 :

$$\begin{aligned} R &= I_1 + I_3 - I_2 - I_4 \\ &= I_1 + \rho_{cb}I_1e^{-K'_b\Delta L} - I_1e^{-K'_b\Delta L} - \rho_{cb}I_1 \\ &= (1 - \rho_{cb})I_1(1 - e^{-K'_b\Delta L}) \end{aligned} \quad (2.18)$$

Pour une tranche de canopée infiniment petite, l'absorption par unité de surface foliaire est donnée par

$$\frac{dR}{d\Delta L} = (1 - \rho_{cb})K'_bI_1e^{-K'_b\Delta L} \quad (2.19)$$

Un raisonnement similaire permet de déterminer l'énergie absorbée par la canopée pour le rayonnement diffus :

$$\frac{dR}{d\Delta L} = (1 - \rho_{cd})K'_dI_1e^{-K'_d\Delta L} \quad (2.20)$$

Avec ρ_{cd} l'albédo de la canopée pour un rayonnement diffus corrigé par l'albédo du sol.

L'équation 2.19 ne distingue pas les composantes absorbées issues de la lumière directe et de la lumière transmise. La lumière incidente directe qui arrive au bas de la tranche de canopée sans être diffusée est $I_5 = I_1\exp(-K_b\Delta L)$ (voir figure 2.2). Le rayonnement direct incident sans diffusion sur les feuilles de la canopée est donc $I_1 - I_5$ et l'énergie absorbée est

$$\begin{aligned} R &= (1 - \omega_l)(I_1 - I_5) \\ &= (1 - \omega_l)I_1(1 - e^{-K_b\Delta L}) \end{aligned} \quad (2.21)$$

Pour une tranche de canopée infiniment petite :

$$\frac{dR}{d\Delta L} = (1 - \omega_l)K_bI_1e^{-K_b\Delta L} \quad (2.22)$$

Avec ce qui précède (équation 2.20), le rayonnement diffus absorbé dans une canopée, R_{ld} , à une profondeur définie par l'indice cumulatif de surface foliaire x est donné par :

$$R_{ld}(x) = (1 - \rho_{cd})K'_dI_{sky,d}^\downarrow e^{-K'_d x} \quad (2.23)$$

Où $I_{sky,d}^\downarrow$ est l'énergie incidente de la lumière indirecte au sommet de la canopée.

De manière similaire, le rayonnement direct absorbé, R_{lb} , s'exprime par :

$$R_{lb}(x) = (1 - \rho_{cb})K'_bI_{sky,b}^\downarrow e^{-K'_b x} \quad (2.24)$$

$I_{sky,b}^\downarrow$ étant le rayonnement direct incident au sommet de la canopée.

Cette composante de rayonnement peut également se comprendre comme la somme du rayonnement direct non diffusé absorbée ($R_{lbb}(x)$) et du rayonnement direct diffusé absorbé ($R_{lbs}(x)$) tel que :

$$R_{lb}(x) = R_{lbb}(x) + R_{lbs}(x) \quad (2.25)$$

En réarrangeant l'équation 2.25, le rayonnement direct diffusé absorbé s'exprime par

$$R_{lbs}(x) = R_{lb}(x) - R_{lbb}(x) \quad (2.26)$$

Par ailleurs, d'après l'équation 2.22, $R_{lbb}(x)$ s'exprime par :

$$R_{lbb}(x) = (1 - \omega_l) K_b I_{sky,b}^\downarrow e^{-K_b x} \quad (2.27)$$

Dans la canopée, toutes les feuilles (éclairées directement ou ombragées) absorbent les composantes transmises des rayonnements (directs et diffus) et la composante directe du rayonnement diffus. Ainsi l'énergie absorbée à la profondeur x par la partie éclairée indirectement de la canopée, R_{sha} , s'exprime par :

$$R_{sha}(x) = R_{ld}(x) + R_{lbs}(x) \quad (2.28)$$

La partie éclairée directement absorbe en plus la composante directe du rayonnement direct incident, soit

$$R_{sun}(x) = R_{sha}(x) + (1 - \omega_l) K_b I_{sky,b}^\downarrow e^{-K_b x} \quad (2.29)$$

Les équations 2.28 et 2.29 doivent être intégrées sur toute l'épaisseur de la canopée en considérant les fraction relatives de la canopée éclairée directement ou pas pour obtenir le flux total absorbé par l'une ou l'autre des parties de la canopée. Ainsi la quantité d'énergie totale absorbée par la partie au soleil de la canopée, R_{sun} , est

$$R_{sun} = \int_0^L R_{sun}(x) f_{sun}(x) dx \quad (2.30)$$

Où $f_{sun}(x)$ est la fraction de la canopée éclairée directement par le soleil qui dépend du coefficient d'extinction directe de la canopée

$$f_{sun}(x) = e^{-K_b x} \quad (2.31)$$

Ainsi en combinant les équations 2.30 et 2.31 et en développant :

$$\begin{aligned}
 R_{sun} = & I_{sky,b}^{\downarrow}(1 - \omega_l)(1 - e^{-K_b L}) \\
 & + I_{sky,d}^{\downarrow}(1 - \rho_{cd}) \left(1 - e^{-(K'_d + K_b)L}\right) \frac{K'_d}{K'_d + K_b} \\
 & + I_{sky,b}^{\downarrow} \left((1 - \rho_{cb}) \left(1 - e^{-(K'_b + K_b)L}\right) \frac{K'_b}{K'_b + K_b} - \frac{1 - \omega_l}{2} (1 - e^{-2K_b L}) \right)
 \end{aligned} \tag{2.32}$$

Le premier terme représente l'absorption des radiations directes non diffusées, le second celle des radiations diffuses et le troisième l'absorption des radiations directes diffusées.

Par un raisonnement analogue, en posant $f_{sha} = 1 - f_{sun}$ la fraction de la canopée éclairée indirectement, les radiations absorbées par la partie à l'ombre de la canopée sont

$$\begin{aligned}
 R_{sha} = & \int_0^L R_{sha}(x) f_{sha}(x) dx \\
 = & \int_0^L R_{sha}(x) (1 - f_{sun}(x)) dx \\
 = & I_{sky,d}^{\downarrow}(1 - \rho_{cd}) \left(1 - e^{-K'_d L} - \left(1 - e^{-(K'_d + K_b)L}\right)\right) \frac{K'_d}{K'_d + K_b} \\
 & + I_{sky,b}^{\downarrow}(1 - \rho_{cb}) \left(1 - e^{-K'_b L} - \left(1 - e^{-(K'_b + K_b)L}\right)\right) \frac{K'_b}{K'_b + K_b} \\
 & - I_{sky,b}^{\downarrow}(1 - \omega_l) \left(1 - e^{-K_b L} - \frac{1 - e^{-2K_b L}}{2}\right)
 \end{aligned} \tag{2.33}$$

Le premier terme représente les radiations indirectes absorbées tandis que les deux termes suivants représentent les radiations directes absorbées (diffusées et non diffusées).

Dans ce qui précède, plusieurs paramètres clés sont encore à déterminer, à savoir les coefficients d'extinction directe et indirecte de la lumière (K_b et K_d) et les albédos de la canopée pour la lumière directe ou indirecte (ρ_{cb} et ρ_{cd}). K_b caractérise la portion de surface ombragée par rapport à la surface projetée effective de la canopée. Il dépend de la position du soleil par rapport à la canopée et de la distribution de l'angle des feuilles dans la canopée. Bien que conceptuellement simple, le calcul effectif de K_b peut devenir très complexe, même pour des géométries très simples (BONAN, 2019, chapitre 14). GOUDRIAAN (1986) propose une méthode simple pour calculer ce coefficient en établissant une relation semi-empirique liant K_b à l'angle du soleil par rapport au zénith (Z)

$$K_b = \frac{G(Z)}{\cos Z} \tag{2.34}$$

La fonction G est la fonction de Ross-Goudriaan. Elle caractérise la projection de la surface foliaire dans la direction des rayons lumineux incidents :

$$G(Z) = \phi_1 + \phi_2 \cos Z \tag{2.35}$$

Avec ϕ_1 et ϕ_2 des fonctions dépendantes de l'index de Ross, χ_l , qui caractérise l'écart de la distribution angulaire des feuilles de la canopée à une distribution sphérique (distribution obtenue en "collant" des feuilles sur une sphère)

$$\begin{cases} \phi_1 = 0.5 - 0.633\chi_l - 0.33\chi_l^2 \\ \phi_2 = 0.877(1 - 2\phi_1) \end{cases} \quad (2.36)$$

L'équation 2.35 n'est valide que pour $\chi_l \in [-0.4, 0.6]$. Les plantes érectophiles (orientation des feuilles principalement verticale) sont caractérisées par $\chi_l \in [-0.4, 0[$ et les plantes planophiles (orientation des feuilles principalement horizontale) par $\chi_l \in]0, 0.6]$. PISEK et al. (2013) ont montrés que l'hypothèse d'une distribution sphérique des feuilles pour les arbres des forêts tempérées est souvent fausse. Ils préconisent d'utiliser des valeurs issues de la littérature à défaut de relevés de terrain.

La difficulté dans le calcul du coefficient d'extinction de la lumière indirecte réside dans le fait qu'elle n'est pas unidirectionnelle. Son calcul est similaire à celui de K_b mais en considérant que toutes les zones du ciel contribuent à l'éclairement indirect de la canopée. Le coefficient de transmission, τ_l (-), est défini à partir de neuf zones du ciel ($Z_i = 5^\circ, \dots, 85^\circ$) (GOUDRIAAN, 1986)

$$\tau_l = 2 \sum_{j=1}^9 \exp \left(-\frac{G(Z_j)}{\cos Z_j} L \right) \sin Z_j \cos Z_j \Delta Z_i \quad (2.37)$$

Avec $\Delta Z_j = 0.1745$ radian. Le coefficient d'extinction est alors

$$K_d = -\frac{\ln \tau_l}{L} \quad (2.38)$$

Pour calculer ρ_{cb} et ρ_{cd} , GOUDRIAAN (1986) utilise l'albédo d'une canopée idéale infiniment épaisse composée de feuilles complètement horizontales :

$$\rho_h = \frac{1 - \sqrt{1 - \omega_l}}{1 + \sqrt{1 - \omega_l}} \quad (2.39)$$

Ce coefficient est ensuite corrigé pour différencier les radiations directes et indirectes. Ainsi l'albedo pour les radiations directes est

$$\rho_b = \frac{2K_b\rho_h}{K_b + K_d} \quad (2.40)$$

et pour les radiations indirectes

$$\rho_d = 2 \sum_{i=1}^9 \frac{2K_{b,i}\rho_h}{K_{b,i} + K_d} \sin Z_i \cos Z_i \Delta Z_i \quad (2.41)$$

Où $K_{b,i} = G(Z_i)/\cos Z_i$ est le coefficient d'extinction du rayonnement direct par rapport aux neuf découpages angulaires du ciel analogue au calcul de K_d .

Les albédos précédents sont corrigés pour tenir compte de l'albédo du sol, si bien que

$$\rho_{cb} = \rho_b + (\rho_{gb} - \rho_b) e^{-2K'_b L} \quad (2.42)$$

$$\rho_{cd} = \rho_d + (\rho_{gd} - \rho_d) e^{-2K'_d L} \quad (2.43)$$

Avec ρ_{gb} et ρ_{gd} les albédos du sol pour la lumière directe et indirecte respectivement.

Le développement précédent est valable pour les courtes longueurs d'onde (entre 400 nm et 3000nm). SoVegI distingue deux gammes de courtes longueurs d'onde, les radiations photosynthétiquement actives (*PAR*, *Photosynthetically Active Radiation*) comprises entre 400 nm et 700 nm et les proches infrarouges (*NIR*, *Near Infrared Radiation*) comprises entre 700 nm et 3000 nm. Chaque gamme de longueurs d'onde a des propriétés optiques différentes. Les équations 2.32 et 2.33 sont appliquées séparément sur les deux gammes de rayonnement pour obtenir l'énergie absorbée par la canopée pour les courtes longueurs d'onde ($R_{sun,PAR}$, $R_{sun,NIR}$, $R_{sha,PAR}$ et $R_{sha,NIR}$).

Les grandes longueurs d'onde (> 3000 nm) sont traitées de la même manière que les radiations indirectes en ajoutant un terme source issu de la réémission de rayonnements par la canopée due à sa température de surface.

Pour s'affranchir de la dépendance à la température de surface de la canopée dans le calcul de l'énergie absorbée, on utilise le concept d'énergie nette isothermale. L'énergie nette absorbée dans les grandes longueurs d'onde est la différence entre l'énergie totale incidente et l'énergie réfléchie plus réémise, calculée par la loi de *Stefan-Boltzmann*

$$R_{LW} = I_{LW}^{\uparrow} - I_{LW}^{\downarrow} - \epsilon_l \sigma T_l^4 \quad (2.44)$$

Où R_{LW} est l'énergie absorbée dans les grandes longueurs d'onde (W m^{-2}), I_{LW}^{\downarrow} est l'énergie grande longueur d'onde incidente (W m^{-2}), I_{LW}^{\uparrow} est l'énergie grande longueur d'onde réfléchie (W m^{-2}), ϵ_l est l'émissivité du feuillage de la canopée (-), σ est la constante de *Stefan-Boltzmann* ($5.67 \cdot 10^{-8} \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$) et T_l la température de surface de la canopée (K).

L'énergie nette isothermale est l'énergie absorbée par la canopée en considérant la température de surface de la canopée égale à celle de l'air :

$$R_{LW}^* = I_{LW}^{\uparrow} - I_{LW}^{\downarrow} - \epsilon_l \sigma T_a^4 \quad (2.45)$$

Avec R_{LW}^* l'énergie nette isothermale (W m^{-2}) et T_a la température de l'air (K). En combinant les équations 2.44 et 2.45

$$R_{LW}^* = R_{LW} + \epsilon_l \sigma (T_l^4 - T_a^4) \quad (2.46)$$

En considérant $T_l = T_a + \Delta T$ et en réalisant un développement limité, l'équation 2.46 devient :

$$R_{LW}^* \approx R_{LW} + 4\epsilon_l \sigma (T_a^3) \Delta T = R_{LW} + G_r \rho_a c_p (T_l - T_a) \quad (2.47)$$

En posant $G_r = 4\epsilon_l \sigma / \rho_a c_p T_a^3$ la conductance radiative (m s^{-1}), ρ_a la densité de l'air (1.293 kg m^{-3} à 20°C) et c_p la capacité thermique massique de l'air ($1005 \text{ J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$).

WANG et LEUNING (1998) calculent l'énergie isothermale absorbée par les grandes longueurs d'onde en utilisant les définitions de l'énergie grande longueur d'onde incidente et de l'énergie grande longueur d'onde réfléchie. Ces flux sont calculés de manière analogue aux radiations indirectes, mais sans terme de diffusion (K'_d) et en ajoutant un terme source due à la réémission d'énergie par la canopée.

Ainsi, en conditions isothermales, l'énergie grande longueur d'onde incidente est

$$\begin{aligned} \frac{I_{LW}^\downarrow(x)}{\sigma T_a^4} &= \epsilon_l - (\epsilon_l - \epsilon_a) e^{-K_d x} \\ &+ (1 - \epsilon_l) \left(1 - e^{-K_d x}\right) \left(\epsilon_l - (\epsilon_l - \epsilon_s) e^{-K_d(L-x)}\right) \end{aligned} \quad (2.48)$$

Avec ϵ_a l'émissivité de l'air et ϵ_s l'émissivité du sol. La première partie de l'équation 2.48 représente l'énergie grande longueur d'onde transmise à travers la canopée. La seconde partie représente l'énergie réémise par la canopée en conditions isothermes ($T_l = T_a$) et réfléchie vers le sol.

De même, l'énergie grande longueur d'onde réfléchie par le système totale s'exprime par

$$\begin{aligned} \frac{I_{LW}^\uparrow(x)}{\sigma T_a^4} &= \epsilon_l - (\epsilon_l - \epsilon_s) e^{-K_d(L-x)} \\ &+ \left(\epsilon_l - (\epsilon_l - \epsilon_a) e^{-K_d x}\right) \left((1 - \epsilon_l) \left(1 - e^{-K_d(L-x)}\right)\right) \\ &+ (1 - \epsilon_s) e^{-2K_d(L-x)} \\ &+ \epsilon_l(1 - \epsilon_s) e^{-K_d(L-x)} \left(1 - e^{-K_d(L-x)}\right) \end{aligned} \quad (2.49)$$

L'équation précédente fait l'hypothèse que la surface du sol est également à la température de l'air (T_a) de sorte que l'énergie réémise par le sol s'exprime par $I_s^\uparrow = \epsilon_s \sigma T_a^4$. Cette approximation évite de résoudre le problème du transfert de chaleur dans le sol.

Comme pour les radiations courtes longueurs d'onde, les radiations absorbées par les partie éclairées directement et indirectement sont distinguées. Pour la partie ensoleillée de la canopée, en conditions isothermales, l'énergie absorbée dans les grandes longueurs d'onde, $R_{LW,sun}^*$ (W m^{-2}), est

$$\begin{aligned} R_{LW,sun}^* &= \int_0^L f_{sun} \left(I_{LW}^\uparrow(x) - I_{LW}^\downarrow(x) \right) dx \\ &= -K_d \sigma T_a^4 \left(\epsilon_l(1 - \epsilon_a) \frac{1 - e^{-(K_b+K_d)L}}{K_b + k_d} \right) \\ &\quad - K_d \sigma T_a^4 \left((1 - \epsilon_s) (\epsilon_l - \epsilon_a) \frac{1 - e^{-2K_d L}}{K_d} \frac{1 - e^{-(K_b-K_d)L}}{K_b - K_d} \right) \end{aligned} \quad (2.50)$$

De même, pour la partie éclairée indirectement, l'énergie absorbée dans les grandes longueurs d'onde en conditions isothermales, $R_{LW,sha}^*$ (W m^{-2}), se définit par

$$\begin{aligned}
R_{LW,sha}^* &= \int_0^L f_{sha} \left(I_{LW}^\uparrow(x) - I_{LW}^\downarrow(x) \right) dx \\
&= -K_d \sigma T_a^4 \left(\epsilon_l (1 - \epsilon_a) \frac{1 - e^{-(K_d)L}}{K_d} \right) \\
&\quad + K_d \sigma T_a^4 \left((1 - \epsilon_s) (\epsilon_l - \epsilon_a) e^{-K_d L} \frac{1 - e^{-(K_d)L}}{K_d} \right) - R_{LW,sun}^*
\end{aligned} \tag{2.51}$$

L'émissivité du sol est constante, celle du ciel est calculée d'après SWINBANK (1963) :

$$\epsilon_a = 9.35 \cdot 10^{-6} T_a^2 \tag{2.52}$$

L'énergie totale absorbée par la canopée est la contribution de chaque longueur d'onde. Ainsi pour la partie éclairée directement de la canopée

$$R_{net,sun} = R_{sun,PAR} + R_{sun,NIR} + R_{LW,sun}^* - G_r \rho_a c_p (\Delta T_{sun}) \tag{2.53}$$

Et pour la partie éclairée indirectement

$$R_{net,sha} = R_{sha,PAR} + R_{sha,NIR} + R_{LW,sha}^* - G_r \rho_a c_p (\Delta T_{sha}) \tag{2.54}$$

Où $R_{net,sun}$ et $R_{net,sha}$ sont l'énergie totale absorbée, toutes longueurs d'onde confondues, pour les parties éclairées directement et indirectement de la canopée respectivement et ΔT_{sun} et ΔT_{sha} sont respectivement les différences de température entre la surface de la grande feuille éclairée directement et indirectement et l'atmosphère.

2.2.3 Modèle de canopée

Le modèle couplé de conductance stomatique, photosynthèse et bilan énergétique est adapté du modèle présenté dans WANG et LEUNING (1998) (figure 2.3). Il permet de calculer les flux de chaleurs latente et sensible de la canopée, l'assimilation photosynthétique ou le potentiel hydrique foliaire.

Bilans d'énergie et de matière

La canopée est divisée en deux grandes feuilles, l'une éclairée directement et l'autre indirectement. Ne pas séparer ces deux parties distinctes conduit à sous-estimer l'assimilation en carbone et la transpiration (LUO et al., 2018). L'indice $i = 1$ est utilisé pour la grande feuille éclairée directement et l'indice $i = 2$ est utilisé pour la grande feuille éclairée indirectement.

La transpiration est calculée par analogie avec la loi de Fick. Elle est le produit d'une conductivité par une différence de concentration en vapeur d'eau entre une surface de référence et un point de référence telle que

$$E = G_w \Delta c_w \tag{2.55}$$

Avec E la transpiration ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Δc_w la différence de concentration en vapeur d'eau entre une surface à la température T_s et un point de référence à la température T_a (kg m^{-3}) et G_w la conductivité de la vapeur d'eau entre ces deux points (m s^{-1}). Il est plus naturel d'exprimer la concentration d'un gaz en fonction de sa pression partielle. Ainsi, en utilisant la loi de Dalton

$$E_{t,i} = G_{w,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} (e_{sat}(T_{l,i}) - e_a) \quad (2.58)$$

Où $G_{w,i}$ est la conductance totale pour la vapeur d'eau entre l'intérieur du stomate (point **A**) et le point de référence dans l'atmosphère (point **D**) exprimée en m s^{-1} , e_{sat} est la pression partielle de l'eau à saturation (pression de vapeur saturante) lorsque l'air est à la température $T_{l,i}$ (Pa) et e_a est la pression partielle de la vapeur d'eau au point **D**, exprimé en Pa. L'équation 2.58 fait l'hypothèse que (i) l'air de la cavité stomatique est proche de la saturation en vapeur d'eau et (ii) que la température de l'air dans la cavité stomatique est identique à celle de la surface de la canopée.

La pression de vapeur saturante à la température T est calculée à partir de la formule d'August-Roche-Magnus telle que décrite dans ALLEN et al. (1998)

$$e_{sat}(T) = 610.8 \cdot \exp\left(\frac{17.27T}{T + 237.03}\right) \quad (2.59)$$

Où T est donnée en $^{\circ}\text{C}$ et e_{sat} est donnée en Pa.

e_a est déterminée à partir de l'humidité relative de l'air, RH

$$e_a = e_{sat}(T_a) \cdot \text{RH} \quad (2.60)$$

Avec $\text{RH} \in [0, 1]$.

Pour éviter la dépendance de e_{sat} à la température de surface, $T_{l,i}$, une solution consiste à linéariser ce terme à partir de la température de l'air, T_a , ce qui revient à faire un développement limité :

$$E_{t,i} = G_{w,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} (e_{sat}(T_a) + s(T_a) \Delta T_i - e_a) \quad (2.61)$$

Où ΔT_i est la différence de température entre la surface de la feuille et l'atmosphère ($T_{l,i} - T_a$) et s est la pente de la fonction de pression de vapeur saturante en fonction de la température (Pa K^{-1}), ou encore la dérivée de l'équation 2.61. Elle est calculée d'après ALLEN et al. (1998)

$$s(T) = 4.0980 \cdot \frac{e_{sat}(T)}{(T + 237.03)^2} \quad (2.62)$$

En posant $D_a = e_{sat}(T_a) - e_a$, l'équation 2.61 devient

$$E_{t,i} = G_{w,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} (D_a + s(T_a) \Delta T_i) \quad (2.63)$$

D_a est appelé déficit de pression de vapeur saturante de l'air, également noté VPD (*Vapor Pressure Deficit*).

$E_{t,i}$ peut également être calculé entre les points **A** et **B** de la figure 2.3b :

$$E_{t,i} = G_{s,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} (e_{sat}(T_{l,i}) - e_{l,i}) \quad (2.64)$$

Où $G_{s,i}$ est la conductance pour la vapeur d'eau entre les points **A** et **B** et $e_{l,i}$ est la pression de vapeur saturante à la surface de la feuille. En posant $D_{s,i} = e_{sat}(T_{l,i}) - e_{l,i}$, l'équation précédente devient

$$E_{t,i} = G_{s,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} D_{s,i} \quad (2.65)$$

$D_{s,i}$ est le déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la grande feuille i . Dans les faits, cette grandeur n'est pas mesurable. Elle reflète simplement les conditions de pression à la température fictive de la surface de la canopée.

Ainsi d'après ce qui précède, $E_{t,i}$ s'exprime de deux manières différentes, soit

$$E_{t,i} = G_{w,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} (D_a + s(T_a) \Delta T_{l,i}) = G_{s,i} \frac{\rho_a M_w}{M_a P} D_{s,i} \quad (2.66)$$

Par ailleurs, le flux de chaleur sensible est proportionnel à la différence de température entre la surface de la canopée et l'atmosphère (JONES, 1985)

$$H_i = c_p \rho_a G_{h,i} \Delta T_i \quad (2.67)$$

Où H_i est le flux de chaleur sensible (W m^{-2}) et $G_{h,i}$ est la conductance thermique totale (m s^{-1}). ρ_a et c_p sont respectivement la densité de l'air et la capacité thermique massique de l'air définies à la section 2.2.2.

Le bilan énergétique total de la canopée s'exprime alors

$$R_{net,i}^* - c_p \rho_a G_{r,i} \Delta T_i = \lambda E_{t,i} + \lambda E_{w,i} + H_i \quad (2.68)$$

Où $R_{net,i}^*$ est l'énergie isothermale absorbée par la grande feuille i (W m^{-2}), $G_{r,i}$ est la conductance radiative (m s^{-1}), λ est la chaleur latente de vaporisation (J kg^{-1}) et $E_{w,i}$ est le flux d'évaporation de la partie humide de la canopée ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$). $G_{r,i}$ est la conductance radiative présentée à l'équation 2.47 et mise à l'échelle de la canopée (voir section 2.2.3).

Les transferts de masse (eau et carbone) sont décrits par analogie avec un réseau électrique de résistances en série ou en parallèle. Ainsi les flux de matière sont les produits d'une conductance par une différence de concentration. Dans cette analogie, il est important de noter que conductances et résistances sont liées par une relation simple (les conductances sont l'inverse des résistances).

Pour les flux d'eau et de carbone dans la canopée :

$$A_{n,i} = G_{s,i} b_{sc} (C_{s,i} - C_i) \quad (2.69)$$

$$G_{s,i} b_{sc} (C_{s,i} - C_i) = G_{c,i} (C_a - C_i) \quad (2.70)$$

$$G_{s,i}D_{s,i} = G_{w,i}(D_a + s\Delta T_i) \quad (2.71)$$

Où $A_{n,i}$ est l'assimilation photosynthétique nette ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $G_{s,i}$ est la conductance stomatique ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $C_{s,i}$ est la concentration en CO_2 à la surface de la grande feuille i (mol mol^{-1}), C_i est sa concentration interne en CO_2 (mol mol^{-1}), b_{sc} est le rapport des diffusivités du CO_2 et de H_2O à travers les pores des stomates ($=0.64$), $G_{c,i}$ est la conductance totale en carbone de la grande feuille i ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et C_a est la concentration en CO_2 dans la partie turbulente de l'air (mol mol^{-1}).

L'équation 2.69 décrit le bilan de carbone dans les stomates (tout le CO_2 absorbé est utilisé pour la photosynthèse), l'équation 2.70 décrit la continuité du flux de carbone à la surface de la grande feuille et l'équation 2.71 décrit la continuité du flux d'eau à la surface de la grande feuille.

Conductances

Le calcul des échanges de masse nécessite de déterminer des résistances au transfert de masse entre l'intérieur de la grande feuille, sa surface et la hauteur de référence située au dessus de la canopée (figure 2.3). Trois résistances caractérisent ces transferts :

- la conductance stomatique : conductance entre l'intérieur du stomate et la surface de la feuille. Elle est contrôlée par l'ouverture des cellules gardes et dépend de la biologie de la plante (voir chapitre précédent)
- la conductance de la couche limite : conductance entre la surface de la feuille et le haut de la couche limite formée par l'écoulement de l'air au dessus de la feuille. Dans cette couche, l'écoulement est laminaire.
- la conductance aérodynamique : conductance entre la haut de la couche limite et la hauteur de référence de la canopée. L'écoulement dans cette zone est turbulent et bien mixé.

Des résistances différentes au transfert de carbone et d'eau doivent être adoptées car les molécules d'eau et de carbone interagissent différemment avec leur milieu dans la cavité stomatique et dans la couche limite (LEUNING, 1990). Dans cette analogie les résistances totales entre l'intérieur de la feuille et la hauteur de référence sont calculées comme la résistance équivalente aux trois résistances décrites précédemment mises en série. Ainsi, par analogie avec le calcul de résistance dans les circuits électriques, pour la résistance totale au passage de l'eau ($R_{w,i}$)

$$R_{w,i} = R_{s,i} + R_{b,i} + R_{a,i} \quad (2.72)$$

Où $R_{s,i}$, $R_{b,i}$ et $R_{a,i}$ sont les résistances stomatique, de la couche limite et aérodynamique pour la grande feuille i respectivement. Il est plus commode d'exprimer les flux en utilisant les conductances, d'où la conductance équivalente :

$$\frac{1}{G_{w,i}} = \frac{1}{G_{s,i}} + \frac{1}{G_{b,i}} + \frac{1}{G_{a,i}} \quad (2.73)$$

Où $G_{s,i}$, $G_{b,i}$ et $G_{a,i}$ sont les conductances stomatique de la couche limite et aérodynamique pour la grande feuille i respectivement.

Un raisonnement analogue permet de calculer les conductances totales de transfert du carbone et de la chaleur :

$$\frac{1}{G_{c,i}} = \frac{1}{b_{sc}G_{s,i}} + \frac{1}{b_{bc}G_{b,i}} + \frac{1}{G_{a,i}} \quad (2.74)$$

$$\frac{1}{G_{h,i}} = \frac{1}{n \cdot b_{bh}G_{b,i}} + \frac{1}{G_{a,i}} \quad (2.75)$$

Avec b_{bc} le rapport des diffusivités du CO_2 et de H_2O à travers la couche limite ($=0.73$), b_{bh} le rapport des diffusivités de la chaleur et de H_2O à travers la couche limite ($=0.93$) et n est un coefficient caractérisant la distribution des stomates. $n = 1$ pour les feuilles dont les stomates ne sont présentes que sur une face (*hypostomateous leaves*) et $n = 2$ pour les feuilles dont les stomates sont présentes sur les deux faces (*amphistomateous leaves*). Les espèces pour lesquelles les stomates sont présentes des deux côtés sont rares, surtout en Europe (JONES, 1985).

L'eau, le carbone et la chaleur sont identiquement transportés en dehors de la couche limite (même valeur de $G_{a,i}$). Par ailleurs, il n'y a pas de flux de chaleur sensible dans le stomate, d'où l'origine de $G_{h,i}$ à la surface de la feuilles et non dans la stomate.

La conductance aérodynamique est calculée en suivant ALLEN et al. (1998) à partir de la résistance aérodynamique :

$$r_a = \frac{\ln\left(\frac{z_m-d}{z_{om}}\right) \ln\left(\frac{z_h-d}{z_{oh}}\right)}{\kappa^2 u} \quad (2.76)$$

Où r_a est la résistance aérodynamique (s m^{-1}), z_m la hauteur de mesure du vent (m), z_h la hauteur de mesure de l'humidité relative (m), d la hauteur du plan de vitesse nulle (m), z_{om} le coefficient de rugosité pour les transferts de moments (m), z_{oh} le coefficient de rugosité pour les transferts de vapeur et de chaleur (m), κ la constante de Von Karman ($=0.41$) et u la vitesse du vent (m s^{-1}). Les paramètres de l'équation 2.76 sont déterminés à partir de la hauteur de mesure, h (m), telle que définit par ALLEN et al. (1998)

$$d = \frac{2}{3}h \quad (2.77)$$

$$z_{om} = 0.123h \quad (2.78)$$

$$z_{oh} = 0.1z_{om} \quad (2.79)$$

La conductance de la couche limite est calculée d'après BONAN (2019) en utilisant les nombres de Reynolds, de Prandtl, de Schmidt et de Grashof qui sont quatre nombres adimensionnels caractérisant l'écoulement dans la couche limite :

$$R_e = \frac{ud_l}{\nu} \quad (2.80)$$

$$P_r = \frac{\nu}{D_h} \quad (2.81)$$

$$S_c = \frac{\nu}{D_w} \quad (2.82)$$

$$G_r = gd_l^3 \frac{T_{l,i} - T_a}{T_a \nu^2} \quad (2.83)$$

Avec d_l une dimension caractéristique des feuilles (m), ν la viscosité cinématique de l'air ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), D_h le coefficient de diffusivité de la chaleur dans l'air ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) dans l'air, D_w le coefficient de diffusivité de la vapeur d'eau dans l'air ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), g l'accélération de la pesanteur ($=9.81 \text{ m s}^{-2}$), $T_{l,i}$ la température de surface de la feuille i (K) et T_a la température de l'air (K). La conductance de la couche limite se décompose en deux composantes, l'une due à la convection forcée (mouvement du fluide) et l'autre à la convection libre (différence de température). La composante de convection forcée est la conductance maximale entre les conductances en régime laminaire et turbulent, telle que

$$S_{h,forced} = \max(S_{lam}, S_{turb}) \quad (2.84)$$

Avec

$$S_{lam} = b_1 0.66 S_c^{0.33} R_e^{0.5} \quad (2.85)$$

Et

$$S_{turb} = b_1 0.036 S_c^{0.33} R_e^{0.8} \quad (2.86)$$

Où $b_1 = 1.5$ est une constante.

Pour la convection libre

$$S_{h,free} = 0.54 S_c^{0.25} G_r^{0.25} \quad (2.87)$$

Finalement

$$S_h = S_{h,forced} + S_{h,free} \quad (2.88)$$

Et la conductance (m s^{-1}) se calcule par :

$$G_{b,i} = D_w \frac{S_h}{d_l} \quad (2.89)$$

La conductance stomatique est représentée par un modèle semi-empirique dont la forme générale est donnée par :

$$G_{s,i} = G_{0,i} + g_1 \frac{A_{n,i}}{C_{s,i}} f_{vpd} f_{hyd} \quad (2.90)$$

Où $G_{0,i}$ est la conductance stomatique résiduelle ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_1 un paramètre empirique de la conductance stomatique représentant la pente de la relation $G_{s,i}$ - $A_{n,i}$ (-), f_{vpd} une fonction du VPD et f_{hyd} une fonction de l'hydraulique de la plante. Le lecteur est renvoyé au chapitre précédent pour une discussion sur la dépendance de la conductance stomatique aux facteurs environnementaux.

Les modèles de type semi-empirique ont été établis dans les années 80 à partir de mesures expérimentales (BALL et al., 1987 ; LEUNING, 1995 ; DAMOUR et al., 2010). Une autre approche de modélisation calcule la conductance stomatique de manière à optimiser les pertes en eau en fonction des gains de carbone lors de la photosynthèse (*optimality theory*) (COWAN, 1982 ; SCHYMANSKI et al., 2008 ; MEDLYN et al., 2011). Cette méthode a l'avantage de n'avoir qu'un paramètre non physique à calibrer, contre au moins deux pour les modèles semi-empiriques. Cependant, il semble que les paramétrisations simples de ce type de modèle ne fonctionnent pas toujours en cas de sécheresse (DAMOUR et al., 2010). Les paramétrisations plus complexes introduisent un nombre de paramètres non physiques équivalents aux approches semi-empiriques (WANG et al., 2020).

L'équation 2.90 est déclinée en plusieurs versions en fonction de sa paramétrisation. WANG et LEUNING (1998) améliorent une forme proposée par LEUNING (1990) dans laquelle la conductance stomatique est contrôlée par une réponse au VPD en y ajoutant une sensibilité à la teneur en eau dans le sol :

$$G_{s,i} = G_{0,i} + g_1 \frac{A_{n,i}}{C_{s,i}} \frac{1}{1 + \frac{D_{s,i}}{D_0}} f_{leu}(\text{REW}) \quad (2.91)$$

Où D_0 est un paramètre empirique (Pa), REW est la réserve en eau relative (-) et f_{leu} est définie par

$$f_{leu}(\text{REW}) = \begin{cases} 1, & \text{si REW} > 0.4 \\ 2.5 \cdot \text{REW}, & \text{sinon} \end{cases} \quad (2.92)$$

Le calcul de la réserve utile en eau du sol est présenté dans la partie 2.2.4, équation 2.131.

$D_{s,i}$ varie temporellement plus rapidement que REW. Ainsi la dépendance de $G_{s,i}$ à $D_{s,i}$ dans l'équation 2.91 caractérise la réponse journalière de la conductance stomatique tandis que la dépendance à la teneur en eau caractérise les effets des limitations en eau du sol sur la physiologie de la plante.

TUZET et al. (2003) remplacent la réponse de la stomate au VPD et à la teneur en eau dans le sol par une réponse au potentiel hydrique foliaire, $\psi_{l,i}$, en faisant l'hypothèse que $\psi_{l,i}$ synthétise les informations contenues dans $D_{s,i}$ et REW. Ainsi, la conductance stomatique s'exprime par

$$G_{s,i} = G_{0,i} + g_1 \frac{A_{n,i}}{C_{s,i}} f_{tuz}(\psi_{l,i}) \quad (2.93)$$

Où $\psi_{l,i}$ est le potentiel hydrique foliaire (Pa) et f_{tuz}

$$f_{tuz}(\psi_{l,i}) = \frac{1 + \exp(-s_{50,s}\psi_{50,s})}{1 + \exp(s_{50,s}(\psi_{l,i} - \psi_{50,s}))} \quad (2.94)$$

Avec $s_{50,s}$ (Pa⁻¹) et $\psi_{50,s}$ (Pa) des paramètres de forme. $\psi_{50,s}$ représente le potentiel hydraulique foliaire pour lequel la perte de conductance stomatique est de 50%, tandis que $s_{50,s}$ est proportionnelle à la pente de la fonction de conductance stomatique en $\psi_{50,s}$. Ces deux paramètres permettent d'adapter la stratégie d'utilisation de l'eau par la plante, telle que l'isohydrie/anisohydrie. Ils sont de plus en plus mesurés et disponibles dans la littérature (CHOAT et al., 2012; MARTIN-STPAUL et al., 2017; KATTGE et al., 2020).

La conductance stomatique est comprise entre 0.1 et 1000 mmol m⁻² s⁻¹ en fonction de l'espèce considérée et des conditions microclimatiques (JONES, 1985). Les conductances de la couche limite et aérodynamiques sont généralement plus importantes, comprises entre 1 et 10 mol m⁻² s⁻¹. Ainsi, les conductances totales au transfert d'eau ou de carbone telles que définies dans les équations 2.73 et 2.74 sont généralement limitées par la conductance stomatique. Cependant, il a été observé qu'en conditions favorables (milieu de la journée en été, sans limitation en eau), la conductance totale au transfert d'eau n'est plus limitée par la conductance stomatique. Dans ce cas, la plante ferme partiellement ses stomates pour éviter une déperdition en eau trop importante (JONES, 1985). Ce phénomène (*midday stomatal closure*) est expliqué par une stratégie d'optimisation des ressources de la plante, en maximisant les gains de carbone tout en limitant les pertes en eau (COWAN & FARQUHAR, 1977; JONES, 1985).

Assimilation de carbone / photosynthèse

Les équations 2.90, 2.93 et 2.91 font apparaître la dépendance de la conductance stomatique à l'assimilation photosynthétique nette en carbone ($A_{n,i}$). Elle est calculée en utilisant un modèle biochimique d'assimilation en CO₂ pour les espèces en C₃ (FARQUHAR et al., 1980) :

$$A_{n,i} = \alpha \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + \beta} - R_{d,i} \quad (2.95)$$

Où Γ^* est le point de compensation en CO₂ (mol mol⁻¹) et $R_{d,i}$ est la respiration de la canopée (mol m⁻² s⁻¹). Les coefficients α et β dépendent du mode de limitation de la photosynthèse (par la lumière ou la vitesse de carboxylation de la Rubisco, voir chapitre précédent). Lorsque la photosynthèse est limitée par la vitesse de régénération de la Rubisco :

$$\begin{aligned} \alpha &= V_{cmax,i} \\ \beta &= K_c \left(1 + \frac{C_o}{K_o} \right) \end{aligned} \quad (2.96)$$

Avec $V_{cmax,i}$ le taux de carboxylation maximal (mol m⁻² s⁻¹), C_o la concentration en oxygène de l'atmosphère (≈ 0.21 mol mol⁻¹) et K_c , K_o des constantes de Michaelis-Mentens pour le carbone et l'oxygène respectivement (mol mol⁻¹).

Lorsque la lumière limite la photosynthèse :

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{J_i}{4} \\ \beta &= 2\Gamma^* \end{aligned} \quad (2.97)$$

Où J_i est la vitesse de transport des électrons dans l'appareil photosynthétique ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Elle est dépend de la quantité de lumière photosynthétiquement active absorbée par la canopée :

$$\Theta_j (J_i)^2 - (I_{PSII,i} + J_{max,i})J_i + I_{PSII,i}J_{max,i} = 0 \quad (2.98)$$

Avec $J_{max,i}$ la vitesse de transport maximale des électrons ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $I_{PSII,i}$ l'énergie utilisée pour le transport des électrons par le photosystème II ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et Θ_j un paramètre de forme (-) (VON CAEMMERER, 2000; BERNACCHI et al., 2003, 2013; VON CAEMMERER, 2013). La quantité de lumière utilisée par le photosystème II est liée à la quantité de lumière photosynthétiquement active absorbée par la canopée

$$I_{PSII,i} = \frac{1-f}{2} \alpha_l R_{i,PAR} \quad (2.99)$$

Où α_l est l'absorbance de la canopée (-), f un facteur de correction de la qualité spectrale ($=0.15$) et $R_{i,PAR}$ l'énergie absorbée par la grande feuille i dans la bande de la lumière photosynthétiquement active (équations 2.32 et 2.33), exprimée en ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). J_i est la plus petite des solutions de l'équation quadratique présentée en 2.98, soit

$$J_i = \frac{(I_{PSII,i} + J_{max,i}) - \sqrt{(I_{PSII,i} + J_{max,i})^2 - 4\Theta_j I_{PSII,i} J_{max,i}}}{2\Theta_j} \quad (2.100)$$

Il est à noter que $R_{i,PAR}$ dans l'équation 2.99 s'exprime en ($\text{mol (quanta)} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) alors que $R_{i,PAR}$ des équations 2.32 et 2.33 s'exprime en (W m^{-2}). SoVegI utilise la conversion proposée par LANGHANS et TIBBITTS (1997)

$$R_{i,PAR} [\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] = 4.57 \cdot 10^{-6} R_{i,PAR} [\text{W m}^{-2}] \quad (2.101)$$

L'assimilation nette photosynthétique est limitée par la lumière ou le renouvellement des enzymes permettant la photosynthèse (voir chapitre précédent). La transition entre les deux limitations n'est pas instantanée et des co-limitations peuvent apparaître. COLLATZ et al. (1991) proposent une équation quadratique qui prend en compte ces co-limitations :

$$\Theta_a A_{n,i}^2 - (A_{c,i} + A_{e,i})A_{n,i} + A_{c,i}A_{e,i} = 0 \quad (2.102)$$

Soit

$$A_{n,i} = \frac{(A_{c,i} + A_{e,i}) - ((A_{c,i} + A_{e,i})^2 - 4\Theta_a A_{c,i}A_{e,i})^{1/2}}{2\Theta_a} \quad (2.103)$$

avec Θ_a un paramètre de forme qui contrôle la transition d'une limitation à une autre ($=0.98$) et $A_{c,i}$ et $A_{e,i}$ l'assimilation nette photosynthétique telle que calculée en 2.95 mais avec les paramètres de 2.96 et 2.97 respectivement.

Dans les équations précédentes, $V_{cmax,i}$, $J_{cmax,i}$, Γ^* , K_o et K_c sont dépendants de la température de surface de la canopée (voir chapitre précédent). $V_{cmax,i}$ et $J_{cmax,i}$ sont corrigés en température en appliquant une loi d'Arrhenius (LEUNING, 2002)

$$V_{cmax,i} = V_{cmax,25} \cdot f(T_{l,i}) \quad (2.104)$$

$$J_{cmax,i} = J_{cmax,25} \cdot f(T_{l,i}) \quad (2.105)$$

avec

$$f(T_{l,i}) = \frac{1 + \exp[(S_v \cdot T_{ref} - H_d)/(R_g \cdot T_{ref})]}{1 + \exp[(S_v \cdot T_{l,i} - H_d)/(R_g \cdot T_{l,i})]} \cdot \exp(H_a/(R_g \cdot T_{ref})(1 - T_{ref}/T_{l,i})) \quad (2.106)$$

où T_{ref} est la température de référence à laquelle est pris V_{cmax} ou J_{cmax} , généralement 25°C (K), H_a est l'énergie d'activation (J mol⁻¹), H_d l'énergie de désactivation (J mol⁻¹), S_v est l'entropie (J K⁻¹ mol⁻¹) et R_g est la constante des gaz parfaits (=8.314 J K⁻¹ mol⁻¹). H_a , H_d et S_v diffèrent selon leur utilisation pour le calcul de J_{cmax} ou de V_{cmax} (voir tableau 2.2).

Suivant LEUNING (1990), une loi d'Arrhénius est utilisée pour K_c et K_o , tandis qu'une fonction empirique est utilisée pour Γ^* , telles que :

$$\Gamma^* = \Gamma_{25}^* \left(1 + H_a(T_{l,i} - T_{ref}) + H_d(T_{l,i} - T_{ref})^2\right) \quad (2.107)$$

$$K_c = K_{c,25} \cdot \exp\left(\frac{H_a}{RT_{ref}} \left(1 - \frac{T_{ref}}{T_{l,i}}\right)\right) \quad (2.108)$$

$$K_o = K_{o,25} \cdot \exp\left(\frac{H_a}{RT_{ref}} \left(1 - \frac{T_{ref}}{T_{l,i}}\right)\right) \quad (2.109)$$

$V_{cmax,i}$ et $J_{cmax,i}$ atteignent un maximum (courbe en cloche) tandis que les autres paramètres sont activés par la température et croissent avec elle.

La respiration autotrophe des feuilles ($R_{d,i}$) fait intervenir le cycle du carbone et de l'azote. Ici, ce terme est simplifié comme suggéré par LAWRENCE (2020)

$$R_{d,i} = 0.015V_{cmax,i} \quad (2.110)$$

TABLE 2.2 – Tableau des différents paramètres caractérisant la dépendance des paramètres de la photosynthèse à la température.

Variable	H_a (J mol ⁻¹)	H_d (J mol ⁻¹)	S_v (J K ⁻¹ mol ⁻¹)	Source
V_{cmax}	73647.0	149252.0	486.0	(LEUNING, 2002)
J_{cmax}	50300.0	152044.0	495.0	(LEUNING, 2002)
Γ^*	0.0509	0.001	-	(LEUNING, 1990)
K_o	59430.0	-	-	(LEUNING, 1990)
K_c	36000.0	-	-	(LEUNING, 1990)

De même, la vitesse de transport maximale des électrons à 25 °C est déterminée de manière simplifiée à partir de V_{cmax} tel que :

$$J_{max,25} = r_{J,V} V_{cmax,25} \quad (2.111)$$

Avec $r_{J,V}$ le ratio entre les paramètres $J_{max,25}$ et $V_{cmax,25}$.

$V_{cmax,25}$ est un paramètre clé de la photosynthèse. Sa valeur varie largement en fonction de l'espèce ou de l'environnement considéré. WULLSCHLEGER (1993) reporte des valeurs comprises entre 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Ce paramètre peut être déterminé de différentes façons, soit à partir de relations empiriques ou expérimentales avec l'azote des feuilles, soit à partir de calibration pour obtenir des résultats en accord avec les autres données de flux observés (ROGERS, 2014). En fonction de la méthode choisie, des différences significatives peuvent être observées dans la valeur retenue du paramètre et dans l'assimilation photosynthétique calculée (ROGERS, 2014; ROGERS et al., 2017). Une vigilance particulière doit être apportée au choix de la méthode utilisée dans la détermination de ce paramètre.

Hydraulique de la canopée

Les flux d'eau à travers les grandes feuilles ensoleillées ou ombragées sont décrits par un modèle de bilan hydrique en régime permanent (le stockage d'eau dans le symplasme de la feuille est négligé) :

$$\rho_w \frac{A_x}{A_s} k_{leaf} (\psi_{top} - \psi_{l,i}) L_i = E_{t,i} \quad (2.112)$$

Où ρ_w est la densité de l'eau liquide ($\approx 1000 \text{ kg m}^{-3}$), k_{leaf} est la conductance hydraulique de la feuille (s^{-1}), L_i est l'indice de surface foliaire ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$), ψ_{top} est le potentiel hydrique de l'eau au sommet du tronc (m) et A_x/A_s représente le rapport des sections de passage de l'eau entre le xylème du tronc et le sol. Cette représentation relie directement la tension du xylème avec le potentiel hydrique de la feuille et assure la continuité de la plante au sein du continuum et ses interactions avec le sol et l'atmosphère. Le rapport des sections de passage A_x/A_s assure la continuité de la masse entre la transpiration exprimée par rapport au sol et par rapport à la surface foliaire totale de la canopée.

Modèle couplé de la canopée

D'après ce qui précède, pour chacune des grandes feuilles, le modèle couplé de la canopée se résume à sept inconnues (ΔT_i , $D_{s,i}$, $G_{s,i}$, $A_{n,i}$, C_i , $C_{s,i}$ et $\psi_{l,i}$) apparaissant dans sept équations couplées (2.68, 2.69, 2.70, 2.71, 2.90, 2.95 et 2.112).

Le système d'équations résultant est fortement non linéaire, il n'existe pas de solution analytique. La résolution numérique du problème est explicitée dans la section 2.3.1.

Mise à l'échelle de la canopée

Les paramètres des deux grandes feuilles sont mises à l'échelle de la canopée en intégrant les paramètres pris à l'échelle de la feuille individuelle, notés $f(0)$ (WANG & LEUNING, 1998). En supposant une distribution exponentielle de l'azote dans les feuilles de la canopée, on obtient pour la partie directement éclairée par le soleil :

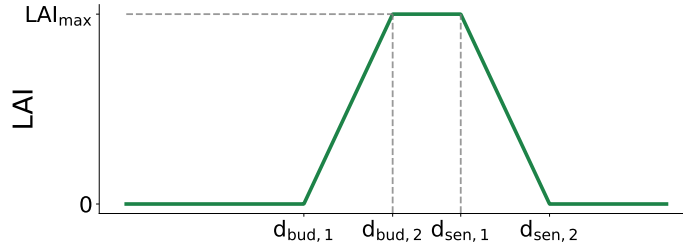


FIGURE 2.4 – Schéma de l'évolution annuelle du LAI dans SoVegI.

$$\begin{aligned}
F_{sun} &= \int_0^L f(0) \exp(-k_n x) \exp(-K_b x) dx \\
&= f(0) \frac{1 - \exp(-(K_b + k_n)L)}{K_b + k_n}
\end{aligned} \tag{2.113}$$

Pour la partie éclairée indirectement

$$\begin{aligned}
F_{sha} &= \int_0^L f(0) \exp(-k_n x) (1 - \exp(-K_b x)) dx \\
&= f(0) \left(\frac{1 - \exp(-k_n \cdot L)}{k_n} - \frac{1 - \exp(-(K_b + k_n)L)}{K_b + k_n} \right)
\end{aligned} \tag{2.114}$$

Avec L le LAI total de la canopée, k_n un paramètre de la distribution en azote dans la canopée (-) et K_b le coefficient d'extinction de la lumière directe (-). Les équations précédentes sont utilisées avec les paramètres $R_{d,i}$, $G_{0,i}$, $V_{cmax,i}$ et $J_{max,i}$ pour passer de l'échelle de la feuille individuelle à la canopée.

Les flux totaux des l'écosystème sont directement la somme des deux flux calculés séparément pour les deux grandes feuilles, soit

$$F = F_{sun} + F_{sha} \tag{2.115}$$

F peut être le flux de chaleur latente (LE), le flux de chaleur sensible (H) ou l'assimilation en carbone (GPP).

Il est important de noter que la mise à l'échelle change les unités des différentes grandeurs. Ainsi, si le paramètre à l'échelle de la feuille est exprimé en $\text{mol m}_{\text{feuille}}^{-2} \text{s}^{-1}$, son équivalent au niveau d'une des parties de la canopée sera exprimé relativement à la fraction de la partie de la canopée et le flux total sera normalisé par rapport à la surface au sol ($\text{mol m}_{\text{sol}}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Phénologie

La phénologie est représentée de manière simple. Le LAI est une fonction affine par morceau définie par cinq paramètres (figure 2.4)

$$L(d) = \begin{cases} \frac{L_{max}}{d_{bud2} - d_{bud1}} \cdot d - \frac{d_{bud1} \cdot L_{max}}{d_{bud2} - d_{bud1}} & d_{bud1} \leq d \leq d_{bud2} \\ L_{max} & d_{bud2} \leq d \leq d_{sen1} \\ \frac{L_{max}}{d_{sen1} - d_{sen2}} \cdot d + L_{max} - \frac{d_{sen1} \cdot L_{max}}{d_{sen1} - d_{sen2}} & d_{sen1} \leq d \leq d_{sen2} \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \tag{2.116}$$

Où d est le jour de l'année ($d \in [1, 366]$), d_{bud1} le jour du début du débourrement des feuilles, d_{bud2} le jour de la fin du débourrement des feuilles, d_{sen1} le jour du début de la période de sénescence du feuillage, d_{sen2} le jour de fin de la période de sénescence du feuillage et L_{max} le LAI maximum observé sur l'année.

2.2.4 Modèles de transport hydraulique dans le sol et dans la plante

Le flux d'eau dans le sol est décrit selon la dimension verticale en utilisant la forme mixte de l'équation de Richards obtenue en combinant la loi de Darcy avec un bilan de masse (DE MARSILY, 1986)

$$\frac{\partial \theta_s(\psi_s)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_s(\psi_s) \left(\frac{\partial \psi_s}{\partial z} - 1 \right) \right) - S \quad (2.117)$$

Où θ_s est la teneur en eau volumique du sol ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), ψ_s est le potentiel hydrique du sol (m), K_s est la conductivité hydraulique du sol (m s^{-1}), S est un terme puits-source représentant les échanges d'eau entre le sol et les racines (s^{-1}), t est le temps (s) et z est la coordonnée verticale, positive vers le haut (m).

θ_s et ψ_s sont liés par des relations constitutives. Le modèle de VAN GENUCHTEN (1980) est utilisé pour lier la pression hydrique et la teneur en eau :

$$\frac{\theta_s(\psi_s) - \theta_{s,res}}{\theta_{s,sat} - \theta_{s,res}} = \begin{cases} (1 + |\alpha \psi_s|^\eta)^{-m} & \psi_s < 0 \\ 1 & \psi_s \geq 0 \end{cases} \quad (2.118)$$

Où $\theta_{s,res}$ et $\theta_{s,sat}$ sont respectivement les teneurs en eau résiduelle et à saturation du sol ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), α est un paramètre de forme (m^{-1}) et η et m sont deux autres paramètres de forme (-) tels que $m = 1 - 1/\eta$.

Le modèle de Mualem est utilisé pour lier la conductivité hydraulique du sol et la saturation effective (MUALEM, 1976)

$$K_s(\psi) = \begin{cases} K_{s,sat} \cdot \sqrt{\frac{\theta_s(\psi) - \theta_{s,res}}{\theta_{s,sat} - \theta_{s,res}}} \left(1 - \left(1 - \left(\frac{\theta_s(\psi) - \theta_{s,res}}{\theta_{s,sat} - \theta_{s,res}} \right)^{1/m} \right)^m \right)^2 & \psi_s < 0 \\ K_{s,sat} & \psi_s \geq 0 \end{cases} \quad (2.119)$$

Où $K_{s,sat}$ est la conductivité hydraulique à saturation du sol (m s^{-1}).

Des équations similaires décrivent le transport de l'eau à travers les vaisseaux du xylème de la racine ou du tronc. Pour le système racinaire, l'équation décrivant le flux d'eau est la suivante :

$$\frac{A_r}{A_s} \frac{\partial \theta_r}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{A_r}{A_s} K_r \left(\frac{\partial \psi_r}{\partial z} - 1 \right) \right) + S \quad (2.120)$$

Où θ_r représente la teneur en eau volumique relative des racines ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), ψ_r le potentiel hydrique des racines (m), K_r la conductivité hydraulique des racines (m s^{-1}) et A_r/A_s le rapport des sections de passage de l'eau entre le xylème des racines et le sol. A_r est la section de

passage longitudinale de l'eau dans le xylème hydrauliquement actif des racines (voir figure 2.1). Rapporté à une surface unitaire de sol (A_r/A_s), le rapport des sections de passage représente le rapport des sections de passage hydrauliquement actives entre le sol et le xylème des racines. Le terme puits-source S représente le prélèvement racinaire entre le sol et la plante (s^{-1}). Il assure la conservation de l'eau entre les racines et le sol.

Le terme A_r/A_s découle de la représentation unidimensionnelle de l'architecture du système racinaire. Dans le sol, l'eau est absorbée par les racines fines dont la surface d'échange avec le sol est importante (voir chapitre 1). Conceptuellement, on considère que chaque partie du sol participe à l'échange d'eau entre le sol et la plante. Dans la représentation unidimensionnelle de la plante, le compartiment racinaire représente les grosses racines, qui assurent le transport et le stockage de l'eau et n'occupent qu'une fraction du volume total de sol. Le rapport A_r/A_s représente ainsi la réduction de la section de passage nécessaire pour faire passer un flux d'eau provenant de toutes les parties du sol dans les racines.

Pour le xylème du tronc, l'équation de transport est

$$\frac{A_x}{A_s} \frac{\partial \theta_x}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{A_x}{A_s} K_x \left(\frac{\partial \psi_x}{\partial z} - 1 \right) \right) \quad (2.121)$$

Où θ_x représente la teneur en eau volumique relative du tronc ($m^3 m^{-3}$), ψ_x le potentiel hydrique du tronc (m), K_x la conductivité hydraulique du tronc ($m s^{-1}$) et A_x/A_s le rapport des sections de passage de l'eau entre le xylème du tronc et le sol.

A_x/A_s représente l'architecture de l'arbre. Comme le flux d'eau dans l'arbre est rapporté par m^2 de sol, A_x/A_s joue un rôle analogue au terme A_r/A_s en terme de réduction de la section de passage. Par ailleurs, ce terme peut varier avec la hauteur de l'arbre pour représenter la variation de l'architecture des branches (HUANG et al., 2017).

A_x/A_s et A_r/A_s peuvent être calculés pour un arbre individuel ou pour une parcelle entière à partir de la surface terrière et de la densité du peuplement. Sans variation spatiale, ils sont équivalents à surface d'aubier exprimée en m^{-2} . Ils supposent que les flux d'eau à travers le système racinaire et le xylème du tronc sont exprimés en unités de surface au sol et assurent la conservation de la masse (SILVA et al., 2022).

Les courbes de conductivité du xylème des racines et du tronc lient la conductivité hydraulique au potentiel hydrique à travers une fonction logistique (SILVA et al., 2022)

$$\begin{cases} K_r(\psi_r) = K_{r,sat} \cdot \left(1 - \frac{1}{1 + \exp(s_{50,r}(\psi_r - \psi_{50,r}))} \right) \\ K_x(\psi_x) = K_{x,sat} \cdot \left(1 - \frac{1}{1 + \exp(s_{50,x}(\psi_x - \psi_{50,x}))} \right) \end{cases} \quad (2.122)$$

Avec $K_{r,sat}$ et $K_{x,sat}$ les conductivités hydrauliques à saturation dans le xylème des racines et du tronc respectivement ($m s^{-1}$, $\psi_{50,r}$ et $\psi_{50,x}$ la pression hydraulique correspondant à une perte de 50% de la conductivité hydraulique dans le xylème du système racinaire et du xylème du tronc respectivement, et $s_{50,r}$ et $s_{50,x}$ sont des paramètres de forme pour le système racinaire et le tronc respectivement.

Les teneurs en eau des racines et du tronc sont liées au potentiel hydrique par une relation de puissance, analogue à la relation de Brooks-Corey (CHUANG et al., 2006) :

$$\begin{cases} \theta_r(\psi_r) = \theta_{r,sat} \left(\frac{\psi_{d,r} - \psi_r}{\psi_{d,r}} \right)^{-p_r} \\ \theta_x(\psi_x) = \theta_{x,sat} \left(\frac{\psi_{d,x} - \psi_x}{\psi_{d,x}} \right)^{-p_x} \end{cases} \quad (2.123)$$

Où $\theta_{r,sat}$ et $\theta_{x,sat}$ sont les teneurs volumiques en eau à saturation pour les racines et le tronc respectivement ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), $\psi_{d,r}$, $\psi_{d,x}$, p_r et p_x sont des paramètres empiriques (exprimés respectivement en m et sans unité).

Un modèle macroscopique d'absorption racinaire de l'eau représente les interactions hydriques entre le sol et la végétation (VOGEL et al., 2013). Le terme puits-source, S , dans les équations 2.117 et 2.120 est fonction de la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines :

$$S = \sigma(z) k_{s-r} (\psi_s - \psi_r) \quad (2.124)$$

Où σ est la surface spécifique active des racines (m^{-1}) et k_{s-r} est la conductance hydraulique totale à l'interface sol-racines (s^{-1}).

σ est liée à la densité de longueur des racines, $R(z)$ (m^{-2}).

$$\sigma(z) = 2\pi R(z) \quad (2.125)$$

$R(z)$ décrit la distribution de la biomasse racinaire souterraine. Elle est modélisée à l'aide d'un modèle exponentiel (LI et al., 2001) :

$$R_i = R_0 \cdot \frac{\ln[1 + \exp(-bZ_i) + \exp(-bZ_{i+1})] + 0.5[\exp(-bZ_i) - \exp(-bZ_{i+1})]}{\ln[2 + \exp(-bZ_r)] + 0.5[1 - \exp(-bZ_r)]} \quad (2.126)$$

Où R_i est la fraction de racines dans la couche i , R_0 la densité de longueur racinaire à la surface du sol (m^{-2}), Z_r est la profondeur racinaire totale (m) et b est un coefficient empirique de la distribution racinaire (m^{-1}) tel que

$$b = \frac{24.66 F_{10}^{1.59}}{Z_r} \quad (2.127)$$

Avec F_{10} la fraction du système racinaire dans les 10 premiers centimètres de sol (-).

La conductance hydraulique totale à l'interface sol-racines dépend de la conductance hydraulique du sol et de la conductance radiale des racines au transport de l'eau :

$$k_{s-r} = \frac{k_{rad} k_{soil}}{k_{rad} + k_{soil}} \quad (2.128)$$

Où k_{rad} est la conductance hydraulique radiale des racines fines (dans le sens orthogonal à la surface des racines), exprimée en s^{-1} et k_{soil} la conductivité hydraulique effective du sol autour de la zone racinaire (s^{-1}). $k_{root,rad}$ exprime la capacité d'absorption de l'eau par le système racinaire.

Sa valeur est une constante dans SoVegI. Pendant les périodes de sécheresse, l'absorption d'eau par les racines décroît en raison de la diminution de la conductivité hydraulique du sol. Aucun processus biologique tel que la mortalité des racines les plus fines ou la déconnexion hydraulique n'est pris en compte, même s'il existe des preuves expérimentales de leur rôle important (CHOAT et al., 2018).

k_{soil} est calculée à partir de la conductance hydraulique du sol telle que :

$$k_{soil} = \frac{K_s(\psi_s)}{\lambda_s} \quad (2.129)$$

Où K_s est la conductivité hydraulique du sol (m s^{-1}) et λ_s une distance caractéristique sol-racines, représentant la distance orthogonale aux racines à partir de laquelle la teneur en eau du sol est approximativement celle du sol sans contact avec les racines (m).

VAN LIER et al. (2006) proposent une solution analytique de l'équation de Richards en coordonnées cylindriques autour des racines fines. Il déterminent ainsi une expression pour λ_s :

$$\lambda_s(z) \approx 0.53r_m(z) \quad (2.130)$$

Où r_m est le diamètre des racines fines à la profondeur z .

La réserve utile en eau du sol visible par les stomates (REW), utilisée pour limiter la conductance stomatique en cas de stress hydrique (voir équation 2.92) est calculée comme la moyenne des réserves utiles en eau de la partie du sol en contact avec le système racinaire de la plante :

$$REW = \frac{1}{N_R} \sum_{i=1}^R \frac{\theta_i - \theta_{wp,i}}{\theta_{fc,i} - \theta_{wp,i}} \quad (2.131)$$

Où θ_i est la teneur en eau volumique de la couche de sol i ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), $\theta_{wp,i}$ est la teneur en eau volumique de la couche i au point de flétrissement ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), *i.e.* la teneur minimale en eau du sol accessible aux plantes par le prélèvement racinaire, $\theta_{fc,i}$ est la teneur en eau de la couche i à la capacité au champs ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), *i.e.* la capacité maximale de rétention en eau du sol sous l'effet de la gravité N_R est le nombre de couches de sol en contact avec les racines et R est l'indice du dernier nœud du sol en contact avec les racines.

Par convention, θ_{wp} est la teneur en eau lorsque le sol atteint un potentiel hydrique de -150 m et θ_{fc} est la teneur en eau lorsque le potentiel hydrique du sol est de -3.3 m. La réserve utile en eau du sol est la part de l'eau accessible aux plantes. GRANIER et al. (2007) ont montré que l'effet du stress hydrique sur les flux d'eau et de carbone est visible à partir de $REW < 0.4$ pour de nombreux écosystèmes forestiers en Europe (forêts tempérées de feuillus, forêts tempérées de conifères, forêts boréales de conifères ou encore forêts en climat atlantique ou méditerranéen).

Le flux de la partie supérieure du tronc est calculé à partir des potentiels hydrauliques des grandes feuilles. Il est égal à la somme des flux du tronc vers les deux parties de la canopée :

$$q_{top} = \sum_{i=1,2} \rho_w \frac{A_x}{A_s} k_{leaf} (\psi_{top} - \psi_{l,i}) L_i \quad (2.132)$$

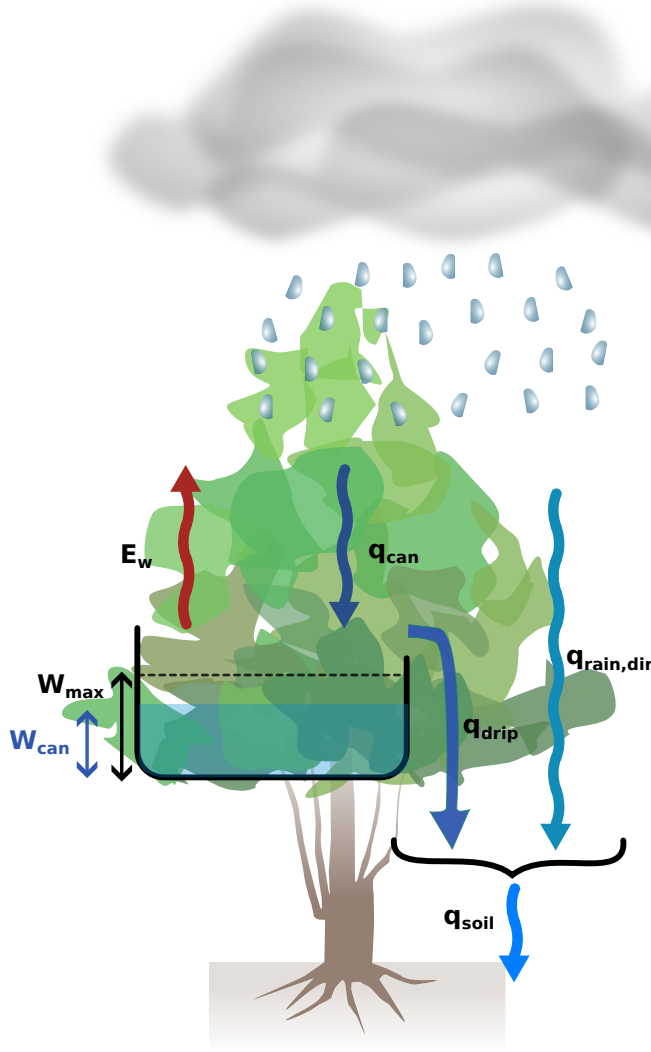


FIGURE 2.5 – Schéma du modèle d'interception.

Où ψ_{top} est le potentiel hydraulique de la partie supérieure du tronc (m) et $\psi_{l,i}$ est le potentiel hydraulique de la grande feuille éclairée par le soleil ($i = 1$) ou ombragée ($i = 2$) (m). Ce flux est imposé comme condition limite supérieure de l'équation 2.121.

2.2.5 Modèle d'interception des précipitations

Le modèle d'interception de la canopée est un modèle réservoir conceptuel simple (LAWRENCE et al., 2019). Le stockage d'eau sur la canopée est représenté par un seul réservoir, rempli par les précipitations interceptées et vidé soit par l'évaporation de l'eau stockée dans la canopée, soit par le ruissellement du trop plein du réservoir de la canopée (figure 2.5).

Les précipitations incidentes au sommet de la canopée (q_{rain}) sont divisées en deux termes : les précipitations interceptées par le feuillage (q_{can}) et les précipitations tombant directement au sol ($q_{soil,dir}$). Ces deux termes sont fonction du LAI total de la canopée, L ($m_{feuille}^2 m_{sol}^{-2}$) tels que

$$\begin{cases} q_{rain,dir} = q_{rain} \exp(-L) \\ q_{can} = q_{rain} (1 - \exp(-L)) \end{cases} \quad (2.133)$$

q_{rain} , q_{can} et $q_{soil,dir}$ sont exprimés en flux d'eau, *i.e.* en $\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Le feuillage de la canopée stocke les précipitations interceptées jusqu'à ce que le volume de stockage maximal de la canopée soit atteint ou que l'eau soit évaporée. Ainsi l'équation globale décrivant le stock d'eau dans la canopée est

$$\frac{dW_{can}}{dt} = q_{can} - q_{drip} - E_w \quad (2.134)$$

Avec W_{can} le volume du stock d'eau de la canopée (kg m^{-2}) et q_{drip} le flux ruisselé du réservoir de la canopée vers le sol lorsque la capacité de stockage d'eau de la canopée est dépassée ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et E_w l'évaporation de l'eau depuis les réservoirs de la canopée ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Le flux ruisselé au sol dépend de la capacité de stockage maximale en eau de la canopée (W_{max} , en kg m^{-2}) et du volume d'eau stocké sur la canopée au temps t . Il existe seulement si la capacité de stockage en eau de la canopée est dépassée sur un pas de temps dt . Ainsi

$$q_{drip} = \max \left(\frac{W_{can} + q_{can}dt - W_{max}}{dt}, 0 \right) \quad (2.135)$$

Avec q_{drip} le flux ruisselé (kg m^{-2}).

E_w représente l'évaporation de la partie de canopée où de l'eau est stockée. Ce terme est calculé à partir de la formulation de Penman pour une évaporation au dessus d'une étendue d'eau (JONES, 1984, chapitre 5, p120) :

$$E_{w,max} = \frac{s(R_{net,sun} + R_{net,sha}) + \rho_a c_p G_a D_a}{\lambda(s + \gamma)} \quad (2.136)$$

Où $E_{w,max}$ est l'évaporation maximale des stocks d'eau ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Le volume évaporé des stocks d'eau pendant un pas de temps dt ne peut pas être supérieur au volume d'eau présent dans les stocks pendant le pas de temps de telle sorte que E_w s'exprime par

$$E_w = \min \left(\frac{W_{can}}{dt}, E_{w,max} \right) \quad (2.137)$$

Finalement l'équation bilan 2.134 peut se réécrire sous forme d'une équation différentielle ordinaire :

$$\frac{dW_{can}}{dt} = q_{can} - \max \left(\frac{W_{can} + q_{can}dt - W_{max}}{dt}, 0 \right) - \min \left(\frac{W_{can}}{dt}, E_w \right) \quad (2.138)$$

Enfin, le flux d'eau précipité sur le sol est la somme du flux d'eau précipité non intercepté par le feuillage et du flux d'eau ruisselé lorsque la capacité de stockage d'eau de la canopée est dépassée :

$$q_{soil} = q_{rain,dir} + q_{drip} \quad (2.139)$$

Avec q_{soil} le flux d'eau total arrivant au sol ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $q_{rain,dir}$ les précipitations directes ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et q_{drip} le flux d'eau intercepté par la canopée et ruisselé ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

2.2.6 Sous-modèle d'évaporation du sol

Il existe une grande diversité d'approches modélisant l'évaporation physique du sol, certaines très simples, d'autres plus complexes. Dans SoVegI l'évaporation du sol est simplement proportionnelle au déficit de pression de vapeur saturante de l'atmosphère et de la teneur en eau de la première maille du sol (RUFFAULT et al., 2022) :

$$E_{soil} = G_{soil} \frac{\theta_{s,top} - \theta_{s,res}}{\theta_{s,sat} - \theta_{s,res}} \frac{D_a}{P_a} \quad (2.140)$$

Où G_{soil} est la conductance du sol pour la vapeur d'eau ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $\theta_{s,top}$ est la teneur en eau de la couche superficielle du sol ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), D_a est le déficit de pression de vapeur saturante de l'atmosphère (Pa) et P_a est la pression atmosphérique (Pa).

2.3 Implémentation numérique

2.3.1 Résolution des processus de la canopée

Le modèle bio-physique de la canopée (voir section 2.2) se résume à un système d'équations couplées fortement non linéaires, sans solution analytique. Sa résolution numérique est itérative *i.e.*, des opérations simples sur les différentes équations sont effectuées pour déduire les valeurs des autres variables et ce en "boucle" jusqu'à ce qu'une condition de convergence soit satisfaite. Le schéma numérique utilisé pour résoudre le modèle est similaire à celui proposé par WANG et LEUNING (1998). Il minimise le nombre d'équations à résoudre à chaque boucle d'itération, ce qui assure une résolution efficace et rapide.

Dans ce qui suit, l'indice n désigne le pas de temps, k désigne le rang de l'itération. Les 7 inconnues au pas de temps de calcul $n + 1$, ΔT_i^{n+1} , $D_{s,i}^{n+1}$, $G_{s,i}^{n+1}$, $A_{n,i}^{n+1}$, C_i^{n+1} , $C_{s,i}^{n+1}$ et $\psi_{l,i}^{n+1}$, sont liées par les équations suivantes :

$$G_{s,i}^{n+1} = G_0 + g_1 \frac{A_{n,i}^{n+1}}{C_{s,i}^{n+1}} f_{vpd/hyd,i}^{n+1} f_{soil}^n \quad (2.141)$$

$$A_{n,i}^{n+1} = \alpha_i^{n+1} \frac{C_i^{n+1} - \Gamma_i^{*,n+1}}{C_i^{n+1} + \beta_i^{n+1}} - R_{d,i}^{n+1} \quad (2.142)$$

$$A_{n,i}^{n+1} = G_{s,i}^{n+1} b_{sc} (C_{s,i}^{n+1} - C_i^{n+1}) \quad (2.143)$$

$$G_{s,i}^{n+1} b_{sc} (C_{s,i}^{n+1} - C_i^{n+1}) = G_{c,i}^{n+1} (C_a - C_i^{n+1}) \quad (2.144)$$

$$R_{net,i}^{*,n+1} - \rho_a c_p G_{r,i} \Delta T_i^{n+1} = \lambda G_{w,i}^{n+1} (D_a + s \Delta T_i^{n+1}) + \lambda E_{w,i}^n + c_p \rho_a G_{h,i} \Delta T_i \quad (2.145)$$

$$G_{s,i}^{n+1} D_{s,i}^{n+1} = G_{w,i}^{n+1} (D_a + s \Delta T_i^{n+1}) \quad (2.146)$$

$$\rho_w \frac{A_x}{A_s} k_{leaf} (\psi_{top}^n - \psi_{l,i}^{n+1}) L_i = E_{t,i}^{n+1} \quad (2.147)$$

Le système ci-dessus est résolu en plusieurs étapes. Dans un premier temps, les équations 2.141-2.143 sont utilisées pour déterminer $G_{s,i}^{n+1}$, $A_{n,i}^{n+1}$ et C_i^{n+1} en utilisant les valeurs des quatre autres variables de l'itération précédente. Ensuite, les équations 2.144-2.147 sont utilisées pour déduire les valeurs des quatre variables restantes, $C_{s,i}$ (2.144), ΔT_i (2.145), $D_{s,i}$ (2.146) et $\psi_{l,i}$ (2.147). Le détail de la résolution est donné ci-dessous.

Étape 1 : détermination de $G_{s,i}^{n+1}$, $A_{n,i}^{n+1}$ et C_i^{n+1}

Les équations 2.141, 2.142 et 2.143 peuvent être résolues analytiquement au cours d'une itération si $C_{s,i}^{n+1,k}$, $D_{s,i}^{n+1,k}$, $\Delta T_i^{n+1,k}$ et $\psi_{l,i}^{n+1,k}$ sont fixés. On peut alors en déduire les valeurs de $C_i^{n+1,k+1}$, $A_{n,i}^{n+1,k+1}$ et $G_{s,i}^{n+1,k+1}$.

Ainsi en injectant l'équation 2.142 dans 2.141 et 2.143, on élimine $A_{n,i}^{n+1,k+1}$. En combinant ces deux expressions avec 2.143, on élimine $G_{s,i}^{n+1,k+1}$. Comme le facteur limitant de la photosynthèse n'est pas connu *a priori*, on obtient deux équations du second ordre dont la seule inconnue restante est $C_i^{n+1,k+1}$, l'une en considérant que le rubisco est limitant dans le cycle de Calvin, l'autre en considérant que la lumière limite l'assimilation photosynthétique :

$$a_j \cdot (C_i^{n+1,k+1})^2 + b_j \cdot C_i^{n+1,k+1} + c_j = 0 \quad (2.148)$$

Avec

$$\begin{aligned} a_j &= -(1 - \zeta_i^{n+1} \cdot C_{s,i}^{n+1,k} \cdot b_{sc}) (\alpha_i^{n+1,k} \cdot \Gamma^{*,n+1,k} + \beta_i^{n+1,k} \cdot R_{d,i}^{n+1,k}) \\ &\quad - G_{0,i}^{n+1,k} \cdot b_{sc} \cdot C_{s,i}^{n+1,k} \cdot \beta_i^{n+1,k} \\ b_j &= (1 - \zeta_i^{n+1,k} \cdot C_{s,i}^{n+1,k} \cdot b_{sc}) (\alpha_i^{n+1,k} - R_{d,i}^{n+1,k}) \\ &\quad + G_{0,i}^{n+1,k} \cdot b_{sc} \cdot (\beta_i^{n+1,k} - C_{s,i}^{n+1,k}) \\ &\quad - \zeta_i^{n+1,k} \cdot b_{sc} \cdot (\alpha_i^{n+1,k} \cdot \Gamma^{*,n+1,k} + \beta_i^{n+1,k} \cdot R_{d,i}^{n+1,k}) \\ c_j &= b_{sc} \cdot (G_{0,i}^{n+1,k} + \zeta_i^{n+1,k} \cdot (\alpha_i^{n+1,k} - R_{d,i}^{n+1,k})) \end{aligned} \quad (2.149)$$

Et

$$\zeta_i^{n+1,k} = \frac{g_1 \cdot f_{vpd/hyd,i}^{n+1,k} f_{soil}^n}{(C_{s,i}^{n+1,k} - \Gamma_i^{*,n+1,k}) \cdot (1 + D_{s,i}^{n+1,k}/D_0)} \quad (2.150)$$

Si la photosynthèse est limitée par le renouvellement du Rubisco :

$$\begin{aligned} \alpha_i^{n+1,k} &= V_{cmax,i}^{n+1,k} \\ \beta_i^{n+1,k} &= K_{c,i}^{n+1,k} (1 + O_i/K_{o,i}^{n+1,k}) \end{aligned} \quad (2.151)$$

Si la photosynthèse est limitée par la lumière :

$$\begin{aligned} \alpha_i^{n+1,k} &= J_{max,i}^{n+1,k}/4 \\ \beta_i^{n+1,k} &= 2\Gamma_i^{*,n+1,k} \end{aligned} \quad (2.152)$$

$C_i^{n+1,k+1}$ est la plus grande des racines des équations 2.148 (BONAN, 2019, chapitre 12, p197)

$$C_i^{n+1,k+1} = \frac{-b_j + \sqrt{b_j^2 - 4a_j c_j}}{2a_j} \quad (2.153)$$

L'assimilation photosynthétique est la plus petite valeur d'assimilation calculée selon que l'assimilation soit limitée par le renouvellement du Rubisco ou de la lumière (équation 2.142) :

$$A_{n,i}^{n+1,k} = \min \left(V_{cmax,i}^{n+1,k} \cdot \frac{C_i^{n+1,k} - \Gamma_i^{*,n+1,k}}{C_i^{n+1,k} + K_{c,i}^{n+1,k} (1 + O_i/K_{o,i}^{n+1,k})}, \frac{J_{max,i}^{n+1,k}}{4} \cdot \frac{C_i^{n+1,k} - \Gamma_i^{*,n+1,k}}{C_i^{n+1,k} + 2 \cdot \Gamma_i^{*,n+1,k}} \right) - R_{d,i}^{n+1,k} \quad (2.154)$$

Étape 2 : détermination de $C_{s,i}$, ΔT_i , $D_{s,i}$ et $\psi_{l,i}$

- L'équation 2.141 est utilisée pour calculer $G_{s,i}^{n+1,k+1}$.
- Les conductances totales pour l'eau et le carbone, $G_{w,i}^{n+1,k+1}$ et $G_{c,i}^{n+1,k+1}$, sont calculées à partir de $G_{s,i}^{n+1,k+1}$ en utilisant les équations 2.73 et 2.74.
- $C_{s,i}^{n+1,k+1}$ est calculée à partir de l'équation 2.144.
- $\Delta T_i^{n+1,k+1}$ est déterminée en l'isolant dans l'équation 2.145

$$\Delta T_i^{n+1,k+1} = \frac{\gamma^*}{\gamma^* + s} \frac{R_{net,i}^{*,n+1}}{c_p(G_{h,i}^{n+1,k+1} + G_{r,i}^{n+1,k+1})} - \frac{D_a}{s + \gamma^*} - \frac{\lambda \gamma f_i E_{w,i}^n}{G_{w,i}^{n+1,k+1} (\rho_a c_p (\gamma^* + s))} \quad (2.155)$$

Où f_i est la fraction de la canopée directement éclairée par le soleil (i=1) ou indirectement éclairée par le soleil (i=2), s est la pente de la pression de vapeur saturante à la température T_a (Pa K⁻¹) et γ^* est la constante psychrométrique modifiée

$$\gamma^* = \gamma \frac{G_{w,i}^{n+1,k+1}}{G_{h,i}^{n+1,k+1} + G_{r,i}^{n+1,k+1}} \quad (2.156)$$

Avec γ la constante psychrométrique (Pa K⁻¹), définie par

$$\frac{c_p P_a M_a}{\lambda M_w} \quad (2.157)$$

- $D_{s,i}$ est alors calculé avec l'équation 2.146.
- $\psi_{l,i}^{n+1,k+1}$ est calculé à partir de l'équation 2.147
- Les flux de chaleurs latente et sensible sont recalculés à partir des équations 2.132 et 2.67.

Étape 3 : erreur de convergence

L'erreur de convergence à chaque itération est calculée sur la température de surface de chaque grande feuille telle que

$$\epsilon_i = |\Delta T_i^{n+1,k+1} - \Delta T_i^{n+1,k}| \quad (2.158)$$

La convergence du modèle couplé de la grande feuille i est considérée comme atteinte lorsque $\epsilon_i \leq \text{tol}$. Les modèles des deux grandes feuilles sont résolus séquentiellement de telle sorte que la convergence du modèle de canopée est atteinte sur les deux parties de la canopée.

Lors de la résolution du modèle couplé de canopée, les valeurs explicites en temps de f_{soil} et ψ_{top} sont utilisées (f_{soil}^n et ψ_{top}^n). Le modèle couplé canopée-hydraulique de la plante est résolu séquentiellement et non itérativement, *i.e.* pour un pas de temps de calcul, le modèle de canopée détermine une transpiration qui est ensuite appliquée comme condition à la limite supérieure du modèle de transport hydraulique dans le continuum sol-plante jusqu'à la fin du pas de temps de calcul. Pendant la résolution du modèle de canopée, f_{soil}^{n+1} et ψ_{top}^{n+1} ne sont pas encore connues car déterminées par le modèle de transport hydraulique. f_{soil}^n et ψ_{top}^n sont donc utilisées.

Pour augmenter la modularité et la lisibilité du code, toutes les variables et fonctions liées à la canopée sont intégrées dans la *big_leaf_class*, qui regroupe efficacement chaque processus lié à la canopée.

2.3.2 Équations de transport hydraulique

Méthode de Newton-Raphson

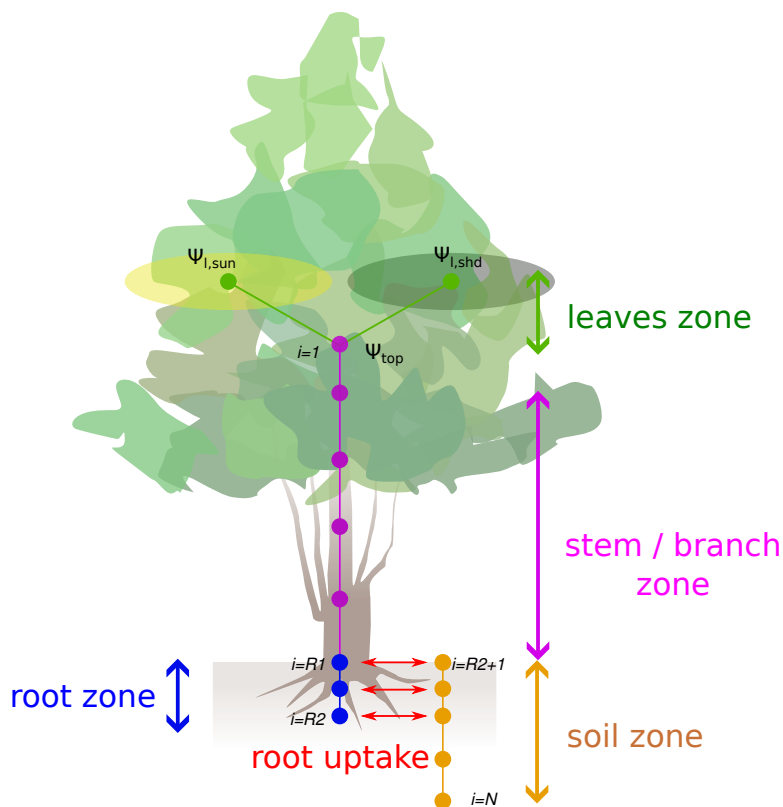


FIGURE 2.6 – Discretisation spatiale du continuum sol-plante-atmosphère.

Le continuum sol-plante est discrétisé spatialement en N noeuds de calculs (figure 2.6). Pour la résolution des équations de transport, l'indice i est utilisé pour désigner les couches du tronc, des racines ou du sol discrétisées et non plus les différentes parties de la canopée. Les nombres de noeuds dans le tronc, dans les racines et dans le sol peuvent être choisis indépendamment. La numérotation des noeuds est croissante en partant du sommet du tronc. Ainsi le noeud de calcul numéroté $i=1$ correspond au noeud représentant le haut du tronc et le noeud $i=N$ correspond au noeud en bas du profil de sol. Par ailleurs, deux indices sont distingués pour caractériser la zone racinaire. L'indice $i=R1$ est le premier noeud dans le système racinaire et

l'indice $i=R2$ est le dernier noeud dans le système racinaire. $RL=R2-R1+1$ est le nombre total de noeuds dans le système racinaire.

SoVegI utilise un schéma différences finies en espace avec une discrétisation implicite en temps. Sans perte de généralité, l'équation discrétisée dans la partie sol, racines ou tronc est :

$$\begin{cases} \frac{\theta_i^{n+1} - \theta_i^n}{\Delta t} + \frac{q_{i+}^{n+1} - q_{i-}^{n+1}}{\Delta z_i} = S_i^n \\ q_{i+}^{n+1} = -K_{i+}^{n+1} \left(\frac{\psi_{i+1}^{n+1} - \psi_i^{n+1}}{\Delta z_{i+}} - 1 \right) \\ q_{i-}^{n+1} = -K_{i-}^{n+1} \left(\frac{\psi_i^{n+1} - \psi_{i-1}^{n+1}}{\Delta z_{i-}} - 1 \right) \end{cases} \quad (2.159)$$

Où n est le pas de temps, K_{i+} la conductivité inter-bloc entre les noeuds i et $i+1$ définie par $K_{i+} = \frac{\Delta z_i K(\psi_i) + \Delta z_{i+1} K(\psi_{i+1})}{\Delta z_i + \Delta z_{i+1}}$, K_{i-} la conductivité inter-block entre les noeuds i et $i-1$ définie par $K_{i-} = \frac{\Delta z_{i-1} K(\psi_{i-1}) + \Delta z_i K(\psi_i)}{\Delta z_{i-1} + \Delta z_i}$, Δz_{i+} la distance entre les noeuds i et $i+1$ ($\Delta z_{i+} = (\Delta z_i + \Delta z_{i+1})/2$) et Δz_{i-} la distance entre les noeuds i et $i-1$ ($\Delta z_{i-} = (\Delta z_{i-1} + \Delta z_i)/2$). Si l'équation 2.159 est vue du point de vue du sol, S_i est un terme puits de l'équation précédente ($S_i < 0$) et représente le prélèvement d'eau par les racines. Inversement, du point de vue des racines S_i est un terme source dans l'équation précédente ($S_i > 0$).

L'équation décrivant le transport hydraulique résultant de la combinaison de la loi de Darcy généralisée et du principe de conservation de la masse est connue sous le nom d'équation de Richards. Elle est hautement non linéaire en raison de la dépendance de la conductivité hydraulique et de la teneur en eau au potentiel hydrique ($K_i = K_i(\psi_i)$ et $\theta_i = \theta_i(\psi_i)$), empêchant une résolution directe des équations du système. Ne pas tenir compte des non-linéarités émergentes conduit à une mauvaise estimation de la dynamique de l'eau dans le continuum, en particulier pour le sol, et enlève les propriétés de conservation de la masse des équations (BEAR & CHENG, 2010).

La résolution de ce type de problème a fait l'objet d'une attention considérable par la communauté scientifique (CELIA et al., 1990; PANICONI & PUTTI, 1994; LEHMANN & ACKERER, 1998). Cependant résoudre ce type de problème correctement et rapidement reste encore aujourd'hui un défi (HASSANE MAINA & ACKERER, 2017). Un schéma numérique itératif permet de traiter la non linéarité (voir sous-section 2.3.1). SoVegi utilise un schéma de linéarisation de type Newton-Raphson, qui est plus rapide et plus fiable que les schémas de linéarisation plus classiques tels que la méthode de linéarisation de Picard (PANICONI & PUTTI, 1994; LEHMANN & ACKERER, 1998). Cependant ces avantages se paient au prix d'un développement théorique plus important et d'une implémentation plus complexe.

Un résidu, $R(\psi_i^{n+1,k})$, basé sur l'équation de bilan de masse (équation 2.159) est défini à l'itération k pour le pas de temps $n+1$ et le noeud i

$$R(\psi_i^{n+1,k}) = \Delta z_i (\theta_i^{n+1,k} - \theta_i^n) + \Delta t (q_{i+}^{n+1,k} - q_{i-}^{n+1,k}) \pm \Delta t \Delta z_i S_i^n \quad (2.160)$$

La méthode de Newton-Raphson consiste à déterminer la solution $\psi^{n+1,k+1}$ à l'itération $k+1$ en estimant le $R(\psi_i^{n+1,k+1})$ grâce à un développement de Taylor du premier ordre et en le faisant tendre vers zéro, de sorte que

$$R(\psi_i^{n+1,k+1}) = R(\psi_i^{n+1,k}) + \Delta\psi_i^{n+1,k+1} \left(\frac{\partial R(\psi_i^{n+1,k})}{\partial \psi} \right) + o\left(\left(\Delta\psi_i^{n+1,k+1}\right)^2\right) = 0 \quad (2.161)$$

Où $\Delta\psi_i^{n+1,k+1} = \psi_i^{n+1,k+1} - \psi_i^{n+1,k}$ est la différence de pression entre deux itérés k et $k+1$.

La seule inconnue restante dans l'équation précédente est $\Delta\psi_i^{n+1,k+1}$.

Pour résoudre l'équation 2.161, il est nécessaire de connaître les dérivées partielles du résidu à l'itéré k . Avec la définition donnée en 2.160

$$\begin{cases} \frac{\partial R(\psi_i^{n+1,k})}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} = -\Delta t \frac{\partial q_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} \\ \frac{\partial R(\psi_i^{n+1,k})}{\partial \psi_i^{n+1,k}} = \Delta z_i \frac{\partial \theta_i^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} + \Delta t \left(\frac{\partial q_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} - \frac{\partial q_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} \right) \\ \frac{\partial R(\psi_i^{n+1,k})}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} = \Delta t \frac{\partial q_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} \end{cases} \quad (2.162)$$

En injectant 2.162 dans 2.161 et en substituant dans 2.160 le système se réduit pour le noeud i à un système linéaire à résoudre

$$\begin{aligned} & -\Delta t \frac{\partial q_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} \Delta\psi_{i-1}^{n+1,k} \\ & + \left(\Delta z_i \frac{\partial \theta_i^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} + \Delta t \left(\frac{\partial q_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} - \frac{\partial q_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} \right) \right) \Delta\psi_i^{n+1,k} \\ & + \Delta t \frac{\partial q_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} \Delta\psi_{i+1}^{n+1,k} \\ & = \Delta z_i (\theta_i^{n+1,k} - \theta_i^n) + \Delta t (q_{i+}^{n+1,k} - q_{i-}^{n+1,k}) \pm \Delta t \Delta z_i S_i^n \quad (2.163) \end{aligned}$$

Les dérivées des flux par rapport aux pressions sont données par

$$\begin{aligned} \frac{\partial q_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} &= -\frac{\partial K_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} \left(\frac{\psi_i^{n+1,k} - \psi_{i-1}^{n+1,k}}{\Delta z_{i-}} - 1 \right) + \frac{K_{i-}^{n+1,k}}{\Delta z_{i-}} \\ \frac{\partial q_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} &= -\frac{\partial K_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} \left(\frac{\psi_i^{n+1,k} - \psi_{i-1}^{n+1,k}}{\Delta z_{i-}} - 1 \right) - \frac{K_{i-}^{n+1,k}}{\Delta z_{i-}} \end{aligned} \quad (2.164)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial q_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} &= -\frac{\partial K_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} \left(\frac{\psi_{i+1}^{n+1,k} - \psi_i^{n+1,k}}{\Delta z_{i+}} - 1 \right) - \frac{K_{i+}^{n+1,k}}{\Delta z_{i+}} \\ \frac{\partial q_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} &= -\frac{\partial K_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} \left(\frac{\psi_{i+1}^{n+1,k} - \psi_i^{n+1,k}}{\Delta z_{i+}} - 1 \right) + \frac{K_{i+}^{n+1,k}}{\Delta z_{i+}} \end{aligned} \quad (2.165)$$

Avec les dérivées des conductivités hydrauliques données par

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial K_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} &= \frac{\Delta z_{i-1}}{\Delta z_{i-1} + \Delta z_i} \frac{\partial K_{i-1}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i-1}^{n+1,k}} \\
 \frac{\partial K_{i-}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} &= \frac{\Delta z_i}{\Delta z_{i-1} + \Delta z_i} \frac{\partial K_i^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} \\
 \frac{\partial K_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} &= \frac{\Delta z_{i+1}}{\Delta z_i + \Delta z_{i+1}} \frac{\partial K_{i+1}^{n+1,k}}{\partial \psi_{i+1}^{n+1,k}} \\
 \frac{\partial K_{i+}^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}} &= \frac{\Delta z_i}{\Delta z_i + \Delta z_{i+1}} \frac{\partial K_i^{n+1,k}}{\partial \psi_i^{n+1,k}}
 \end{aligned} \tag{2.166}$$

La matrice du système linéaire obtenue est tridiagonale. Une forme simplifiée du pivot de Gauss est alors utilisé pour résoudre le système (algorithme de Thomas).

Conditions aux limites

Une condition à la limite en drainage libre est appliquée en bas du profil de sol telle que

$$\nabla \psi_{N \rightarrow N+1} = 0 \tag{2.167}$$

Le noeud N+1 étant un noeud fictif en bas de profil de sol. Ainsi le flux en bas de profil s'exprime par

$$q_{bot}^{n+1,k} = -K_N^{n+1,k} \tag{2.168}$$

Le résidu s'exprime alors par

$$R_N^{n+1,k} = \Delta z_N (\theta_N^{n+1,k} - \theta_N^n) + \Delta t (q_{bot} - q_{N-}^{n+1,k}) \tag{2.169}$$

Et l'expression des dérivées des flux est donnée par

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{N-1}^{n+1,k}} &= -\Delta t \frac{\partial q_{N-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{N-1}^{n+1,k}} \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_N^{n+1,k}} &= \Delta z_N \frac{\partial \theta_N^{n+1,k}}{\partial \psi_N^{n+1,k}} + \Delta t \left(\frac{\partial q_{bot}}{\partial \psi_N^{n+1,k}} - \frac{\partial q_{N-}^{n+1,k}}{\partial \psi_N^{n+1,k}} \right) \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{N+1}^{n+1,k}} &= 0
 \end{aligned} \tag{2.170}$$

En haut du tronc, le flux transpiré total, résultant de la somme des flux transpirés par la partie ensoleillée et ombragée de la canopée, est imposé comme condition à la limite en haut du tronc. Ainsi les équations précédentes sont modifiées telles que

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_0^{n+1,k}} &= 0 \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_1^{n+1,k}} &= \Delta z_1 \frac{\partial \theta_1^{n+1,k}}{\partial \psi_1^{n+1,k}} + \Delta t \left(\frac{\partial q_{1+}}{\partial \psi_1^{n+1,k}} \right) \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_2^{n+1,k}} &= \Delta t \frac{\partial q_{1+}}{\partial \psi_2^{n+1,k}}
 \end{aligned} \tag{2.171}$$

Le résidu associé est alors

$$R_1^{n+1,k} = \Delta z_1 (\theta_1^{n+1,k} - \theta_1^n) + \Delta t (q_{1+}^{n+1,k} - q_{top}) \tag{2.172}$$

Où q_{top} est calculé d'après l'équation 2.132

Une condition à la limite supérieure en flux est également imposée à la surface du sol en imposant la différence entre la précipitation nette arrivant au sol et l'évaporation du sol ($q_{top,soil}$). Les équations sont similaires aux équations présentées en 2.171 en changeant l'indice $i=1$ par $i=R1+RL$.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL-1}^{n+1,k}} &= 0 \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL}^{n+1,k}} &= \Delta z_{R1+RL} \frac{\partial \theta_{R1+RL}^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL}^{n+1,k}} + \Delta t \left(\frac{\partial q_{(R1+RL)+}}{\partial \psi_{R1+RL}^{n+1,k}} \right) \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL+1}^{n+1,k}} &= \Delta t \frac{\partial q_{(R1+RL)+}}{\partial \psi_{R1+RL+1}^{n+1,k}}
 \end{aligned} \tag{2.173}$$

Le résidu s'écrit

$$R_{R1+RL}^{n+1,k} = \Delta z_{R1+RL} (\theta_{R1+RL}^{n+1,k} - \theta_{R1+RL}^n) + \Delta t (q_{(R1+RL)+}^{n+1,k} - q_{top,soil}) \tag{2.174}$$

De même un flux nul est imposé en bas du profil des racines. Les équations 2.171 sont alors modifiées telles que

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL-2}^{n+1,k}} &= -\Delta t \frac{\partial q_{R1+RL-1-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL-2}^{n+1,k}} \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL-1}^{n+1,k}} &= \Delta z_{R1+RL-1} \frac{\partial \theta_{R1+RL-1}^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL-1}^{n+1,k}} - \Delta t \left(\frac{\partial q_{R1+RL-1-}^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL-1}^{n+1,k}} \right) \\
 \frac{\partial R^{n+1,k}}{\partial \psi_{R1+RL}^{n+1,k}} &= 0
 \end{aligned} \tag{2.175}$$

Et le résidu associé devient

$$R_{R1+RL-1}^{n+1,k} = \Delta z_{R1+RL-1} (\theta_{R1+RL-1}^{n+1,k} - \theta_{R1+RL-1}^n) - \Delta t q_{R1+RL-1-}^{n+1,k} \tag{2.176}$$

Autres aspects numériques

Afin de faciliter la convergence et réduire le temps de calcul, les pas de temps (Δt) sont calculés en fonction de la facilité de convergence du système. Pour le calcul du temps $n + 1$, le pas de temps de calcul est réduit lorsque le nombre maximal d'itérations de linéarisation est atteint pour converger. Si l'algorithme converge avec un petit nombre d'itérations, le pas de temps de calcul est augmenté pour le calcul du temps suivant (MILLER et al., 2006). Ainsi

$$\Delta t^{n+1} = \begin{cases} \alpha_{dec} \Delta t^n, & \text{if } k \leq m_1 \\ \alpha_{inc} \Delta t^n, & \text{if } k \geq m_2 \end{cases} \quad (2.177)$$

Où α_{dec} , α_{inc} , m_1 et m_2 sont des constantes définies par l'utilisateur.

Lorsque le pas de temps minimal autorisé est atteint, le schéma numérique passe à une version explicite en temps où les conductivités hydrauliques sont explicites en temps pour supprimer les non linéarités de l'équation. Cependant la dérivée de la teneur en eau est discrétisée différemment (règle de la chaîne), telle que au pas de temps $n + 1$

$$\left(\frac{\partial \theta}{\partial t} \right)^{n+1} \approx \left(\frac{\partial \theta}{\partial \psi} \right)^n \frac{\psi^{n+1} - \psi^n}{\Delta t} \quad (2.178)$$

Ainsi l'équation 2.159 devient

$$\begin{cases} \left(\frac{\partial \theta}{\partial \psi} \right)^n \frac{\psi^{n+1} - \psi^n}{\Delta t} + \frac{q_{i+}^{n+1} - q_{i-}^{n+1}}{\Delta z_i} = \pm S_i^n \\ q_{i+}^{n+1} = -K_{i+}^n \left(\frac{\psi_{i+1}^{n+1} - \psi_i^{n+1}}{\Delta z_{i+}} - 1 \right) \\ q_{i-}^{n+1} = -K_{i-}^n \left(\frac{\psi_i^{n+1} - \psi_{i-1}^{n+1}}{\Delta z_{i-}} - 1 \right) \end{cases} \quad (2.179)$$

Le résidu s'exprime par

$$R^{n+1} = \Delta z_i \left(\frac{\partial \theta}{\partial \psi} \right)^n (\psi_i^{n+1,k} - \psi_i^n) + \Delta t (q_{i+}^{n+1} - q_{i-}^{n+1}) \pm \Delta t \Delta z_i S_i^n \quad (2.180)$$

Les dérivées des flux s'expriment par

$$\begin{aligned} \frac{\partial q_{i-}^{n+1}}{\partial \psi_{i-1}} &= \frac{K_{i-}^n}{\Delta z_{i-}} \\ \frac{\partial q_{i-}^{n+1}}{\partial \psi_i} &= -\frac{K_{i-}^n}{\Delta z_{i-}} \end{aligned} \quad (2.181)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial q_{i+}^{n+1}}{\partial \psi_{i+1}} &= -\frac{K_{i+}^n}{\Delta z_{i+}} \\ \frac{\partial q_{i+}^{n+1}}{\partial \psi_i} &= \frac{K_{i+}^n}{\Delta z_{i+}} \end{aligned} \quad (2.182)$$

Le système linéaire à résoudre devient

$$\begin{aligned}
& \Delta\psi_{i-1}^{n+1} \Delta t \frac{K_{i-}^n}{\Delta z_{i-}} \\
& + \Delta\psi_i^{n+1} \left[\Delta z_i \left(\frac{\partial \theta}{\partial \psi} \right)^n + \Delta t \left(\frac{K_{i+}^n}{\Delta z_{i+}} - \frac{K_{i-}^n}{\Delta z_{i-}} \right) \right] \\
& - \Delta\psi_{i-1}^{n+1} \Delta t \frac{K_{i+}^n}{\Delta z_{i+}} \\
& = -\Delta z_i \left(\frac{\partial \theta}{\partial \psi} \right)^n (\psi_i^{n+1,k} - \psi_i^n) + \Delta t (q_{i-}^{n+1} - q_{i+}^{n+1}) \pm \Delta t \Delta z_i S_i^n
\end{aligned} \tag{2.183}$$

Le problème étant linéaire, il n'est plus nécessaire d'utiliser une résolution itérative. Le pas de temps $n + 1$ est directement calculé à partir du pas de temps n . Le modèle repasse ensuite au schéma implicite en temps. L'approximation faite en linéarisant les flux q_{i+} et q_{i-} induit une erreur sur le bilan de masse. Toutefois, le pas de temps utilisé dans ce schéma est petit, il est fait l'hypothèse que l'erreur finale sur le bilan de masse reste faible (HASSANE MAINA & ACKERER, 2017).

2.3.3 Résolution des différents modèles couplés

SoVegI est résolu de haut en bas le long du continuum sol-plante-atmosphère. Ainsi pour un pas de temps de 30 minutes, correspondant à la résolution temporelle du forçage météorologique, les étapes de résolution sont les suivantes :

1. calcul du LAI du jour
2. calcul du transfert radiatif dans la canopée ([sous-section 2.1.1](#))
3. calcul de l'interception de la canopée, de l'évaporation depuis la partie mouillée de la canopée et de l'évaporation du sol ([sous-section 2.2.5](#)).
4. calcul du modèle de canopée à partir du ψ_{top} du pas de temps précédent (30 min) ([sous-section 2.3.1](#)). Calcul d'une nouvelle transpiration (E) et donc d'un nouveau flux en haut du tronc (q_{top}).
5. résolution du problème de transport en considérant q_{top} constant sur 30 minutes (équations [2.117](#), [2.121](#) et [2.120](#)). Calcul d'un nouveau profil de pression (ψ) et d'un nouveau potentiel hydrique au sommet du tronc (ψ_{top}).

L'étape 5 implique l'utilisation d'un pas de temps secondaire par rapport au pas de temps principale. Ce dernier est fixe et donné par la résolution temporelle des données météorologiques de forçage. Le pas de temps secondaire varie entre un pas de temps minimum et un pas de temps maximum définis en amont de la simulation. L'évolution du pas de temps secondaire est fonction de la facilité de convergence du code (figure [2.7](#)). Si l'algorithme converge rapidement, le pas de temps est augmenté. Si l'algorithme ne converge pas en un nombre raisonnable de sous itérations, le pas de temps est diminué et la résolution du pas de temps secondaire reprend à partir du dernier pas de temps secondaire ayant convergé. Dans le cas où l'algorithme ne converge pas au pas de temps minimal autorisé, l'algorithme utilise un schéma explicite ([section 2.3.2](#)).

Lorsque le LAI est nul (hiver), les points 2 et 4 de la liste précédente sont supprimés. La transpiration de la canopée est nulle, $q_{top} = 0$ et l'interception de la pluie par la canopée est nulle.

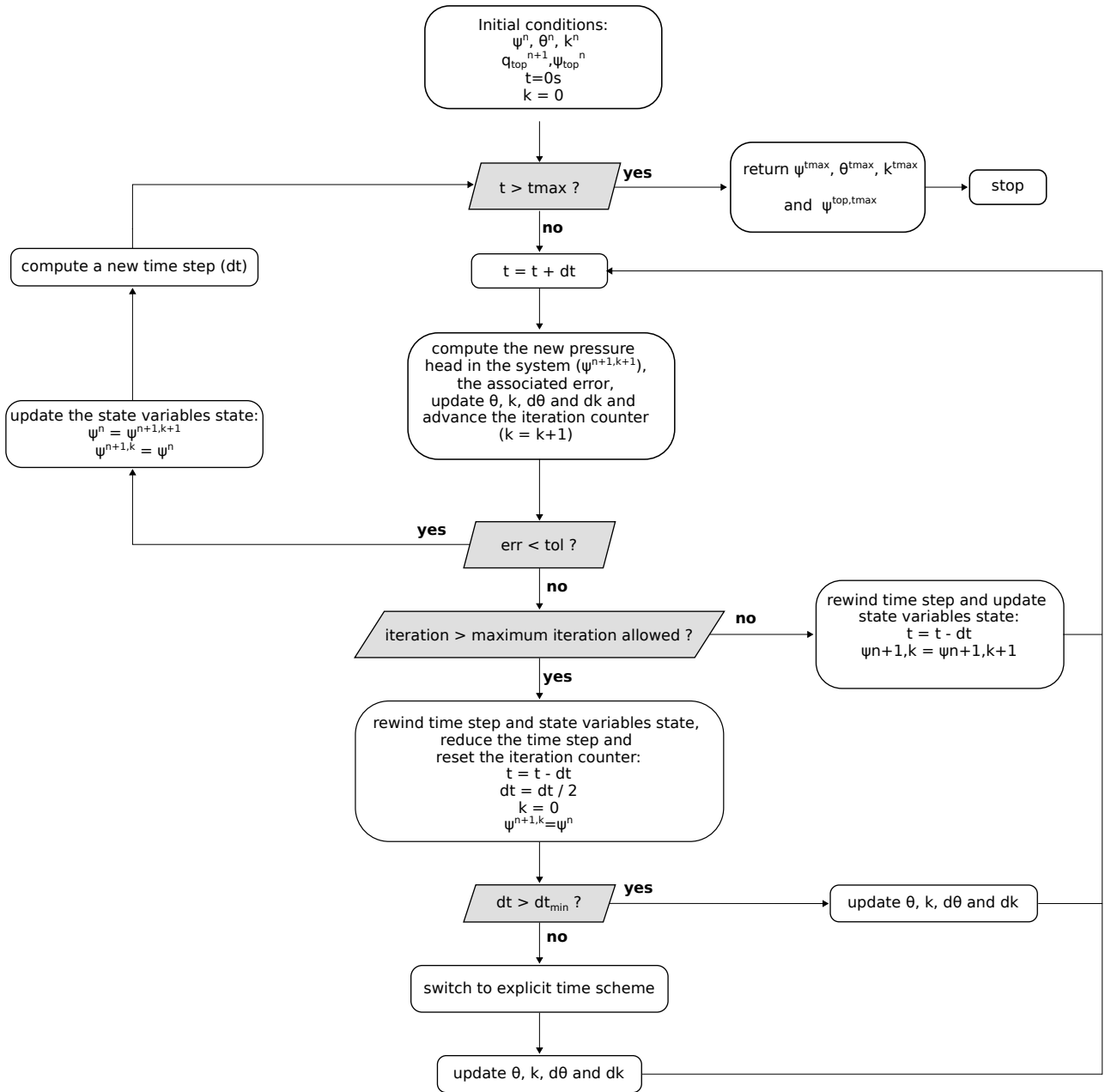


FIGURE 2.7 – Algorithme de la résolution du transport hydraulique dans le modèle SoVegI.

2.3.4 Organisation du code

Les équations de SoVegI sont implémentées selon le paradigme de la programmation orientée objet (POO). Une exécution du modèle est une instance de la classe *class_model*. Une classe est un cadre général de formalismes permettant de regrouper des méthodes (fonctions) et des attributs cohérents. La classe *class_model* possède plusieurs objets issus d'autres classes comme attributs (voir figure 2.8) :

- objet **pheno** (de la classe *class_phenology*) : regroupe les paramètres et fonctions permettant de calculer la phénologie de l'écosystème.
- objet **root** (de la classe *class_root*) : regroupe les paramètres liés aux racines (profondeur racinaire, distribution du profil des racines, conductivité hydraulique sol-racines, propriétés hydrauliques du système racinaire...). Il regroupe également les fonctions permettant de calculer le prélèvement racinaire.
- objet **soil** (de la classe *class_soil*) : regroupe les paramètres des fonctions de rétention /

de conductivité hydraulique du sol, les informations sur la géométrie du profil de sol. Il regroupe également les fonctions de rétention et de conductivité hydraulique.

- objet **stem** (de la classe *class_stem*) : regroupe les paramètres des équivalents des fonctions de rétention / conductivité hydraulique pour le tronc et les informations sur la géométrie de l'arbre. Il regroupe également les fonctions de rétention / conductivité hydrauliques dans le tronc
- objet **grid** (de la classe *class_grid*) : regroupe les paramètres géométriques pour la construction du maillage géométrique du SPAC. Les fonctions pour construire le maillage ainsi que les vecteurs de coordonnées géométriques.
- objet **solver** (de la classe *class_solver*) : regroupe les fonctions permettant de calculer les flux, de remplir la matrice du système linéaire pour résoudre le problème de transport hydraulique dans le SPAC et de résoudre le système.
- objet **forcing** (de la classe *class_forcing*) : permet de lire les forçages météorologiques du modèle. Permet également d'interpoler ces données au pas de temps de calcul de SoVegI
- objet **outFile** (de la classe *class_outFile*) : permet de créer et remplir l'objet stockant les sorties du modèle (*NetCDF*).
- objets **sunlit_bigleaf** et **shaded_bigleaf** (de la classe *class_bigleaf*) : regroupent les propriétés optiques, hydrauliques et photosynthétiques des deux parties de la canopée. Cette classe regroupe également les fonctions permettant de calculer le modèle de pho-

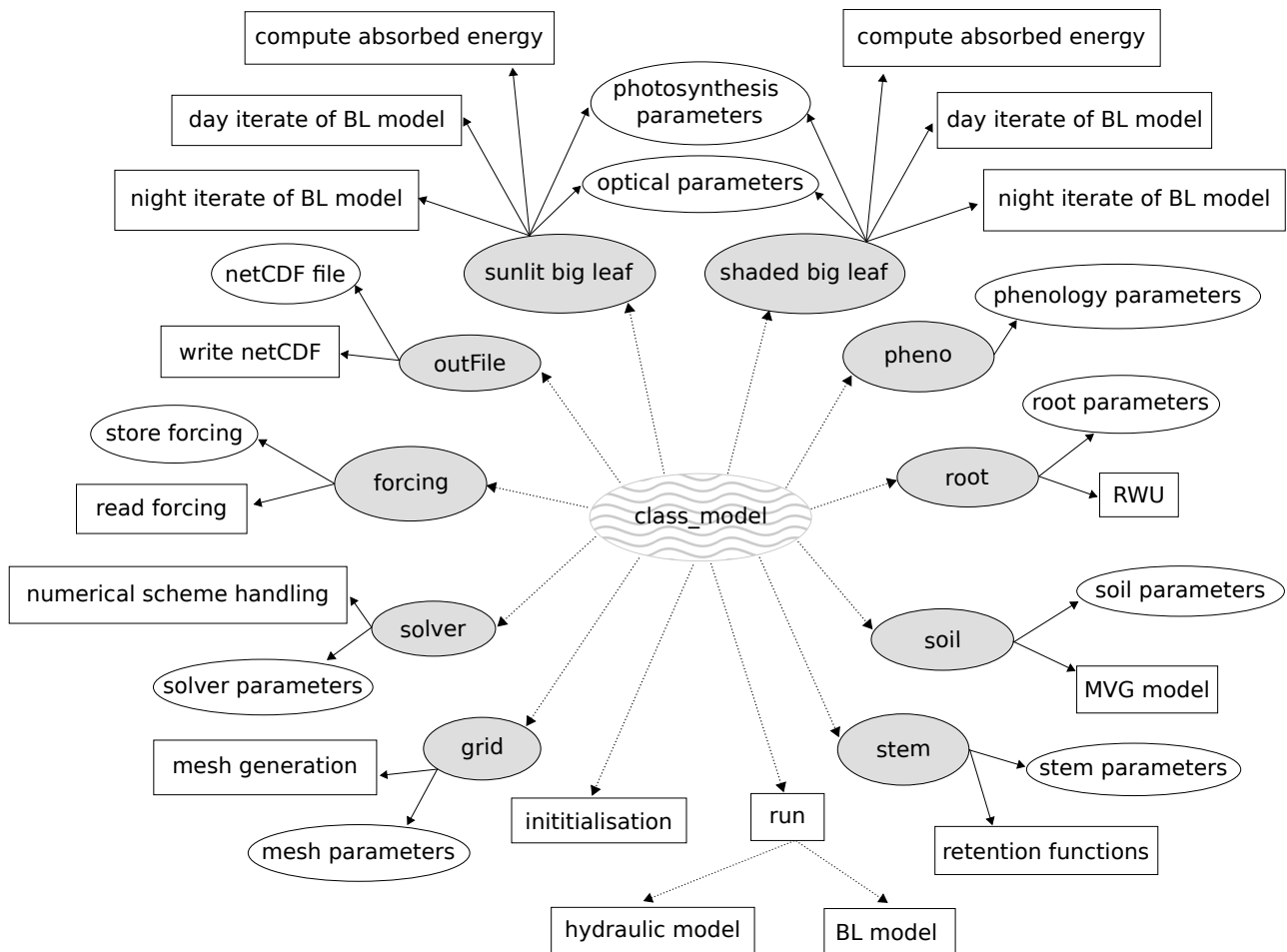


FIGURE 2.8 – Structure du modèle SoVegI. L'ovale *class_model* représente la classe dans laquelle est implémentée le modèle. Les ovales grisés en périphérie sont les objets principaux inclus dans la classe *class_model*. Les rectangles représentent les méthodes principales de chaque classe. Les ovales représentent les paramètres du modèle.

tosynthèse de Farquhar, de la conductance stomatique, des conductances. Elle permet également de calculer le transfert radiatif dans la canopée et de résoudre le modèle couplé de canopée.

Les deux méthodes importantes de la classe *class_model* sont les méthodes d'initialisation et de calcul. La méthode d'initialisation appelle les différentes méthodes des différents objets permettant de lire les paramètres des différentes parties du SPAC et d'initialiser le fichier de sortie. La méthode de calcul suit les étapes de calcul présentées en [sous-section 2.3.3](#).

Les sorties du modèles sont stockées dans un fichier *NetCDF*, un format de fichier binaire permettant de stocker et lire facilement un grand nombre de données dans divers formats.

2.4 Conclusion du chapitre

Ce chapitre a présenté les différents formalismes utilisés pour représenter le cycle de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère dans SoVegI. L'originalité de l'approche proposée repose sur (i) l'inclusion du processus de transport hydraulique dans la plante en s'appuyant sur des équations de conservation de la masse (équations [2.120](#) et [2.121](#)), (ii) la représentation mécaniste du processus de transfert d'eau dans la partie non saturée du sol couplé à une représentation macroscopique du prélèvement racinaire (équations [2.117](#) et [2.124](#)), (iii) l'utilisation d'un modèle bio-physique des processus de la canopée permettant de déterminer une demande transpirative de la végétation portée par ses besoins physiologiques (équations [2.68](#), [2.69](#), [2.70](#), [2.71](#), [2.90](#), [2.95](#) et [2.112](#)), (iv) la représentation explicite des effets de la limitation en eau sur les processus bio-physiques de la canopée (équations [2.90](#)) et (v) une résolution numérique rigoureuse du modèle bio-physique de la canopée et des équations de transport hydraulique dans le continuum qui assure la conservation de la masse et fait de SoVegI un modèle rapide (voir [section 2.3](#)).

Plusieurs études ont rapporté que l'inclusion du processus de transport hydraulique améliore l'estimation des flux d'eau de la canopée, particulièrement en période de sécheresse (BONAN et al., [2014](#); CHRISTOFFERSEN et al., [2016](#); ELLER et al., [2020](#); SABOT et al., [2020](#)). Par conséquent, il est de plus en plus implémenté dans la dernière génération de modèle représentant le continuum sol-plante-atmosphère (XU et al., [2016](#); KENNEDY et al., [2019](#); DE KAUWE et al., [2020](#)). Ainsi, SoVegI peut être utilisé pour étudier des questions de recherche actuelles sur l'importance et la coordination des différents processus bio-physiques en cas de sécheresse (MARTIN-STPAUL et al., [2017](#); BLACKMAN et al., [2023](#)) ou sur la mortalité des arbres (LEMAIRE et al., [2021](#); DE KAUWE et al., [2022](#)). La représentation mécaniste des différents processus inclus dans SoVegI assure d'une part un niveau de complexité équivalent dans la représentation des différents processus et d'autre part une robustesse accrue du modèle dès lors que ses paramètres sont mesurables (PRENTICE et al., [2015](#)).

Par ailleurs, le choix d'une représentation explicite du continuum ouvre des perspectives sur des questions de recherche encore en suspens telles que l'effet de la discrétisation spatiale sur le calcul des flux dans le continuum, la spatialisation des caractéristiques hydrauliques de la plante et leur rôle en cas de sécheresse ou encore l'interaction entre le sol et les processus bio-physiques de la plante lorsque la disponibilité en eau est limitée.

Enfin, l'organisation modulaire du code en fait un outil évolutif, permettant de tester facilement différentes hypothèses.

L'implémentation numérique d'un développement théorique de formalismes est la première étape dans la construction d'un modèle. La suivante consiste à la tester pour s'assurer que l'implémentation du code est conforme au formalisme théorique. Or tester un code demande des

données de références contre lesquelles les résultats du modèle sont comparés. Par exemple, dans le cas de SoVegI, tester le module de transfert radiatif demande des données de radiations, tester l'implémentation du modèle de canopée demande des données de transpiration ou d'assimilation de carbone, tester le modèle de transport hydraulique demande des données de teneur en eau dans le sol. Ces données peuvent être synthétiques ou réelles. Ici, l'implémentation de SoVegI est comparée pour partie à des données synthétiques et pour partie à des données réelles et fera l'objet d'un chapitre à part entière (chapitre 4). En attendant, le chapitre suivant présente le site d'étude d'où proviennent les données pour tester l'implémentation numérique de SoVegI.

Présentation du site de Hesse et des données utilisées

Sommaire

3.1	Présentation du site	84
3.1.1	Peuplement forestier	84
3.1.2	Pédologie	85
3.1.3	Météorologie	86
3.2	Dispositifs de mesure et données utilisées	87
3.2.1	Tour à flux et technique d'eddy covariance	87
3.2.2	Flux de chaleur latente, sensible et GPP	89
3.2.3	Teneur en eau du sol	91
3.3	Conclusion du chapitre	92

Ce chapitre présente le site atelier de Hesse (FR-Hes), qui a été utilisé durant cette thèse pour tester le développement du modèle SoVegI.

Le site atelier est situé au cœur de la forêt domaniale du village de Hesse qui s'étend sur 485 ha. Instrumenté depuis 1996 par le centre de recherche forestière INRAE de Nancy, le site doit permettre de répondre à des questionnements scientifiques portant sur (i) les capacités de stockage en carbone des forêts, (ii) la modélisation du bilan hydrique en forêt, (iii) la régénération naturelle des peuplements forestiers et (iv) les phénomènes climatiques extrêmes (https://meta.icos-cp.eu/resources/stations/ES_FR-Hes, consulté en septembre 2024). Dans le cadre des axes (i) et (ii) des objectifs énoncés précédemment, les flux d'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère sont mesurés en continu.

La première partie de ce chapitre présente les caractéristiques physiques et les données micrométéorologiques du site atelier de Hesse. La partie suivante présente les autres données mesurées sur le site, qui seront utilisées par la suite pour tester le modèle et démontrer son potentiel d'utilisation.

3.1 Présentation du site

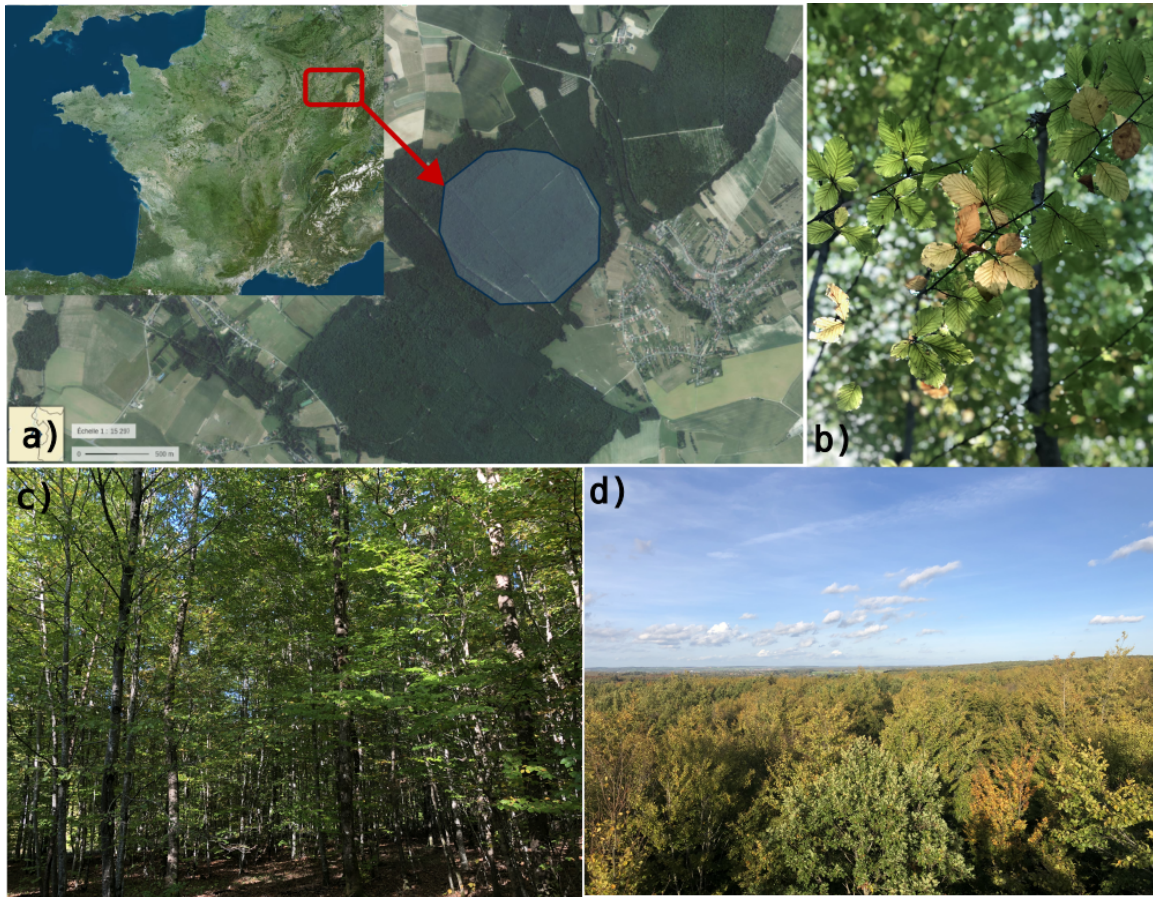


FIGURE 3.1 – Illustration du peuplement de la forêt de Hesse. (a) Carte de localisation du site et empreinte de la tour à flux (en bleu). (b) Feuilles de hêtre. (c) Structure du peuplement depuis le dessous de la canopée. (d) Vue du dessus de la canopée

3.1.1 Peuplement forestier

Le site atelier de Hesse 1 est une parcelle forestière de 0.6 ha située dans la forêt domaniale du village de Hesse, dans le département français de la Moselle ($48^{\circ} 0.453$ N, $7^{\circ} 03.877$ E)

(figure 3.1a). Situé à 300 m d'altitude, le site présente une topographie plate.

Le peuplement forestier est dominé par des hêtres communs (*Fagus Sylvatica*), qui constituaient environ 90 % des arbres présents sur la parcelle au début des années 2000 (figure 3.1b). En 2003, les arbres avaient 35 ans en moyenne (± 5 ans) et provenaient majoritairement d'une régénération naturelle. L'indice foliaire annuel (LAI) varie entre 5.2 et 7.1 avec une valeur maximale de $8.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ atteinte en 2008 (tableau 3.1 et voir TUZET et al. (2017)). Le sous-étage est peu développé (figure 3.1c) et le peuplement est relativement homogène en termes de structure (figure 3.1d). En 2005, la hauteur moyenne des arbres était de 16,2 m, tandis que les 10 % les plus hauts atteignaient 18,3 m (GRANIER et al., 2008).

L'Office National des Forêts (ONF) gère la parcelle dans un objectif de production de bois. Une éclaircie réalisée durant l'hiver 2004-2005 a réduit la densité du peuplement, passant de 3186 tiges ha^{-1} en 2002-2003 à 2617 tiges ha^{-1} en 2008 (BETSCH, 2010). La surface terrière, initialement de $21,6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en 2002, a augmenté à $25,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en 2003, avant de redescendre à $23,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en 2008.

TABLE 3.1 – LAI et phénologie du site FR-Hes

Année	LAI	Jour de début de saison	Jour de fin de saison
1997	5.00	122	279
1998	6.45	121	279
1999	5.39	119	271
2000	4.83	118	290
2001	7.34	123	302
2002	7.70	121	287
2003	7.73	117	293
2004	8.14	117	297
2005	5.11	122	280
2006	6.47	123	300
2007	7.64	109	297
2008	8.60	120	286
2009	8.38	109	290
2010	6.30	119	291
2011	7.56	112	300

Le LAI maximal du peuplement ainsi que les dates de début et fin de saison varient d'une année à l'autre (voir tableau 3.1). Le LAI est généralement autour de 7.5, ce qui implique une canopée très fermée. Le sous-étage végétal est peu développé du fait de l'absence de lumière sous la canopée (figure 3.1c). Sa contribution au cycle de l'eau est négligée. La brusque chute de LAI en 2005 s'explique par des travaux d'éclaircie effectués dans le peuplement durant l'hiver 2004-2005.

3.1.2 Pédologie

Le sol est intermédiaire entre un luvisol et un luvisol stagnique (GRANIER et al., 2000). La texture de la couche supérieure est de l'argile limoneuse. Entre 0 et 100 cm de profondeur, les teneurs en argile varient entre 25 % et 35 % et atteignent 40 % en dessous de 100 cm. La majorité de la biomasse racinaire se trouve dans la couche de sol de 0 à 40 cm de profondeur, bien que des racines fines aient été observées jusqu'à 150 cm sous la surface du sol (PEIFFER, 2005).

La réalisation d'une fosse pédologique a permis d'estimer les valeurs de paramètres des relations constitutives reliant la teneur en eau à la pression ou la conductivité hydraulique à la pression (voir [tableau 3.2](#)).

TABLE 3.2 – Paramètres des fonctions de Mualem et Van Genuchten utilisées pour le site FR-Hes.

Profondeur (m)	θ_{sat} ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$)	θ_{res} ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$)	α (m^{-1})	η (-)	K_{sat} (m s^{-1})
0.49	0.51	0.00	3.10	1.20	1.0×10^{-4}
0.59	0.46	0.00	2.00	1.16	1.0×10^{-4}
0.61	0.46	0.00	1.50	1.11	8.0×10^{-6}
0.75	0.39	0.00	1.37	1.06	8.0×10^{-6}

3.1.3 Météorologie

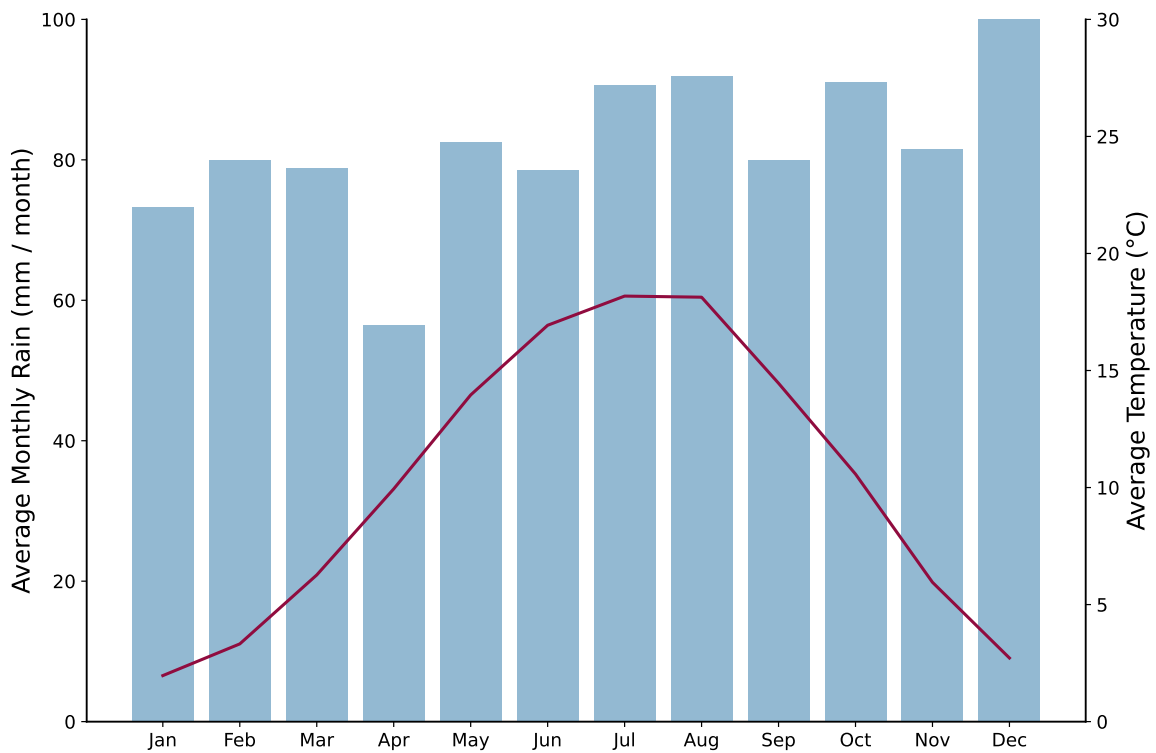


FIGURE 3.2 – Diagramme ombrothermique du site FR-Hes. En bleu la pluie moyenne mensuelle sur la période 1997-2011 et en rouge la température moyenne mensuelle sur la même période.

Le site est marqué par une pluviométrie abondante (985 mm/an en moyenne sur la période 1997-2011) et une saisonnalité marquée par des hivers froids et des étés chauds ([figure 3.2](#)), caractéristiques d'un climat semi-continental (JOLY et al., [2010](#)).

L'année 2003 a été marquée par une sécheresse importante en Europe de l'ouest, caractérisée par sa durée exceptionnellement grande (plus de 6 mois en France et en Allemagne) et son intensité (GRANIER et al., [2007](#)). Elle a provoqué à la fois un déficit hydrique important et des températures estivales élevées ([figure 3.3](#)). STOTT et al. ([2004](#)) ont montré que les activités humaines ont exacerbé l'intensité de cet événement météorologique extrême et rare. Outre ses conséquences directes pour les populations, cet épisode de sécheresse a provoqué une baisse importante de la productivité des écosystèmes végétaux (cultures et forêts), qui a induit une baisse de 30% de l'absorption primaire en carbone, compensant les effets de séquestration des quatre années précédentes (CIAIS et al., [2005](#)).

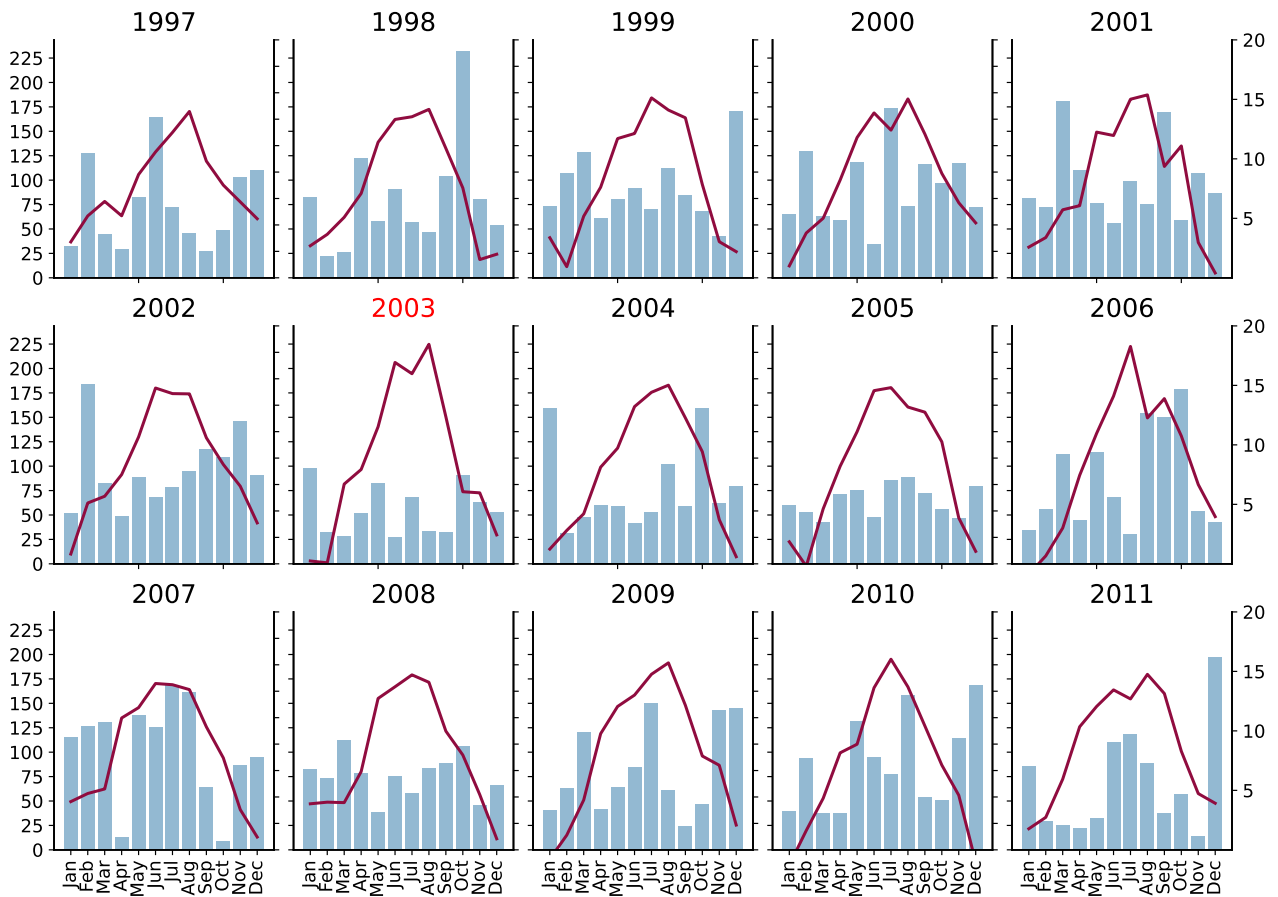


FIGURE 3.3 – Diagrammes ombrothermiques pour les années de 1997 à 2011. En bleu la pluie moyenne mensuelle sur la période (mm/mois) et en rouge la température moyenne mensuelle sur la même période (°C).

3.2 Dispositifs de mesure et données utilisées

3.2.1 Tour à flux et technique d'eddy covariance

Le site expérimental fait partie du réseau de surveillance ICOS (*Integrated Carbon Observation System*), un réseau de 180 sites en Europe dédié à l'étude du cycle du carbone dans les différentes composantes du système climatique (atmosphère, océan et surface terrestre). Parmi ces 180 sites, environ 80 sont dédiés à l'étude des échanges d'eau, de carbone et d'énergie entre les écosystèmes terrestres et l'atmosphère grâce à la technique d'eddy covariance (https://meta.icos-cp.eu/resources/stations/ES_FR-Hes, consulté en juillet 2024).

Cette technique permet de caractériser le fonctionnement des écosystèmes, d'étudier les cycles locaux d'eau et d'énergie ou d'étudier les interactions entre la terre et l'atmosphère afin de paramétrer les modèles biogéochimiques (KAIMAL & WYNGAARD, 1990; BLUMQUIST et al., 2006). Le cadre théorique de la méthode a été développé à la fin du XIXe siècle, mais les premières applications pratiques ont dû attendre les années 1950 et le développement de capteurs d'échantillonnage de gaz à haute fréquence (SWINBANK, 1951). Les premières utilisations de la technique d'eddy covariance se sont principalement concentrées sur la structure de la turbulence dans la couche limite et sur le transfert de chaleur ou de quantité de mouvement. Les mesures des flux de CO₂ et de vapeur d'eau ont commencé plus tard, d'abord sur des cultures dans les années 1960 (LEMON, 1960), puis sur des forêts dans les années 1970 (DENMEAD, 1969; JARVIS, 1976a) et enfin sur divers autres écosystèmes tels que la toundra (COYNE & KELLEY, 1975) ou les marais (HOUGHTON & WOODWELL, 1980).

L'idée générale de la technique est d'effectuer un bilan de masse et d'énergie sur un volume de contrôle étendu, appelé empreinte de la tour à flux. L'écoulement atmosphérique étant turbulent, il est parcouru de tourbillons de différentes tailles. Par conséquent, la diffusion de l'énergie, de la quantité de mouvement ou des quantités vectorielles est turbulente (diffusion ou dispersion turbulente). Pour tenir compte de la contribution de tous les tourbillons de taille différente, les flux entrants et sortants du volume de contrôle sont déterminés en évaluant à haute fréquence temporelle (≈ 10 ou 20 Hz) la vitesse du vent et la concentration en eau ou en CO_2 . Les composantes du vent et la concentration de vapeur d'eau sont mesurées à l'aide d'anémomètres soniques et d'analyseurs de gaz respectivement (figure 3.4b). La technique d'eddy covariance repose sur plusieurs hypothèses qui permettent de calculer les valeurs de flux à partir des différentes valeurs mesurées. L'écoulement atmosphérique est supposé être orthogonal à la composante de gravité (pas de composante verticale du vent), le champ de mesure doit être plat et homogène pour négliger les effets d'advection, et l'équation de Reynolds moyennée de Navier-Stokes (RANS) est simplifiée en utilisant diverses hypothèses telles que l'approximation de Boussinesq (les fluctuations de la densité atmosphérique sont négligées dans l'équation RANS, sauf en face du terme de gravité). L'estimation finale des flux est obtenue en analysant la covariance de la vitesse verticale du vent avec d'autres grandeurs scalaires comme la concentration en vapeur d'eau. Ainsi, les erreurs de mesure varient entre 5% et 15% pour l'estimation du flux de chaleur latente et entre 10% et 20% pour l'estimation du flux de chaleur sensible, en fonction du modèle d'anémomètre sonique (MAUDER et al., 2008). Le lecteur est invité à consulter la littérature spécialisée pour plus d'informations sur le formalisme utilisé en mécanique des fluides turbulents (par exemple D. BALDOCCHI et al., 2001 ; FOKEN, 2008 ; LEE, 2018).

L'anémomètre sonique et l'entrée d'air pour l'analyseur de gaz (Vector Instrument, UK) (figure 3.4b) sont placés au sommet de la tour à flux, de sorte à dépasser la hauteur maximale de la canopée (figure 3.4a). Un pluviomètre (ARG 100, EM lmt, Sunderland, UK), des pyranomètres (CNR1, KIPP et ZONEN, Delft, NL) mesurant les grandes et les courtes longueurs d'ondes (figure 3.4c), des thermomètres et hygromètres (INRA, FR) permettant de mesurer l'humidité relative de l'air complètent le dispositif expérimental pour déterminer les conditions micrométéorologiques locales. Les variables micrométéorologiques sont mesurées à un pas de temps de l'ordre de la

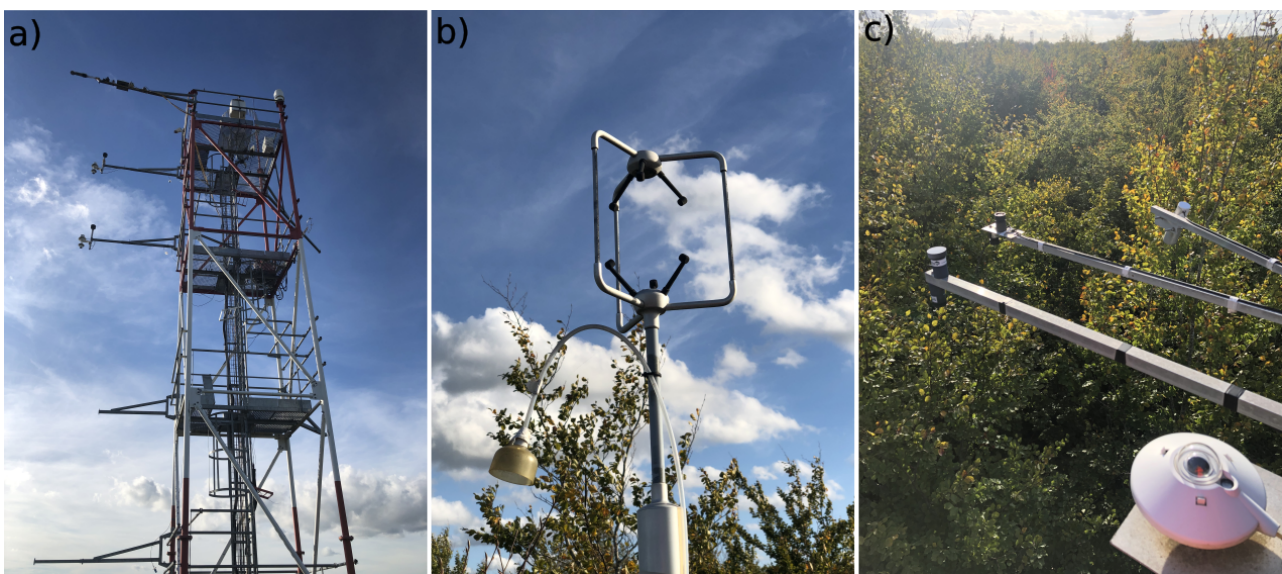


FIGURE 3.4 – Tour à flux et équipements de mesure. (a) Vue générale de la nouvelle tour (à partir de 2012), (b) Anémomètre sonique et entrée d'air pour l'analyseur de gaz et (c) Capteurs de radiations

seconde (variable en fonction des capteurs) tandis que les données de l'anémomètre sonique et de l'analyseur de gaz sont échantillonnées 20 fois par seconde (fréquence de 20 Hz). Une centrale d'acquisition (Campbell CR7, Campbell Scientific Inc, Logan, UT, USA) relève ces données et en calcule les moyennes toutes les 30 minutes, pas de temps des données finales.

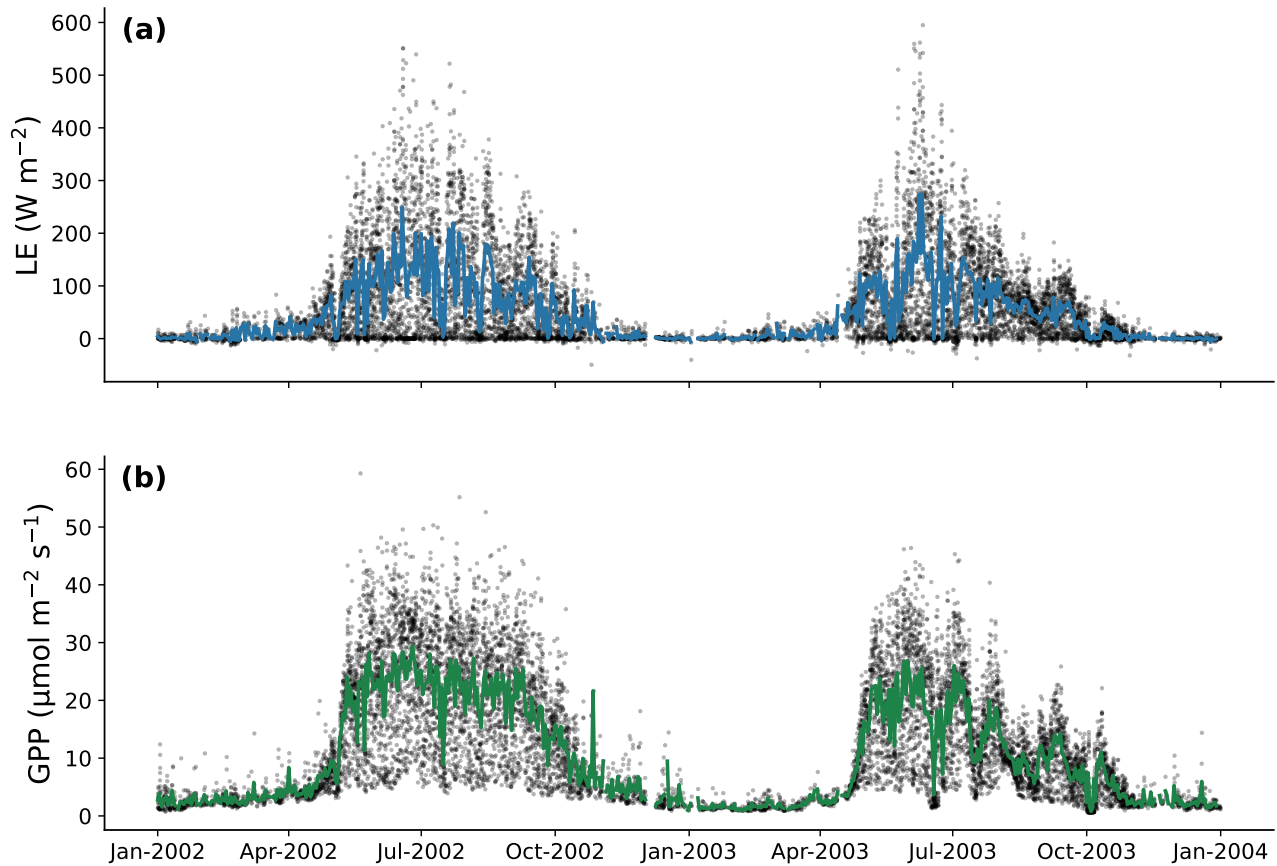


FIGURE 3.5 – (a) Flux de chaleur latente et (b) GPP des années 2002 et 2003. Les points représentent les données semi-horaires dont la qualité est suffisante ($flag = 0$). Les traits pleins représentent les moyennes journalières et inclues les valeurs mesurées la nuit.

La technique d'eddy covariance a l'avantage d'offrir une haute résolution temporelle, une haute précision dans les mesures et de solides fondements théoriques (LIAO et al., 2023). Ainsi, cette technique est appliquée sur plus de 1000 sites à travers le globe, sur différents types d'écosystèmes (PAPALE, 2020). Cependant, la dépendance de la technique aux conditions topographiques, la petite empreinte spatiale de la tour (seulement entre 500 m et 1 km autour de la tour) et les difficultés à installer et maintenir l'installation dans le long terme limitent son déploiement.

3.2.2 Flux de chaleur latente, sensible et GPP

Outre les données micrométéorologiques, deux produits de la tour à flux sont principalement utilisés dans cette étude : le flux de chaleur latente (LE) et la production primaire brute (GPP).

La production primaire brute est une mesure indirecte de la tour à flux. La somme des flux de carbone échangés à travers le volume de contrôle de la tour à flux est l'échange net de l'écosystème (NEE), généralement exprimé en $\text{kg(C) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $\text{mol(C) m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Il mesure la variation de stock globale de carbone sur l'écosystème. Par convention, $NEE < 0$ implique que du carbone est absorbé par l'écosystème (puits de carbone) et à l'inverse,

$NEE > 0$ signifie que du carbone quitte l'écosystème (source de carbone). Une partie du carbone absorbé par l'écosystème est utilisée par les plantes pour maintenir diverses fonctions écophysiologiques (photosynthèse, croissance). C'est la respiration autotrophe (R_a). Par ailleurs, les micro-organismes vivant dans le sol (bactéries, champignons, ...) décomposent la matière organique présente en produisant du CO_2 qui retourne à l'atmosphère sous forme gazeuse, c'est la respiration hétérotrophique (R_h). La somme de R_a et R_h est appelée respiration de l'écosystème (R_{eco}). Ainsi, la GPP est la différence entre NEE et R_{eco} :

$$GPP = R_a - R_h - NEE = R_{eco} - NEE \quad (3.1)$$

La difficulté réside dans l'estimation de R_{eco} , élément clé pour l'évaluation de la GPP . Plusieurs méthodes sont utilisées. L'une consiste à évaluer R_{eco} à partir des données de NEE nocturnes. La nuit, en l'absence de photosynthèse, $GPP = 0$ et $R_{eco} = NEE$. Une fonction estimant R_{eco} en fonction de la température est paramétrée, puis extrapolée aux données diurnes (REICHSTEIN et al., 2005). Une autre méthode consiste à calibrer un modèle de GPP à partir de la courbe de réponse de la photosynthèse à la lumière (*light response curve*). Le terme R_{eco} est modélisé par une fonction dépendant de la température. En utilisant l'équation 3.1, les modèles de GPP et R_{eco} sont calibrés de manière à reproduire les données de NEE observées (LASSLOP et al., 2010). Sur le site de Hesse, les données de GPP sont produites à partir de la première méthode (REICHSTEIN et al., 2005). Dans les deux approches précédentes, R_{eco} est estimée d'après un modèle. Les paramètres de ce modèle ne sont pas stationnaires mais varient dans le temps. Ils sont estimés sur des courtes durées à intervalles de temps réguliers puis lissés sur une plus grande période. Pour pallier cet inconvénient, de nouvelles approches sont développées, notamment en utilisant des réseaux de neurones (TRAMONTANA et al., 2020).

La figure 3.5 présente les données de flux de chaleur latente LE et de GPP pour les années 2002 (hydrologiquement normale) et 2003 (sécheresse). Les deux flux suivent une saisonnalité marquée. Le flux de chaleur latente est presque nul de décembre à février, il augmente progressivement au printemps et connaît un pic vers juin-juillet avant de décroître progressivement jusqu'en décembre (figure 3.5a). Cette dynamique est expliquée d'une part par la contribution du sol au flux de chaleur latente, visible hors saison végétative (de novembre à avril) et d'autre part par la transpiration de la végétation durant la saison végétative (de mai à octobre). La part de l'évaporation physique du sol par rapport à la transpiration est faible dans l'évapotranspiration totale (SCHLESINGER & JASECHKO, 2014), d'autant plus sur le site atelier de Hesse où peu d'énergie parvient au sol du fait du couvert forestier important. Le flux de chaleur latente moyen est typiquement compris entre 300 et 400 $W m^{-2}$ un jour d'été, avec des pics allant jusqu'à $\approx 500 W m^{-2}$ sur 30 minutes. De manière analogue, le flux de GPP est proche de 0 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ l'hiver, de novembre à avril, augmente rapidement lors de la reprise de la végétation au printemps et diminue progressivement de septembre à début novembre (figure 3.5b). Les valeurs moyennes typiques d'un jour d'été sont comprises entre 20 et 30 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ avec des pics autour de 50 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ sur 30 minutes.

Durant l'année 2003, le cycle saisonnier observé durant l'année 2002 s'estompe à partir du mois de juillet. Le GPP diminue progressivement entre début juillet et fin août pour atteindre une valeur moyenne journalière d'environ 5 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ (contre 30 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ l'année précédente). Cette dynamique est également observée pour le flux de chaleur latente, mais moins clairement en raison de sa plus grande variabilité. Cette diminution des échanges gazeux avec l'atmosphère est une conséquence directe de la sécheresse (REICHSTEIN et al., 2002 ; BRÉDA et al., 2004 ; GRANIER et al., 2007) et des rétroactions entre les conditions hydriques du sol et la végétation.

3.2.3 Teneur en eau du sol

La teneur en eau du sol est mesurée à quatre profondeurs différentes : 10 cm, 30 cm, 55 cm et 80 cm à l'aide de sondes TDR (*Time Domain Reflectometry*), par le système TRASE (Soil Moisture Equipment Corp, Santa Barbara, USA). Quatre répliques ont été faits pour les mesures à 10 cm, 30 cm et 55 cm et seulement deux pour les mesures à 80 cm.

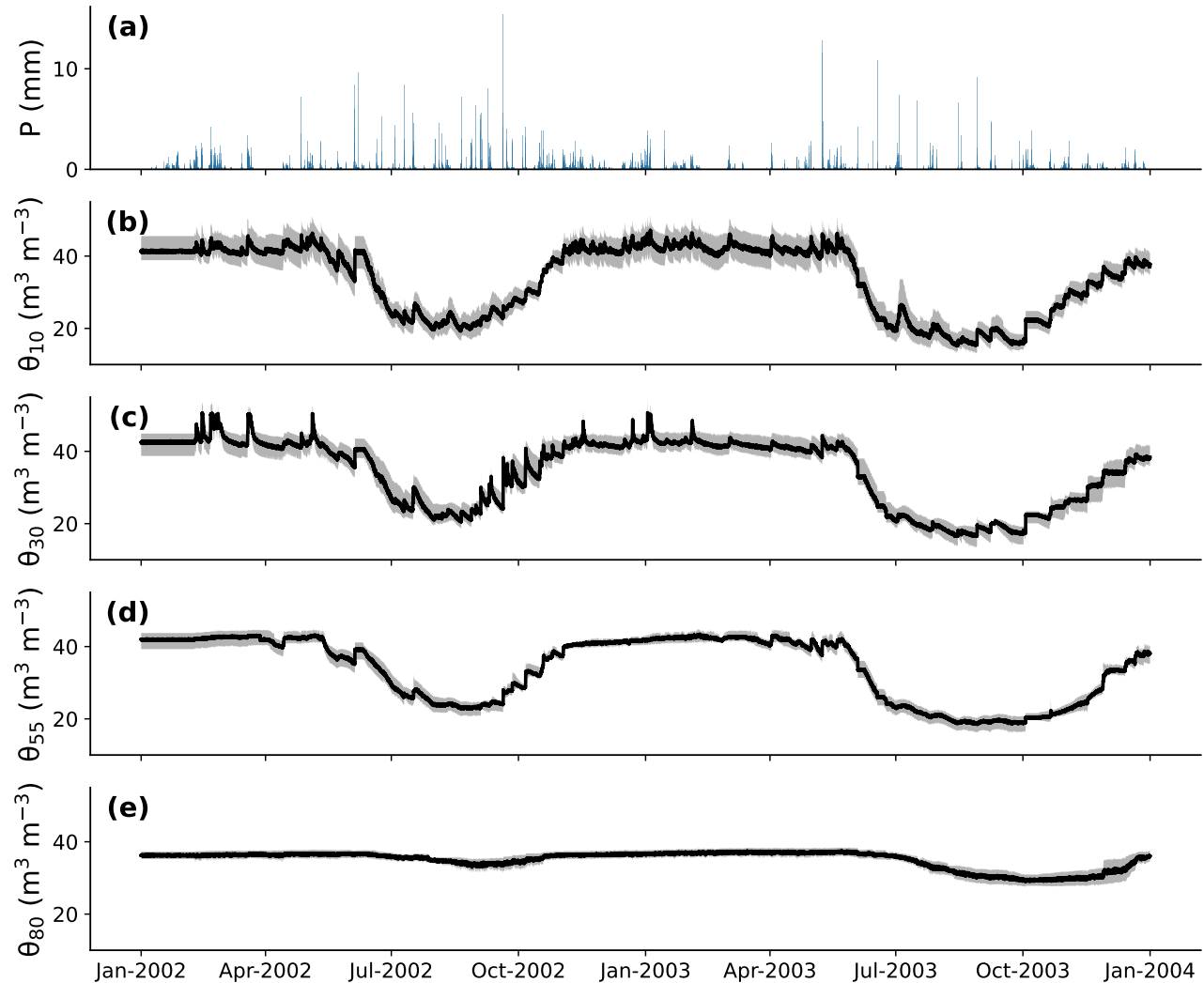


FIGURE 3.6 – (a) Précipitations, (b) teneurs en eau dans le sol à 10 cm, (c) à 30 cm, (d) à 55 cm (d) et (e) à 80 cm de profondeur pour les années 2002 et 2003. Les courbes noires représentent les moyennes de la teneur en eau et les parties grisées l'écart entre les minimums et maximums de chaque mesures (dupliques).

La figure 3.6 présente les données mesurées durant les années 2002 et 2003. Les teneurs en eau varient de $0.51 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ (sol saturé, voir 3.2) à $0.1 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ en cas de sécheresse. La dynamique saisonnière est fortement marquée. Le sol est proche de la saturation en eau en période hivernale (de novembre à fin avril) et se déshumidifie progressivement entre les mois de mai et août avant de se remplir de nouveau entre septembre et début novembre. La baisse de teneur en eau pendant la période avril-août est principalement due au prélèvement racinaire. L'évaporation physique du sol peut contribuer à l'assèchement des couches superficielles (10 premiers centimètres) mais n'influe pas sur l'humidité du reste de la colonne de sol (BALUGANI et al., 2018). L'amplitude de la dynamique de l'humidité dans le sol diffère en fonction de la profondeur. Cette dynamique est beaucoup plus marquée pour les couches superficielles (figures 3.6b, c et d) que pour les couches plus en profondeur (figure 3.6e). Cela s'explique par (i) le

changement des propriétés hydrodynamiques avec la profondeur de sol (voir [tableau 3.2](#)) et (ii) la distribution du profil racinaire qui n'est pas homogène sur toute l'épaisseur.

Les teneurs en eau des années 2002 et 2003 exhibent des différences notables. En 2002, les teneurs en eau dans le sol commencent à baisser à partir de mai. Les précipitations du mois de juin retardent la baisse estivale des teneurs en eau qui atteint un minimum en août pour les couches de sol plus superficielles (figures [3.6b](#), [c](#) et [d](#), 18, 20 et 23 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ respectivement). Cette baisse atteint les couches profondes plus tardivement (septembre) et l'amplitude y est plus faible (minimum à 0.34 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ pour un maximum hivernal de 0.36 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$, figure [3.6e](#)). Les valeurs hivernales sont atteintes de nouveau début novembre pour les couches superficielles et profondes. En 2003, la baisse du niveau de la teneur en eau dans le sol est entamée à partir de mi-mai. Les minimums de teneur en eau dans le sol observés pour l'année 2002 sont atteints début juillet 2003 et le minimum global de l'année 2003 est atteint fin août 2003 avec des teneurs en eau de 0.15, 0.18 et 0.20 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ pour les couches les plus superficielles du sol (figures [3.6b](#), [c](#) et [d](#) respectivement). Ces minima sont environ 15% plus bas que ceux de l'année 2002. Les couches profondes sont également impactées, leur minimum étant atteint début octobre, à 0.30 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$. Les valeurs de teneur en eau de l'année 2003 sont remarquables par rapport à leurs faibles valeurs, mais également par rapport à l'étendue temporelle pendant laquelle ces valeurs peuvent être observées. Les valeurs hivernales ne sont retrouvées qu'à partir de janvier 2004, pour toutes les couches de sol. Ce déficit hydrique est en partie expliqué par les faibles précipitations printanières et estivales (figure [3.6a](#)).

3.3 Conclusion du chapitre

Ce chapitre a présenté le site de Hesse (FR-Hes), site expérimental en contexte forestier faisant partie du réseau ICOS et constitué en majorité de hêtres communs (*Fagus Silvatica*). Une tour à flux ainsi que d'autres équipements destinés à mesurer les flux d'eau dans le continuum sol-plante permettent de mesurer, entre autres, les teneurs en eau dans le sol, le flux de chaleur latente de l'écosystème ainsi que la production primaire nette (GPP).

Ces données seront utilisées dans les deux chapitres suivant pour tester l'implémentation numérique de SoVegI (chapitre [4](#)) et sa capacité à reproduire correctement les données mesurées sur le site (chapitre [5](#)).

Vérification de l'implémentation des modules et du modèle complet

Sommaire

4.1	Test des différents modules	94
4.1.1	Module de transport hydraulique	94
4.1.2	Module de transferts radiatifs	99
4.1.3	Modèle de canopée	102
4.2	Modèle couplé : cas synthétique	108
4.2.1	Méthode	109
4.2.2	Résultats et discussion	112
4.3	Conclusion du chapitre	117

Les formalismes utilisés dans SoVegI pour représenter le cycle de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère ainsi que les méthodes numériques utilisées pour résoudre les équations du problème ont été décrits dans un chapitre précédent (chapitre 2). Les différents processus sont regroupés en modules qui interagissent les uns avec les autres. Ce chapitre a pour objectif de présenter les tests effectués sur ces différentes composantes du modèle afin de valider leur implémentation numérique (étape 3, figure 2).

Dans la première partie (section 4.1), différents modules composant SoVegI (transport hydraulique, transferts radiatifs, modèle bio-physique de la canopée) sont testés indépendamment les uns des autres. Le module de transport hydraulique dans le sol et la plante est vérifié en le comparant à un autre modèle de transport hydraulique publié dans la littérature (VERMA et al., 2014 ; SILVA et al., 2022). Les modèles de transferts radiatifs ou de canopée sont comparés à des données issues de mesures effectuées sur la tour à flux du site de Hesse, décrit au chapitre précédent (chapitre 3).

La deuxième partie du chapitre (section 4.2) présente l'utilisation du modèle couplé complet sur un cas synthétique défini à partir de données météorologiques issues du site de Hesse. En partant de conditions non limitantes en eau dans le continuum sol-plante, le modèle est forcé en utilisant les données météorologiques d'un jour type jusqu'à observer la défaillance du transport hydraulique dans la plante. Ce cas synthétique permet de tester la réponse du modèle complet à une expérience d'assèchement contrôlé et de mettre en évidence certaines caractéristiques importantes du modèle.

4.1 Test des différents modules

Pour représenter les transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère, plusieurs processus sont représentés, en interactions les uns avec les autres (figure 2.1). Dans une démarche de validation globale du modèle (figure 2, étape 4), trois modules sont testés indépendamment les uns des autres : le module de transport hydraulique, celui de transfert radiatif et le module couplé de canopée. Ces trois modules ont été choisis pour (i) leur importance dans la représentation des transferts hydriques dans le continuum et (ii) la possibilité de les comparer, soit en utilisant d'autres modèles publiés dans la littérature, soit en s'appuyant sur des mesures.

4.1.1 Module de transport hydraulique

Le module de transport hydraulique est le premier module testé. Pour cela, la partie transport hydraulique de SoVegI est déconnectée de la partie canopée du continuum (figure 2.1). L'objectif est de comparer les résultats produits à ceux issus d'un autre modèle qui représente le transport hydraulique dans le continuum sol-plante-atmosphère en faisant l'analogie avec un milieu poreux (FETCH, SILVA et al. (2022)).

Présentation du modèle FETCH

Le modèle FETCH représente les transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère en faisant l'analogie avec un milieu poreux pour représenter le transport hydraulique dans la plante (racines et tronc). La transpiration est calculée en utilisant l'équation de Penman-Monteith (ALLEN et al., 1998) couplée à une approche empirique de type Jarvis pour la conductance stomatique (JARVIS, 1976b). Le modèle n'inclut pas de représentation de l'interception de la pluie par la végétation et les processus biophysiques de la canopée, comme l'assimilation photosynthétique.

Les modèles FETCH et SoVegI utilisent les équations 2.117, 2.120 et 2.121 pour décrire le transport hydraulique dans le sol, les racines et le tronc respectivement. Les mêmes relations constitutives sont utilisées pour lier pression hydrique, teneur en eau et conductivité hydraulique dans le sol (2.118 et 2.119) et dans la végétation (équations 2.122 et 2.123). Cependant, le modèle FETCH linéarise les équations de transport lors de la résolution numérique en utilisant la méthode modifiée de Picard (CELIA et al., 1990 ; PANICONI & PUTTI, 1994) et utilise un pas de temps constant durant toute la simulation. Comparé au schéma de Newton-Raphson utilisé dans SoVegI, le schéma de Picard modifié est moins efficace numériquement mais n'a pas d'effet sur la précision des résultats.

Le modèle FETCH a été utilisé pour étudier la paramétrisation des modèles de transport hydraulique dans les modèles de surface (BOHRER et al., 2005), démontrer l'importance de la compensation hydraulique et de la redistribution hydraulique dans les environnements secs (VERMA et al., 2014), modéliser l'impact des stratégies hydrauliques des stomates des plantes sur leur potentiel hydrique (MIRFENDERESGI et al., 2016) ou améliorer la résolution numérique du problème pour une utilisation à plus large échelle spatiale (SILVA et al., 2022). Il est codé en Python et le code est en accès libre (<https://zenodo.org/records/5775304>, consulté en Juillet 2024).

Présentation du cas test

Dans le cas test utilisé pour la comparaison, le modèle FETCH est forcé pendant 8 jours avec des données météorologiques (rayonnement, température, déficit de pression de vapeur saturante) d'un site situé dans le New South Wales (Australie) dominé par des eucalyptus (VERMA et al., 2014 ; SILVA et al., 2022). La transpiration calculée par FETCH est imposée comme condition à la limite en haut du tronc dans la simulation SoVegI. Le forçage utilisé en haut du tronc ainsi que la pluie sont représentés à la figure 4.1a.

Le sol est duplex, avec une première couche de sable allant de la surface du sol à 80 cm de profondeur, suivie par une couche d'argile jusqu'à 5 m de profondeur. La profondeur maximale des racines est de 3.2 m.

Une pression hydrique constante de -6.0 m est imposée à la base du profil de sol. Elle correspond à une teneur en eau de $0.28 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Un flux est imposé à la surface du sol et correspond à la pluie effective mesurée sur le site. Au bas du profil des racines, une condition de flux nul est imposée tandis qu'un flux correspondant à la transpiration est imposée en haut du tronc.

Au début de la simulation, le potentiel hydrique dans la couche de sable est de -0.4 m et de -6.0 m dans la couche d'argile sous 3 m de profondeur. Entre le bas de la couche de sable et 3 m de profondeur, le potentiel hydrique initial est interpolé linéairement. Le potentiel hydrique dans la plante est de -6.0 m au bas du profil des racines et de -22.0 m en haut du tronc. Le profil de pression initial entre ces deux points est également interpolé linéairement.

Le continuum sol-plante est maillé uniformément en utilisant des mailles de 0.1 m. La liste des valeurs des paramètres utilisés est donnée dans le tableau 4.1.

Résultats

TABLE 4.1 – Paramètres utilisés pour tester le module de transport hydraulique de SoVegI. D'après SILVA et al. (2022).

Paramètre	Unité	Valeur
sol		
d_1	m	0.6
$\theta_{sat,1}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.470
$\theta_{res,1}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.045
$K_{sat,1}$	m s^{-1}	$3.45 \cdot 10^{-5}$
α_1	m^{-1}	14.5
η_1	-	2.4
d_2	m	5.0
$\theta_{sat,2}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.550
$\theta_{res,2}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.068
$K_{sat,2}$	m s^{-1}	$1.97 \cdot 10^{-7}$
α_2	m^{-1}	0.8
η_2	-	1.5
racines		
A_r/A_s	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$	1.0
q_z	-	9.0
k_{rad}	m s^{-1}	$7.2 \cdot 10^{-10}$
$\theta_{1,sand}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.05
$\theta_{2,sand}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.09
$\theta_{1,clay}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.08
$\theta_{2,clay}$	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.12
ψ_d	Pa	$5.74 \cdot 10^8$
p	-	20
θ_{sat}	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.573
a_p	Pa^{-1}	$2.0 \cdot 10^{-6}$
b_p	Pa	$-1.5 \cdot 10^6$
K_{sat}	m s^{-1}	$1.0 \cdot 10^{-5}$
tronc		
A_r/A_s	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$	$8.62 \cdot 10^{-4}$
ψ_d	Pa	$5.74 \cdot 10^8$
p	-	20
θ_{sat}	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.573
a_p	Pa^{-1}	$2.0 \cdot 10^{-6}$
b_p	Pa	$-1.5 \cdot 10^6$
K_{sat}	m s^{-1}	$1.0 \cdot 10^{-5}$

La figure 4.1 montre trois profils de pressions différents pour les trois compartiments du continuum. L'accord entre les modèles FETCH et SOVEGI est globalement très bon. Dans le sol (4.1b), la pression varie entre 0 (proche de la saturation) et -0.5 m (désaturé). Les pressions augmentent fortement lors d'événements pluvieux (infiltration d'eau dans le sol) et diminuent lentement entre deux événements pluvieux en raison du drainage de l'eau et/ou du prélèvement racinaire. En haut du tronc (4.1c), les pressions varient entre -10.0 m (-0.1 MPa) et -250.0 m (-2.5 MPa) selon une dynamique journalière bien marquée. La différence de l'amplitude

des pressions atteintes dans le sol est due à la différence entre les relations constitutives liant la pression, la teneur en eau et la conductivité dans le sol et dans la plante. Pour la plante, ces relations sont beaucoup plus linéaires que pour le sol. Ainsi les conductivités hydrauliques ou les teneurs en eau dans la plante sont moins sensibles au potentiel hydrique. Par ailleurs, le facteur de réduction de la surface de passage de l'eau dans le tronc (A_x/A_s) diminue la capacité surfacique de transport hydraulique de la plante par rapport à la surface foliaire. Pour satisfaire une demande évaporative avec une surface de passage hydraulique réduite, les gradients hydrauliques doivent être plus forts, expliquant les valeurs basses de pressions hydrauliques en haut du tronc. Au bas du tronc (figure 4.1d), les pressions hydrauliques varient entre -10.0 m (-0.1 MPa) et -20.0 m (-0.2 MPa) en diminuant la journée et en augmentant la nuit.

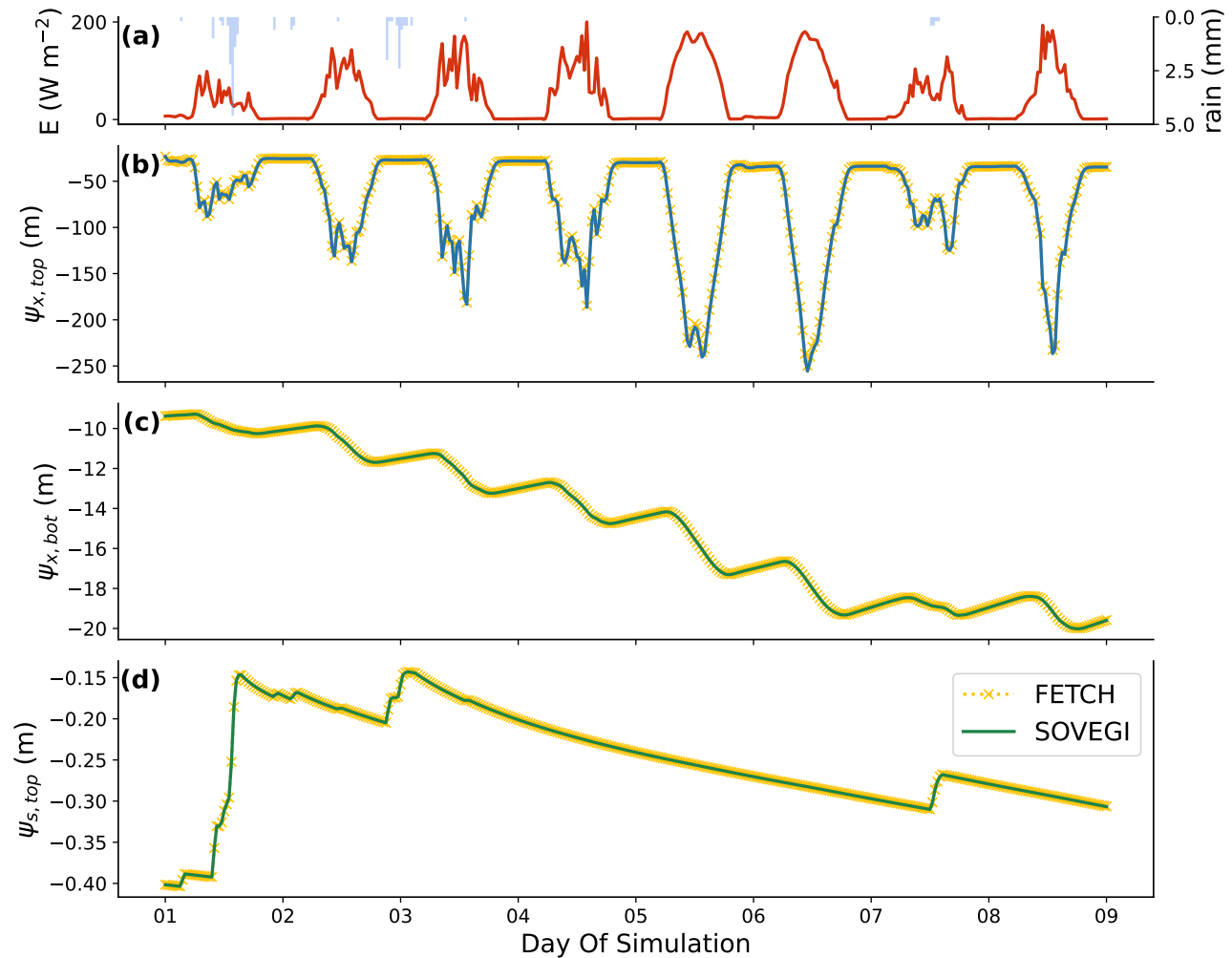


FIGURE 4.1 – (a) Forçage en transpiration (rouge) et en pluie (bleu) appliqué. (b) Comparaison des profils de pressions en haut du tronc et (c) en bas du tronc pour SOVEGI et (d) en haut du sol (traits pleins en vert) et FETCH (jaune).

La figure 4.2 présente le prélèvement racinaire à différentes profondeurs du sol en fonction du temps. Durant les premiers jours de simulation (du jour 1 au jour 5), le prélèvement racinaire est faible, entre 0.05 et 0.25 mm/h. On observe une dynamique journalière clairement marquée pendant laquelle le prélèvement racinaire s'effectue principalement le jour. Pendant cette période, le prélèvement racinaire augmente linéairement en profondeur avec le temps, passant de 20 cm de profondeur maximale le jour 2 à 50 cm le jour 5. À partir du jour 6, le prélèvement racinaire n'augmente plus en profondeur (50 cm) mais son intensité augmente, particulièrement dans les couches superficielles (jusqu'à 0.35 mm/h). La dynamique journalière devient moins marquée

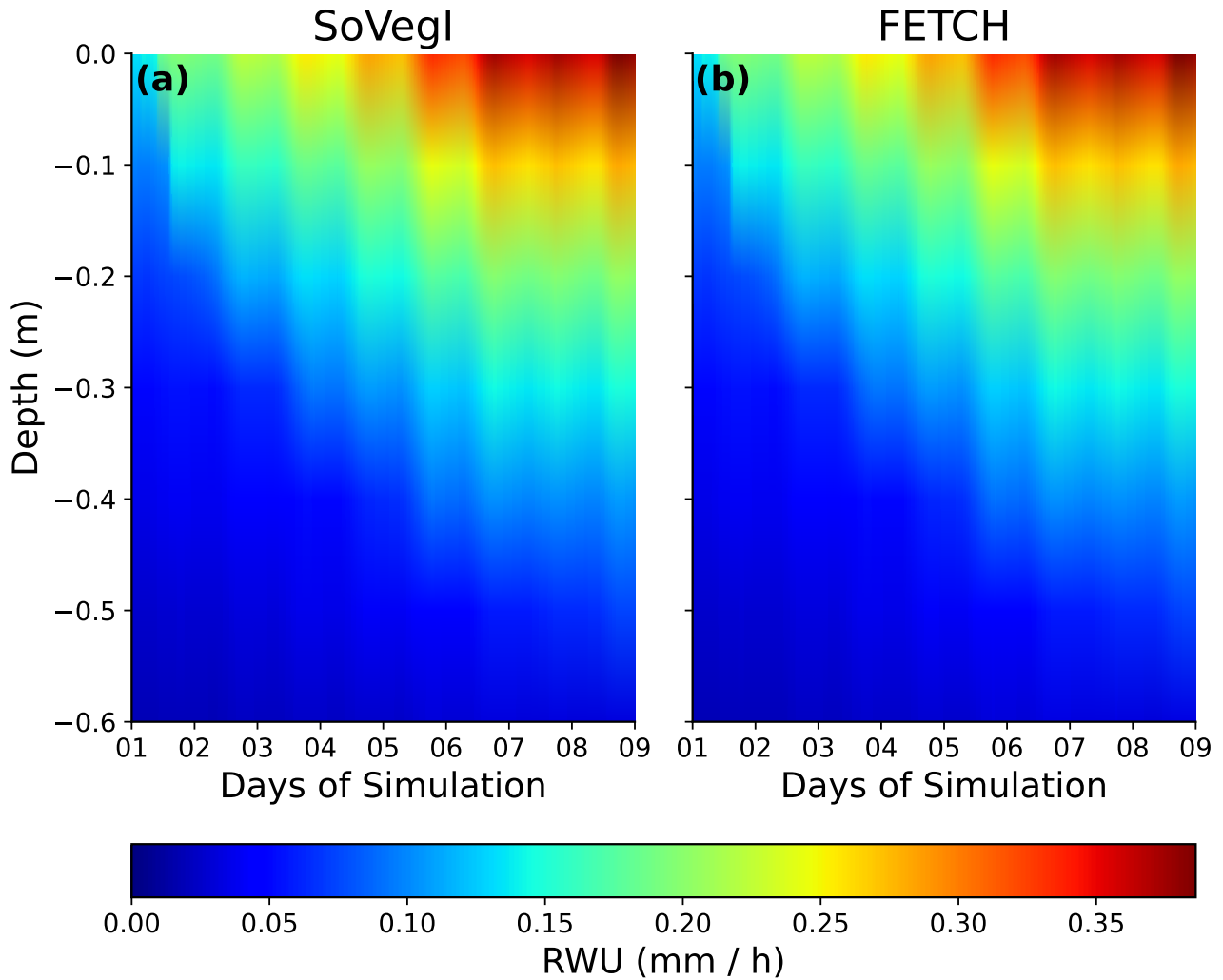


FIGURE 4.2 – Profils de prélèvements racinaires à différentes profondeurs en fonction du temps pour SoVegI (a) et FETCH (b)

et une partie du prélèvement racinaire s'effectue la nuit.

Au début de la simulation, la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines est faible (figure 4.1c et d) et la demande en transpiration est modérée (figure 4.1a), expliquant le faible prélèvement racinaire. Exprimé en m, le potentiel hydrique du sol est petit devant le potentiel hydrique des racines, d'environ un ordre de grandeur de différence (figures 4.1c et d). Ainsi, comme l'intensité du prélèvement racinaire est proportionnelle à la différence de potentiel hydrique du sol et des racines (voir chapitre 2), celui-ci est principalement contrôlé par les variations de potentiel hydrique dans les racines. Or le potentiel hydrique des racines diminue continuellement au cours de la simulation les 6 premiers jours (figure 4.1c), expliquant une intensité croissante du prélèvement racinaire à profondeur constante et une augmentation de la profondeur du prélèvement racinaire avec le temps. Par ailleurs cette diminution constante du potentiel hydrique dans la partie basse de la plante indique qu'une grande partie de la transpiration en début de simulation est soutenue par les stocks d'eau internes de la plante. Lorsque la demande en transpiration augmente (figure 4.1a) et que le potentiel hydrique de la plante est bas (figure 4.1d), les stocks d'eau mobilisés la journée par la plante pour soutenir l'évaporation se remplissent la nuit, expliquant le prélèvement racinaire nocturne (figure 4.2 à partir du jour 6). Ce phénomène de prélèvement racinaire nocturne observé dans le modèle est également observé dans les écosystèmes naturels (NNYAMAH & BLACK, 1977 ; GOLDSTEIN et al., 1998 ; MAHERALI & DELUCIA, 2001 ; PRIETO et al., 2010) et joue un rôle important

dans la survie des espèces, en particulier en milieu aride ou en cas de sécheresse (GOLDSTEIN et al., 1998; MAHERALI & DELUCIA, 2001; LI et al., 2012; HUANG et al., 2017)

Par ailleurs, pour les 8 jours de simulation, les potentiels hydriques du modèle FETCH dans le sol ou la plante et le prélèvement racinaire ont été correctement reproduits (figures 4.1b, c, d et figure 4.2).

Cette comparaison avec un cas test publié dans la littérature permet (i) de valider l'implémentation des équations de transport hydraulique et (ii) de vérifier que SoVegI est capable de retrouver les comportements dynamiques des flux d'eau décrits par la littérature dans les différents compartiments du continuum sol-plante-atmosphère.

4.1.2 Module de transferts radiatifs

Le second module testé est le module de transfert radiatif. Il permet de calculer l'énergie absorbée dans les différentes longueurs d'onde par les différentes parties de la canopée (figure 2.1). L'énergie absorbée sert de forçage d'entrée au modèle d'échange gazeux à l'échelle de la canopée. Il est donc important de s'assurer de sa bonne implémentation avant de tester le module d'échanges gazeux à l'échelle de la canopée dans son ensemble. Ainsi, cette partie présente le test du module de transferts radiatifs avec deux objectifs que sont (i) tester l'implémentation numérique de la partie courtes longueurs d'onde du module et (ii) déterminer les paramètres optiques de la canopée pour le site de Hesse. Le modèle est ainsi comparé à des mesures effectuées sur le site de Hesse.

Présentation du test

L'année 2003 est prise pour calibrer et tester le module. Deux types de mesures sont utilisées pour valider le module de radiation : les radiations absorbées dans les courtes longueurs d'onde ($R_{sw} = R_{PAR} + R_{NIR}$) et les radiations incidentes au sol (I_{soil}^\downarrow). R_{sw} est la différence entre les courtes longueurs d'onde incidentes et sortantes du système telle que

$$R_{sw} = I_{sky}^\downarrow - I_{sky}^\uparrow \quad (4.1)$$

Où I_{sky}^\downarrow est l'énergie courte longueur d'onde incidente au sommet de la canopée (W m^{-2}) et I_{sky}^\uparrow est l'énergie émise par le système au sommet de la canopée (W m^{-2}). R_{sw} englobe l'énergie absorbée par la canopée et par le sol. Le calcul de l'énergie absorbée toutes longueurs d'onde confondues ne peut pas être effectué à ce stade car le calcul des radiations grandes longueurs d'onde réémises nécessite de connaître la température de surface de la canopée. Il le sera dans la partie 4.1.3.

L'écart entre les données mesurées et les résultats simulés est calculé à l'aide du NSE (*Nash-Sutcliffe Efficiency*) (NASH & SUTCLIFFE, 1970; RITTER & MUÑOZ-CARPENA, 2013)

$$NSE = 1 - \frac{\sum_i (\text{obs}_i - \text{sim}_i)^2}{\sum_i (\text{obs}_i - \overline{\text{obs}})^2} \quad (4.2)$$

Où obs_i correspond aux valeurs observées, sim_i aux valeurs simulées et $\overline{\text{obs}}$ à la moyenne des valeurs observées.

Plus l'indice est proche de 1, meilleure est la capacité du modèle à représenter les observations. Un indice NSE compris entre 0.9 et 1.0 est considéré comme très bon, bon entre 0.8 et 0.9,

acceptable entre 0.65 et 0.8 et non satisfaisant en deçà (RITTER & MUÑOZ-CARPENA, 2013). Ici, le NSE est calculé sur la période végétative uniquement.

Le modèle de transferts radiatifs nécessite un certain nombre de paramètres (voir chapitre 2). La liste des valeurs utilisées est donnée au tableau 4.3. Le hêtre est une espèce dont l'orientation des feuilles est particulièrement marquée (PISEK et al., 2022) et pour laquelle l'hypothèse d'une distribution sphérique de l'angle des feuilles n'est pas adaptée. Un coefficient de $\chi = 0.1$ est utilisé (PISEK et al., 2022). Communément, les capteurs de radiations ne distinguent pas les parties photosynthétiquement actives et proches infrarouges du spectre des courtes longueurs d'onde. Ainsi un coefficient $\alpha_{PAR} = 0.5$ est utilisé pour distinguer les radiations correspondant à la partie photosynthétiquement active du spectre et celles correspondant au proche infrarouge. Ce coefficient est donné par la distribution du spectre de radiation (JONES, 1985, chapitre 2). La même problématique émerge pour distinguer rayonnement direct et rayonnement indirect. Le coefficient $\alpha_b = 0.8$ permet, en première approximation, de faire cette distinction.

Résultats

Les indices de NSE sur toute la période végétative pour l'énergie absorbée dans les courtes longueurs d'onde et l'énergie arrivant au sol sont respectivement de 0.97 et 0.85 (très bon et acceptable, RITTER et MUÑOZ-CARPENA (2013)). Cependant, ces valeurs masquent des écarts d'amplitudes d'environ 100 W m^{-2} pour R_{sw} au milieu de la journée (figure 4.3). Ces écarts montrent que SoVegI surestime l'albédo de la canopée, d'environ 10 % à 15 %. Ceci signifie que le modèle sous-estime l'énergie absorbée par la canopée et sur-estime l'énergie émise par la canopée. Cette sur-estimation de l'albédo pourrait être expliquée par (i) une mauvaise estimation de l'albédo du sol aux différentes familles de longueurs d'onde ou (ii) une mauvaise estimation de la partition entre rayonnement direct et indirect. Pour écarter l'hypothèse d'une mauvaise paramétrisation du modèle (hypothèse (i)), le jeu de paramètres proposé par DAVI et al. (2005) qui applique un formalisme de transferts radiatifs différent (DUFRÊNE et al., 2005) sur une hêtraie de plaine, a été testé. Les résultats ne se sont pas avérés significativement différents (résultats non montrés). Concernant l'hypothèse (ii), CHEN et al. (1999) ont montrés que le ratio entre rayonnement direct et indirect dépend de l'angle solaire. Toutefois l'introduction de ce processus dans la représentation du transfert radiatif au travers de la canopée nécessite l'introduction d'une complexité supplémentaire, non désirée pour le moment. Le formalisme de Goudriaan a été choisi dans SoVegI pour son approche au niveau de complexité maîtrisé et son nombre limité de paramètres. Une approche simple du calcul des différents rayonnements est en adéquation avec ce principe. Malgré une sur-estimation de l'albédo observée ici, ces résultats sont considérés comme acceptables et valident le choix du

TABLE 4.3 – Paramètres optiques de la canopée.

Paramètre	Valeur	Source
χ	0.1	(PISEK et al., 2013, 2022)
ω_{PAR}	0.25	(BONAN, 2019, chapitre 14)
ω_{NIR}	0.80	(BONAN, 2019, chapitre 14)
$\rho_{gb,PAR}$	0.15	(BONAN, 2019, chapitre 14)
$\rho_{gd,PAR}$	0.15	(BONAN, 2019, chapitre 14)
$\rho_{gb,NIR}$	0.20	(BONAN, 2019, chapitre 14)
$\rho_{gd,NIR}$	0.20	(BONAN, 2019, chapitre 14)
α_{PAR}	0.5	-
α_b	0.8	-

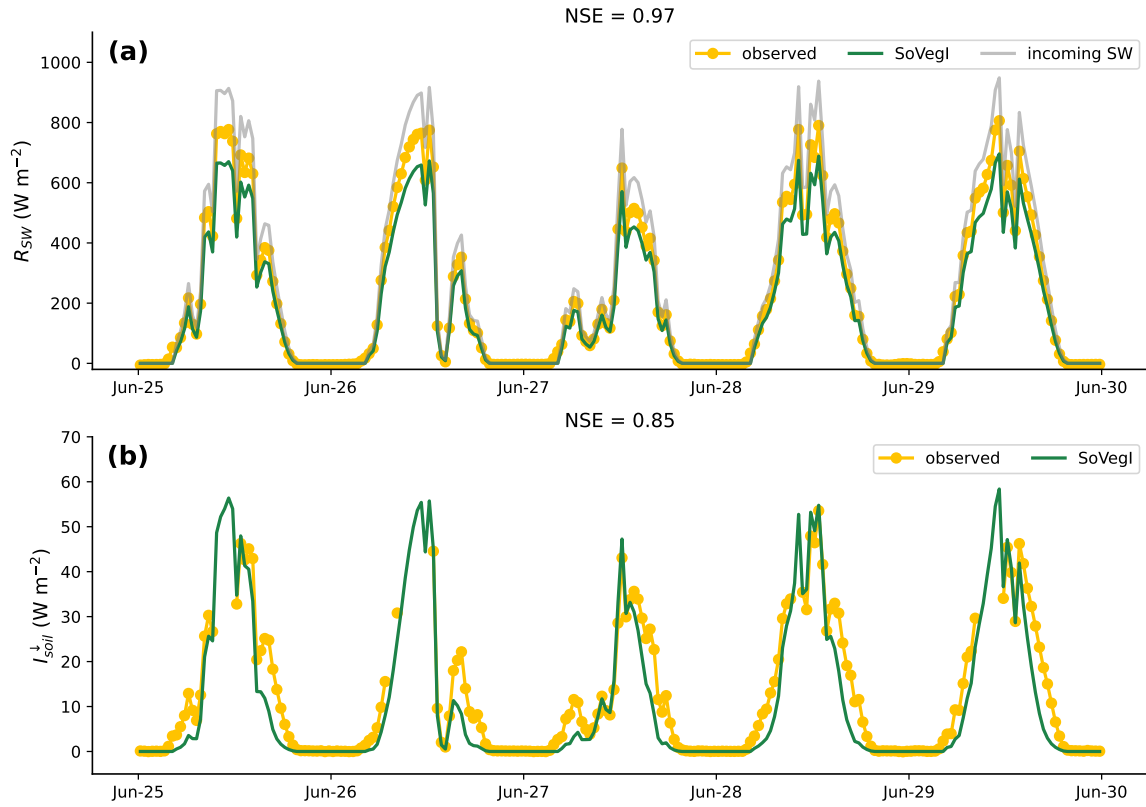


FIGURE 4.3 – (a) radiations nettes pour les courtes longueurs d’onde. En jaune les données observées, en vert les résultats du module de transferts radiatifs de SoVegI. Les courtes radiations incidentes sont données en gris à titre indicatif. (b) Courtes radiations incidentes au sol. Seule la période du 25-06-2003 au 30-06-2003 est présentée. Le critère de Nash est calculé annuellement.

formalisme adopté.

Les différentes composantes de rayonnement courtes longueurs d’onde dans le système sont présentées à la figure 4.4a. La composante de radiation absorbée par la canopée est présente à partir de la date de débourrement de la végétation (18 avril) jusqu’à la fin de la sénescence des feuilles (1 novembre). Pendant la période végétative, cette composante représente la part la plus importante du bilan radiatif des courtes longueurs d’onde du système. Le rayonnement absorbé par le sol est la composante majoritaire en dehors de la période végétative (de novembre à avril). Il faut noter que le module de transferts radiatifs intégré dans SoVegI ne prend pas en compte les autres éléments optiques de la canopée en dehors des feuilles comme les branches et le tronc. Les variations d’albédo du sol en hiver à cause de la neige ou du couvert de litière ne sont pas non plus considérés. Ainsi, il est probable que le rayonnement absorbé par le sol hors des périodes végétatives soit surestimé. Pendant la période végétative, il ne représente qu’une faible fraction du bilan radiatif total.

La distinction entre partie éclairée directement et indirectement par le rayonnement incident est soulignée dans la figure 4.4b. Le rayonnement absorbé par la partie éclairée directement de la canopée est plus important d’environ 50% par rapport à la partie éclairée indirectement. La topographie du site de Hesse étant plate, les radiations absorbées ne sont pas corrigées par la topographie du lieu. Les radiations photosynthétiquement actives représentent environ les deux tiers des radiations absorbées (figure 4.4c). Environ 80 % des radiations PAR sont absorbées par la partie éclairée directement par le soleil, les 20 % restants le sont par la partie éclairée indirectement.

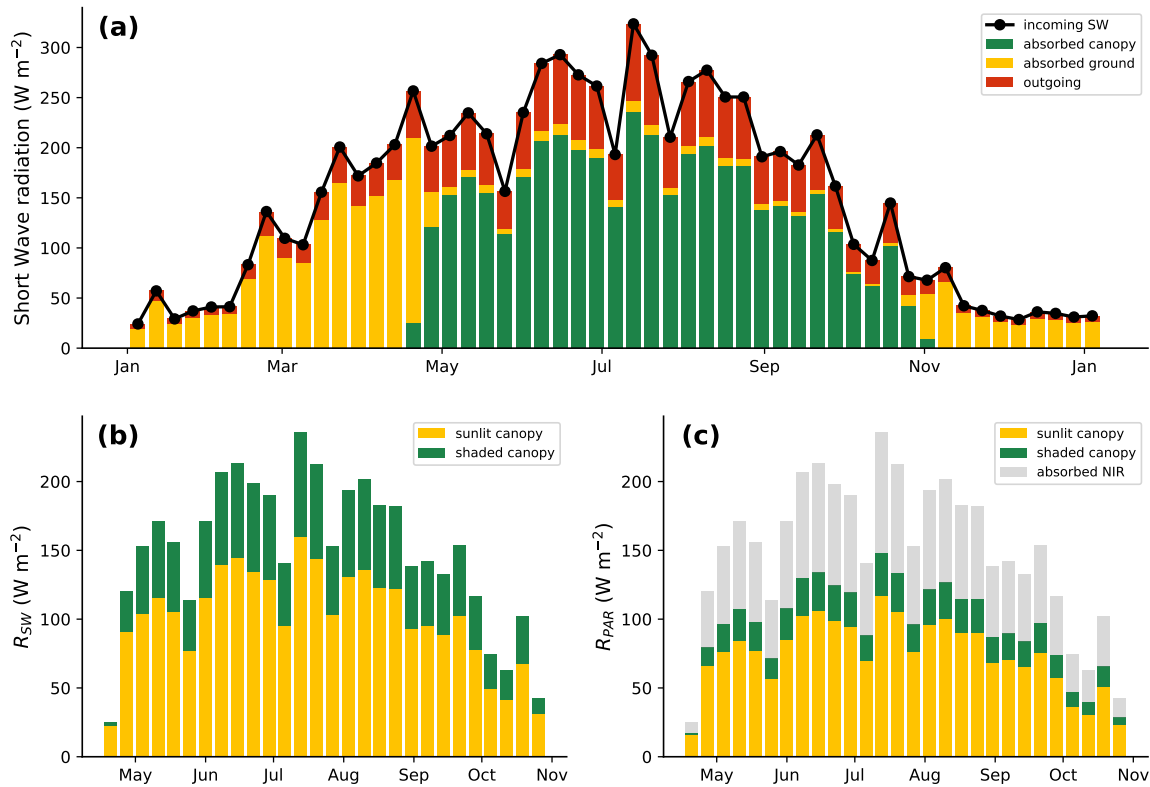


FIGURE 4.4 – (a) Bilan d'énergie des radiations courtes longueurs d'onde. En rouge les radiations sortantes du système, en jaune les radiations absorbées par le sol et en vert celle absorbées par la canopée. La courbe noire représente le rayonnement courtes longueurs d'onde incident total. (b) Partition du rayonnement absorbé par la canopée en fonction de la partie de la canopée. En jaune la partie éclairée directement, en vert la partie éclairée indirectement. (c) Partition du rayonnement absorbé en fonction de la bande de longueurs d'onde. En jaune les rayonnement PAR absorbée par la partie de la canopée éclairée directement, en vert par la partie éclairée indirectement. La partie grisée correspond aux radiations proches de l'infrarouge.

4.1.3 Modèle de canopée

Le module d'échanges gazeux à l'échelle de la canopée, appelé modèle de canopée pour plus de facilité, joue un rôle clé de la représentation des transferts hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère. Il permet de calculer la transpiration de la végétation à partir de sa demande biochimique, de sa capacité de transport hydraulique et de la disponibilité de l'eau dans le sol (figure 2.1). Les modèles de canopée et de transport hydraulique sont couplés par le potentiel hydrique foliaire (voir chapitre 2). Dans ce test, le modèle de canopée est déconnecté du processus de transport hydraulique en utilisant un modèle de conductance stomatique indépendant du potentiel hydrique foliaire (LEUNING, 1990). Il permet de valider l'implémentation du modèle couplé de bilan d'énergie, conductance stomatique et photosynthèse.

Méthode

Le modèle couplé de bilan d'énergie, conductance stomatique et photosynthèse est forcé par des données micrométéorologiques (température de l'air, humidité relative, vitesse du vent) et des données de rayonnement mesurées sur le site de Hesse pour l'année 2002. Pour un pas de temps donné, le modèle de transfert radiatif est utilisé pour déterminer les radiations nettes isothermales et la quantité d'énergie photosynthétiquement active absorbée. Le modèle de canopée couplé est ensuite forcé avec ces grandeurs pour déterminer les flux de chaleur latente (LE), sensible (H) et l'assimilation photosynthétique primaire (GPP). Le pas de temps du

modèle de canopée est déterminé par la résolution temporelle des données météorologiques, soit 30 minutes dans le cas du site de Hesse.

Le modèle de conductance stomatique utilisé est le modèle de Leuning (LEUNING, 1990)

$$G_s = G_0 + g_1 \cdot \frac{A_n}{C_s} \cdot \frac{1}{1 + D_s/D_0} \quad (4.3)$$

où G_s est la conductance stomatique ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), G_0 la conductance stomatique résiduelle ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A_n l'assimilation en carbone ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C_s la concentration en carbone à la surface de la feuille (mol mol^{-1}), D_s le déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la feuille (Pa), g_1 la pente de la relation entre A_n et G_s (-) et D_0 un coefficient de sensibilité de D_s à D_0 (Pa). Cette formulation n'inclut pas de limitation de la conductance stomatique ou de l'assimilation photosynthétique par la capacité de transport en eau de la végétation ou la quantité d'eau disponible dans le sol. Le modèle de conductance stomatique de Leuning ne dépend que de l'assimilation nette photosynthétique (A_n) et du déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la feuille (D_s).

Forçage et paramétrisation

Le module de canopée est appliqué sur les données du site de Hesse pour l'année 2002. Cette année est hydrologiquement normale, *i.e.* les précipitations et les températures moyennes mensuelles sont proches des moyennes mensuelles observées sur la période 1997-2011 (voir 3).

TABLE 4.4 – Paramètres du module de canopée sur le site de Hesse, année 2002

Famille de paramètres	Paramètre	Valeur	Unité	Source
Photosynthèse	$V_{cmax,0}$	150	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
	$J_{max,0}$	240	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
	k_n	0.5	-	-
	Γ_0^*	35	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	(WANG & LEUNING, 1998)
	$K_{c,0}$	405	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	(WANG & LEUNING, 1998)
	$K_{o,0}$	278000	$\mu\text{mol mol}^{-1}$	(WANG & LEUNING, 1998)
Conductance stomatique	g_0	0.01	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	(WANG & LEUNING, 1998)
	D_0	5300	Pa	-
	g_1	6.2	-	-
Optique	χ	0.1	-	(PISEK et al., 2013, 2022)
	ω_{PAR}	0.25	-	(BONAN, 2019, chap14)
	ω_{NIR}	0.80	-	(BONAN, 2019, chap14)
	$\rho_{gb,PAR}$	0.15	-	(BONAN, 2019, chap14)
	$\rho_{gd,PAR}$	0.15	-	(BONAN, 2019, chap14)
	$\rho_{gb,NIR}$	0.20	-	(BONAN, 2019, chap14)
	$\rho_{gd,NIR}$	0.20	-	(BONAN, 2019, chap14)
	ϵ_s	0.94	-	(WANG & LEUNING, 1998)
	ϵ_l	0.96	-	(WANG & LEUNING, 1998)
	α_{PAR}	0.5	-	-
	α_b	0.8	-	-
Morphologie	d_l	0.05	m	(BETSCH et al., 2011)
	LAI	7	$\text{m}_{\text{leaf}}^2 \text{m}_{\text{soil}}^{-2}$	(BETSCH et al., 2011)
	h	16	m	(BETSCH et al., 2011)

Les paramètres du modèle couplé de canopée peuvent être classifiés en quatre familles, à savoir ceux liés au modèle de photosynthèse, au modèle de conductance stomatique, les paramètres optiques et les paramètres morphologiques de la canopée (voir tableau 4.4). Les paramètres optiques, utilisés pour le module de transferts radiatifs sont les mêmes que ceux utilisés lors du test du module de transferts radiatifs (voir 4.1.2). Les paramètres morphologiques caractérisent la structure physique de la canopée (taille moyenne des feuilles, hauteur des arbres, LAI). Ils sont tirés de la littérature ou issus d'observations sur le terrain (voir chapitre 3). Une partie des paramètres des modèles de photosynthèse et de conductance stomatique sont issus de la littérature (Γ_0^* , $K_{c,0}$, $K_{o,0}$). Les paramètres $V_{cmax,0}$, D_0 et g_1 dépendent du site sur lequel est appliqué le modèle. Ils sont déterminés par calibration en minimisant les écarts d'assimilation photosynthétique primaire (GPP) entre les valeurs observées et simulées. $J_{max,0}$ est calculé à partir de $V_{cmax,0}$ en utilisant $J_{max,0} = 1.6V_{cmax,0}$ (B. MEDLYN et al., 2002). D'autres formulations pour cette dépendance ont été testées (DUFRÊNE et al., 2005 ; WALKER et al., 2014) mais sans montrer de différences significatives avec celle présentée par B. MEDLYN et al. (2002). Le paramètre de distribution d'azote dans la canopée (k_n) interagit avec les autres paramètres du modèle de photosynthèse et de conductance stomatique lors de la mise à l'échelle de la canopée des valeurs de paramètres (voir les équations 2.113 et 2.114). Il est difficile à estimer à partir de la littérature. Comme les paramètres avec lesquels il interagit sont calibrés, k_n est fixé à 0.5 pour éviter un paramètre supplémentaire de calibration (WANG & LEUNING, 1998).

Calibration

Les paramètres $V_{cmax,0}$, D_0 et a sont déterminés en calibrant le module de canopée sur les données de GPP mesurées sur le site. SoVegI ne représente pas les processus de respiration la nuit. Ainsi le modèle n'est calibré que sur les données diurnes. Par ailleurs, seules les données dont la qualité de mesure est suffisante sont incluses dans la calibration (voir chapitre 3).

Les écarts entre valeurs simulées et observées sont évalués en utilisant la racine de la moyenne des erreurs quadratiques (RMSE) :

$$RMSE = \sqrt{\sum_i \frac{(G\hat{P}P_i - GPP_i)^2}{N_{sim}}} \quad (4.4)$$

Où N_{sim} est le nombre de points de mesures dans la chronique, $G\hat{P}P_i$ sont les valeurs simulées et GPP_i sont les valeurs mesurées. Plus l'indice RMSE est proche de 0, meilleure est l'estimation des variables par le modèle (i.e. proches des observations). Cet indice reflète l'erreur moyenne commise par le modèle par rapport aux données, elle est exprimée dans les unités des grandeurs comparées (ici $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Résultats et discussion

Le modèle de canopée testé dans cette configuration reproduit globalement correctement les radiations nettes observées (figure 4.5a). Le coefficient de régression linéaire entre les données observées et mesurées est proche de 1 ($R^2=0.98$), indiquant que les différences entre données mesurées et observées sont en moyenne faibles. Le modèle reproduit particulièrement bien les observations durant la journée (figure 4.5b, courbe rouge). Les radiations absorbées dans les courtes longueurs d'onde sont bien représentées par le modèles de jour comme de nuit (courbe verte sur la figure b). Les radiations nettes sont la somme des radiations courtes longueur d'onde absorbées et des radiations grandes longueurs d'onde absorbées. Ces dernières nécessitent de

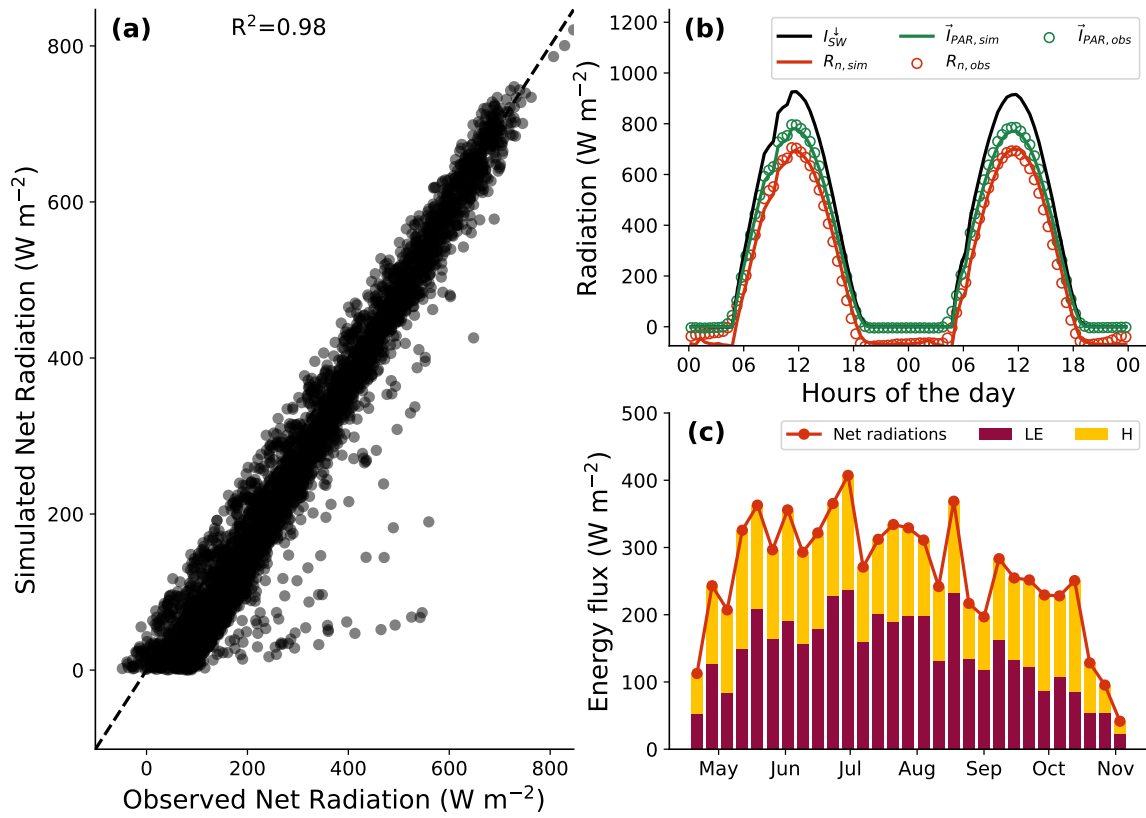


FIGURE 4.5 – (a) Comparaison des radiations nettes simulées et observées, (b) I_{SW}^\downarrow , radiations courtes longueur d’onde incidente (trait plein noire), $R_{n, sim}$ radiations nettes simulées (trait plein rouge), $R_{PAR, sim}$ radiations courtes longueur d’onde absorbées (trait plein vert), $R_{n, obs}$ radiations nettes observées (cercles rouges) et $R_{PAR, obs}$ radiations courtes longueur d’onde absorbées (cercles verts) pour les journées du 19 et 20 juillet 2002. (c) moyennes hebdomadaires de radiations nettes simulées (courbe rouge), flux de chaleur latente (bar bordeaux) et flux de chaleur sensible (bar jaune).

connaître la température de surface de la canopée (voir chapitre 2). Ainsi, une estimation correcte des radiations nettes mesurées par le modèle implique une bonne estimation de la température de surface de la canopée. SoVegI ne prend pas en compte le stockage d’énergie dans la canopée ou le sol. Ce processus influence la température de surface de la canopée la nuit, expliquant la différence entre radiations nettes observées et simulées durant cette période (TUZET et al., 2017).

La figure 4.5c présente le bilan d’énergie de la canopée pour les mois de mai à novembre. On observe que les radiations nettes correspondent bien à la somme des flux de chaleur latente et de chaleur sensible, ce qui indique que les bilans d’énergie des deux parties de la canopée sont correctement résolus.

Les flux gazeux échangés avec l’atmosphère (chaleur latente, chaleur sensible et production primaire brute) sont présentés dans la figure 4.6. Pour les chaleurs latente et sensible, le coefficient R^2 de régression linéaire entre les valeurs observées et les valeurs simulées est proche de 1, indiquant une erreur moyenne faible entre observations et simulations. Le flux de chaleur latente est légèrement sur-estimé par le modèle (figure 4.6a). Cette observation est illustrée dans la série temporelle (figure 4.6a) en matinée et début d’après midi des journées du 30 juin au 2 juillet. Le modèle représente moins bien les dynamiques du flux de chaleur sensible, en sous estimant les grandes valeurs et en surestimant les petites (figure 4.6c). La figure 4.6d montre que la sous-estimation du flux de chaleur sensible a lieu la journée tandis que la surestimation

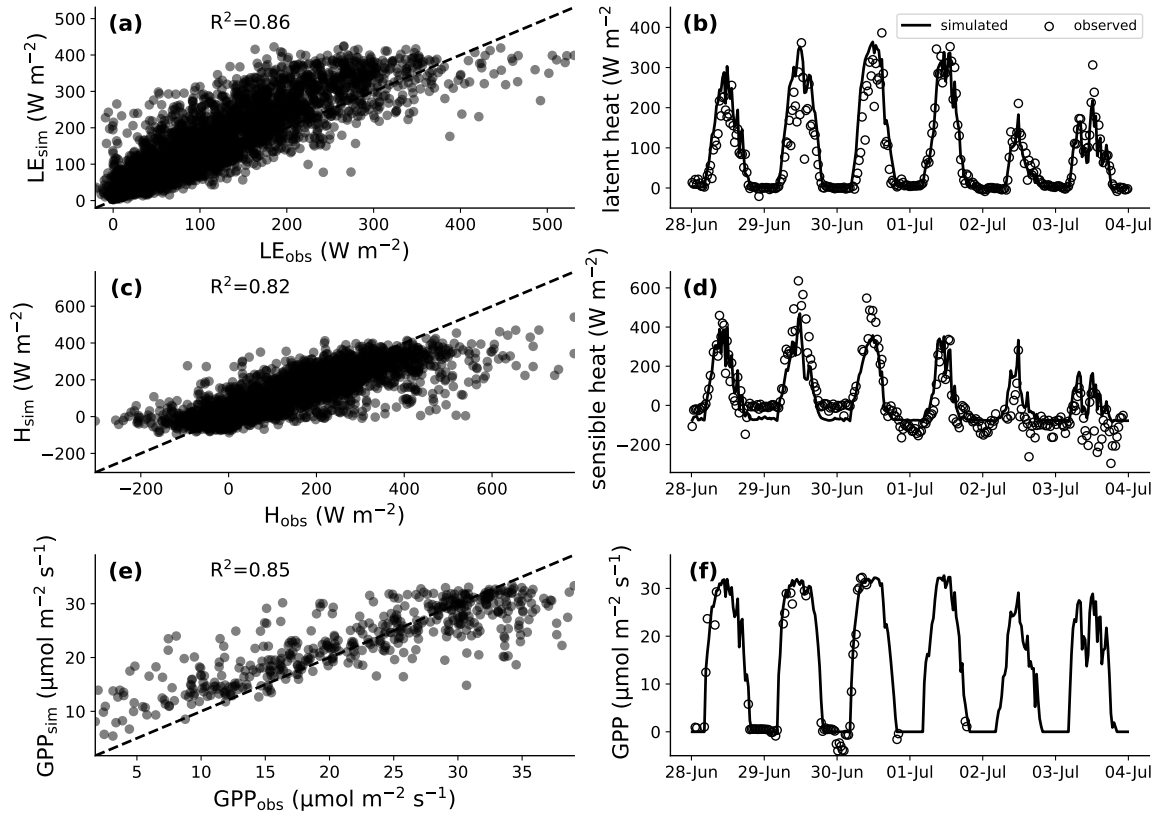


FIGURE 4.6 – (a) Flux de chaleur latente simulé en fonction du flux de chaleur latente observé. (b) Chroniques temporelles de flux de chaleur latente simulé (trait plein) et observé (cercles). (c) Flux de chaleur sensible simulé en fonction du flux de chaleur sensible observé. (d) Chroniques temporelles de flux de chaleur sensible simulé (trait plein) et observé (cercles). (e) Production primaire brute simulée en fonction de la production primaire brute observée. (f) Chroniques temporelles de production primaire brute simulée (trait plein) et observée (cercles). Les données sur toute la saison végétative au pas de temps 30 minutes sont utilisées pour les graphiques (a), (c) et (e)

à lieu la nuit (voir 28, 29, 30 juin). Les points de mesures pour la production primaire brute (GPP) sont moins nombreux que pour les flux de chaleurs latente et sensible car les points pour lesquels la qualité de mesure était insuffisante ont été écartés de l'étude. L'erreur entre les GPP simulées et mesurées est acceptable ($R^2=0.85$). Les points représentés se répartissent de manière relativement homogène sur la première bissectrice (figure 4.6e), ce qui signifie que la GPP mesurée est globalement correctement estimée par le modèle (figure 4.6e et f). Cependant, le modèle a tendance à sur-estimer les petits flux (jusqu'à $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et sous-estimer les grand flux (au delà de $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Deux hypothèses ont été testées pour déterminer l'origine de la sur-estimation systématiques des grands flux de GPP : (i) l'utilisation d'un ratio J_{max}/V_{max} fixe et (ii) l'utilisation des fonctions de correction des paramètres de la photosynthèse présentées par B. MEDLYN et al. (2002). Différentes valeurs de rapport J_{max}/V_{max} ont été testées, sans influence sur la sur-estimation des grandes valeurs de GPP (résultat non montrés). De même, les fonctions présentées par BONAN (2019) et LEUNING (1990) ont été implémentées, sans expliquer cette différence observée (résultats non montrés).

La mauvaise estimation du flux de chaleur sensible peut être expliquée par les mêmes raisons que celles avancées pour expliquer les différences entre radiations nettes mesurées et simulées durant la nuit. En effet la chaleur latente est directement calculée à partir de la différence de température entre la surface de la canopée et l'air. Une erreur dans l'estimation de la température de surface de la canopée entraîne une erreur d'estimation du flux.

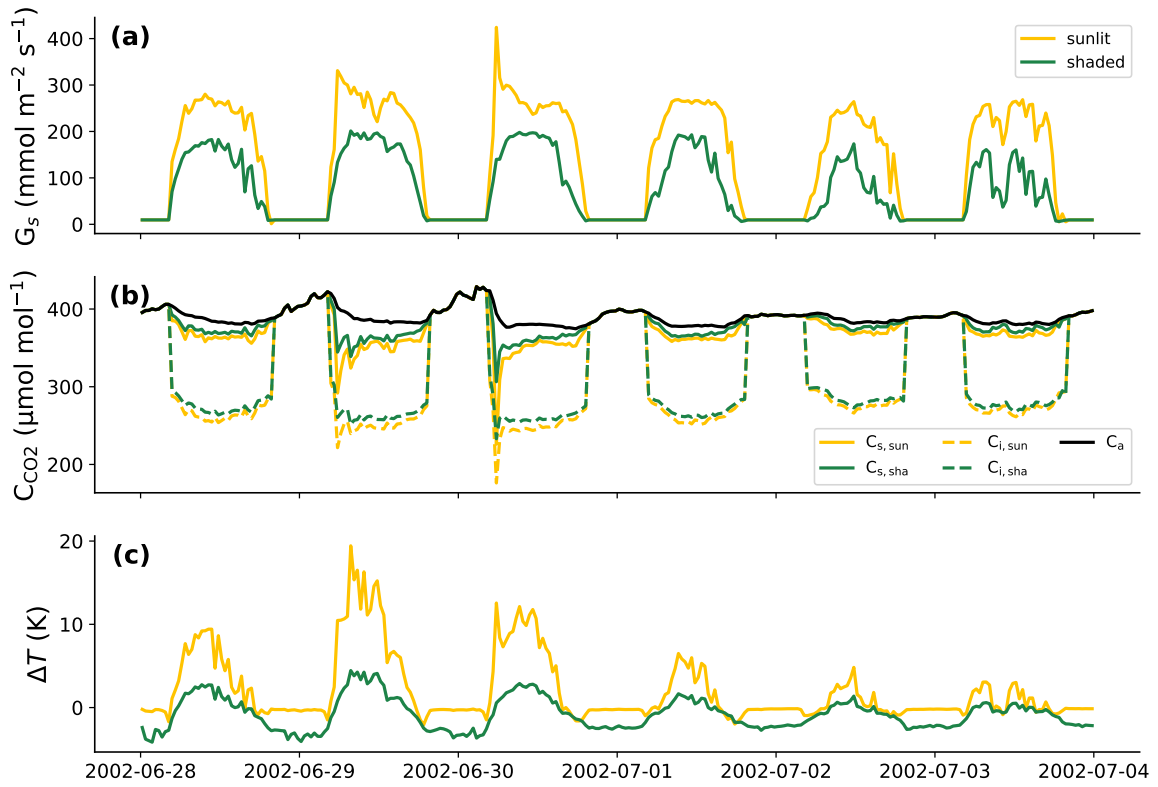


FIGURE 4.7 – (a) Conductance stomatique des parties ensoleillée (jaune) et ombragée (vert) de la canopée. (b) Concentration en CO_2 à la surface de la feuille (trait plein) et à l'intérieur des stomates (trait discontinu) pour les parties ensoleillée (jaune) et à l'ombre (vert) de la canopée. (c) Différences de température de surface des parties de la canopée ensoleillée (jaune) et à l'ombre (vert)

Le problème du bilan d'énergie soulevé lors de la présentation des données de flux (voir chapitre 3) empêche d'imputer précisément les erreurs constatées précédemment sur les flux de chaleur latente et sensible au calcul de l'un ou de l'autre flux. Cependant plusieurs limites au modèle de canopée implémenté dans SoVegI peuvent expliquer ces différences. Le modèle de canopée seul n'inclut pas les composantes d'évaporation du sol et d'évaporation de la canopée après un épisode pluvieux. Ces processus manquants peuvent expliquer une partie des différences observées entre les valeurs de chaleur latente mesurées et simulées.

Malgré les écarts entre les valeurs simulées et observées discutés précédemment, le modèle de canopée reproduit bien les flux gazeux échangés avec l'atmosphère. Ceci signifie que (i) le modèle de canopée est correctement implémenté, (ii) les paramètres essentiels du modèle sont correctement estimés et (iii) l'hydraulique de la végétation et la quantité d'eau disponible dans le sol ne sont pas des processus importants dans la régulation des échanges gazeux avec l'atmosphère pour l'année 2002 sur le site de Hesse. Cette année n'a pas été marquée par une limitation en eau dans le sol, ce qui explique la capacité du modèle de canopée à reproduire correctement les flux de chaleur latente, sensible et de GPP sans considérer les limites imposées par un stress hydrique.

La figure 4.7 présente plus en détail les variables internes du modèle de canopée. Les conductances stomatiques des parties directement ensoleillées et ombragées de la canopée sont différentes (figure 4.7a). Elles suivent la même dynamique, augmentation le matin, maximum en milieu de journée et décroissance en fin d'après midi, mais avec des amplitudes différentes. La conductance stomatique de la partie directement ensoleillée atteint des valeurs plus élevées que la partie éclairée indirectement ($275 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Ces observations

s'expliquent par (i) une assimilation plus importante de radiations photosynthétiquement actives pour la partie ensoleillée de la canopée du fait de l'absorption d'une composante supplémentaire de la lumière (radiations directes) et (ii) des surfaces foliaires différentes entre les deux parties de la canopée (équations 2.113 et 2.113). Les valeurs de conductances stomatiques simulées sont cohérentes avec les valeurs publiées dans la littérature, issues de mesures directes ou de simulations (TUZET et al., 2003 ; DAI et al., 2004 ; HUANG et al., 2017)

Les concentrations en CO_2 varient dans le continuum feuilles-atmosphère (figure 4.7b). Durant la journée, les concentrations en CO_2 à la surface des grandes feuilles équivalentes de la canopée sont inférieures d'environ 5 % à la concentration atmosphérique (traits pleins) et les concentration internes le sont de 40 à 45% (traits discontinus), quelque soit la partie de la canopée (éclairée directement ou pas). Durant la nuit, la biochimie de la canopée est simplifiée, de telle sorte que $C_i = C_{s,i} = C_a$. La différence de concentration de CO_2 entre l'intérieur et la surface de la feuille crée le flux de CO_2 absorbée par la canopée. Les différences de concentration entre les deux parties de la canopée sont petites, entre 2% et 4%. Cette différence crée de grands écarts de valeurs de conductance stomatique et d'assimilation photosynthétique pour les deux parties de la canopée. La phase de test du modèle a montré que cette variable est particulièrement sensible. Une grande vigilance doit être apportée à son évaluation. Expérimentalement, il est possible de mesurer le ratio C_i/C_a . Il est typiquement compris entre 0.65 et 0.80 (EHLERINGER & CERLING, 1995 ; HETHERINGTON & WOODWARD, 2003). Le modèle de canopée retrouve également les valeurs typiques de ce ratio (entre 0.7 et 0.8) ce qui indique une implémentation correcte du modèle de conductance stomatique couplé à la photosynthèse (BONAN, 2019).

La figure 4.7c présente la différence de température entre la surface de la canopée et l'air pour les parties éclairées directement et indirectement de la canopée. Durant la journée, l'écart de température simulé est plus élevé pour la partie éclairée directement (entre 10 et 15 K) que pour la partie ombragée (maximum 5 K). Cette différence s'explique par la quantité d'énergie reçue par la partie ensoleillée de la canopée, plus grande que celle de la partie ombragée ($\alpha_b = 0.8$, voir tableau 4.3). Durant la nuit, la différence de température entre la canopée et l'air est nulle pour la partie éclairée directement car toute la canopée est considérée comme étant éclairée indirectement. Ainsi, tout le flux de chaleur sensible est générée par la partie ombragée de la canopée durant la nuit.

4.2 Modèle couplé : cas synthétique

Lors d'un assèchement progressif du continuum sol-plante-atmosphère, plusieurs processus se succèdent en réponse à la limitation en eau (*c.f.* chapitre 1, partie 1.2). Le comportement du modèle à cette sollicitation informe sur sa capacité à reproduire les flux hydriques en période de sécheresse. Elle dépend (i) des formalismes choisis pour représenter les différents processus, (ii) des paramètres utilisés pour paramétrer les processus inclus dans le modèle et (iii) des paramètres numériques pour résoudre le problème.

Ainsi, dans cette partie, SoVegI est appliqué sur un cas synthétique représentant un assèchement progressif. Ce test a pour objectifs de :

1. tester la capacité de SoVegI à représenter les processus en période de sécheresse
2. mettre en évidence différentes caractéristiques et propriétés du continuum sol-plante-atmosphère pendant ce type d'épisode.

En partant de conditions non limitantes en eau dans le sol, un forçage cyclique est appliqué à SoVegI. Dans un premier temps, deux formalismes représentant différemment les rétroactions eau-plante sont testés pour mettre en évidence les effets de la représentation de la conductance

stomatique sur les différents flux du continuum. Puis, afin de bien comprendre la paramétrisation de SoVegI, la sensibilité des différents paramètres hydrauliques sur les différentes phases observées pendant un assèchement progressif est testée. La dernière partie se focalise sur l'influence du choix de la discrétisation des différents compartiments du continuum.

4.2.1 Méthode

Paramétrisation de SoVegI

SoVegI est appliqué sur un site fictif dans lequel les arbres ont une hauteur de 16.0 m et le sol une profondeur de 2.0 m. La végétation a les mêmes caractéristiques morphologiques et écophysiologiques que les hêtres du site de Hesse. Les paramètres hydrauliques du xylème des racines et du tronc sont identiques. Cette hypothèse est communément admise dans les modèles d'hydrauliques de la végétation, faute de mesures (RUFFAULT et al., 2022; TORRES-RUIZ et al., 2024). Le sol est homogène, composé d'une couche plutôt perméable (voir tableau 4.5). Les racines atteignent une profondeur de 0.8 m et 40% du système racinaire se situe dans les premiers 10 cm. La liste complète des paramètres hydrauliques utilisés pour le sol et la plante est donnée au tableau 4.5. Les paramètres optiques de la canopée sont repris des expériences

TABLE 4.5 – Paramètres hydrauliques du sol et de la plante du cas synthétique. Pour une définition des paramètres, voir partie 2.2.4.

Paramètre	Unité	Valeur
sol		
θ_{sat}	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.51
θ_{res}	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.00
α	m^{-1}	3.10
n	-	1.20
K_{sat}	m s^{-1}	$1.0 \cdot 10^{-4}$
racines		
A_r/A_s	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$
f_{10}	%	0.40
k_{rad}	jours	$7.2 \cdot 10^{-10}$
r_0	m	$1.0 \cdot 10^{-3}$
$R_{ld,0}$	$\text{m}^2 \text{ m}^{-1}$	1500.0
ψ_d	Pa	$3.0 \cdot 10^7$
p	-	20
θ_{sat}	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.573
a_p	Pa^{-1}	$20.0 \cdot 10^{-6}$
b_p	Pa	$-2.0 \cdot 10^6$
K_{sat}	m s^{-1}	$5.0 \cdot 10^{-2}$
tronc		
A_x/A_s	$\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$
ψ_d	Pa	$3.0 \cdot 10^7$
p	-	20
θ_{sat}	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	0.573
a_p	Pa^{-1}	$20.0 \cdot 10^{-6}$
b_p	Pa	$-2.0 \cdot 10^6$
K_{sat}	m s^{-1}	$5.0 \cdot 10^{-2}$

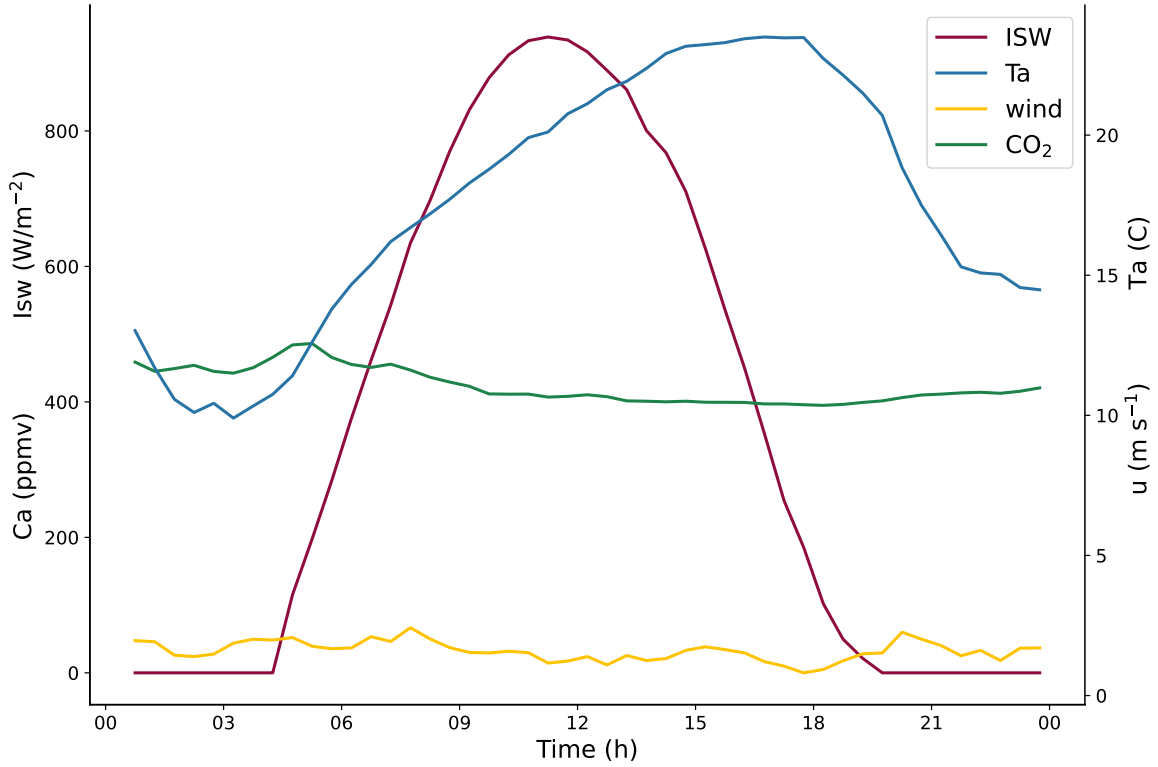


FIGURE 4.8 – Forçage météo pour le cas synthétique. En rouge les courtes longueurs d'onde incidentes, en bleu la température de l'air, en jaune la vitesse du vent et en vert la concentration en CO₂ de l'atmosphère.

précédentes (voir tableau 4.4).

Initialement, le sol est dans des conditions humides. Le profil de pression est homogène et correspond à une pression $\psi_{init} = -0.2$ m ou une teneur en eau $\theta_{init} = 0.473$ m³ m⁻³. Dans la plante, le profil de pression est hydrostatique avec une pression à la base du système racinaire de -7.0 m. La redistribution hydraulique est désactivée dans cette simulation, *i.e.* le terme puits-source présenté dans la partie 2.2.4 est uniquement un terme puits pour les racines (source pour le sol), sans possibilité d'inverser le sens du flux.

Expériences numériques

Trois expériences numériques sont réalisées (voir tableau 4.6). Pour toutes les expériences, un forçage cyclique est appliqué en utilisant les conditions micrométéorologiques (température, pression, humidité relative, concentration en CO₂) de la journée du 21 juin 2003 enregistrée sur le site de Hesse. Le forçage météo de cette journée, pour laquelle la précipitation mesurée est nulle, est présenté dans la figure 4.8. Pour les expériences 1 et 3, le forçage cyclique est appliqué pendant 153 jours. Pour l'expérience 2, le forçage cyclique est appliqué pendant une durée variant de 85 à 273 jours, en fonction du jeu de paramètre.

La première expérience a pour objectif de présenter la courbe d'assèchement du système et de montrer la sensibilité de SoVegI à certains paramètres hydrauliques. Deux modèles de conductance stomatique sont utilisés, représentant différemment les interactions eau-plante. Le premier modèle de conductance stomatique est le modèle de WANG et LEUNING (1998) :

$$G_s = G_0 + g_1 \cdot \frac{A_n}{C_s} \cdot \frac{1}{1 + D_s/D_0} \cdot f(\theta_{soil}) \quad (4.5)$$

où G_s est la conductance stomatique (mol m⁻² s⁻¹), G_0 la conductance stomatique résiduelle

($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A_n l'assimilation nette photosynthétique ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), D_s le déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la canopée (Pa), C_s la concentration en CO_2 à la surface de la canopée (mol mol^{-1}), g_1 un coefficient empirique représentant la dépendance linéaire entre la conductance stomatique et l'assimilation nette photosynthétique (-), D_0 un autre paramètre empirique représentant la sensibilité de la conductance atmosphérique au déficit de pression de vapeur saturante dans l'air (Pa) et f une fonction de la teneur en eau du sol (θ_{soil} , exprimée en $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) telle que

$$f(\theta_{soil}) = \begin{cases} 1, & \text{si } REW < 0.4 \\ 2.5REW, & \text{sinon} \end{cases} \quad (4.6)$$

Où REW est la réserve utile en eau du sol telle que $REW = (\theta_{fc} - \theta_{soil}) / (\theta_{fc} - \theta_{wp})$ (c.f. chapitre 2, partie 2.2.3). La fonction $1/(1 + D_s/D_0)$ est un terme complètement empirique qui représente la limitation de la conductance stomatique par le VPD (LEUNING, 1990). Le terme $f(\theta_{soil})$ s'applique sur l'assimilation nette photosynthétique (A_n).

Dans cette étude, θ_{soil} est la moyenne des teneurs en eau des différentes couches de sol en contact avec les racines de la plante, pondérés par l'épaisseur de la couche de sol. DE KAUWE, ZHOU et al. (2015) testent plusieurs définitions pour θ_{soil} , sans trouver de différences significatives entre elles. La plus simple est donc retenue. Le VPD fluctue rapidement (\approx minutes) en fonction des conditions atmosphériques tandis que la teneur en eau dans le sol varie plus lentement (\approx jours). Ce modèle de conductance stomatique est largement utilisé dans les modèles de la biosphère car validé empiriquement et simple à implémenter. Cependant il ne fait pas le lien avec les autres processus de la plante comme le transport hydraulique et il nécessite l'utilisation d'un paramètre empirique (D_0) et d'une variable mal définie (θ_{soil}) dont l'interprétation physique est difficile. TUZET et al. (2003) proposent un nouveau modèle de conductance stomatique dans lequel les dépendances au VPD et à la teneur en eau du sol sont remplacées par une fonction unique, dépendant du potentiel hydrique foliaire :

$$G_s = G_0 + a \cdot \frac{A_n}{C_s} \cdot \frac{1 + \exp(s_{s,50}\psi_{s,50})}{1 + \exp(s_{s,50}(\psi_{s,50} - \psi_{leaf}))} \quad (4.7)$$

où ψ_{leaf} est le potentiel hydrique foliaire (MPa), $\psi_{s,50}$ est le potentiel hydrique foliaire à la moitié de la fermeture des stomates (MPa) et $s_{s,50}$ est la sensibilité de la conductance

TABLE 4.6 – Tableau de synthèse des expériences sur cas synthétique.

	Expérience 1	Expérience 2	Expérience 3
Forçage	cyclique, sans pluie	cyclique, sans pluie	cyclique, avec pluie de 1 mm/h au jour 70, pendant 10 heures
Durée (jours)	153	entre 85 et 273	153
Modèle(s) de conductance stomatique	Leuning et Tuzet	Tuzet	Tuzet
Objectif	étude de la courbe d'assèchement	sensibilité du modèle aux différents paramètres hydrauliques	sensibilité du modèle à la discrétisation spatiale

stomatique lorsque $\psi_{leaf} = \psi_{s,50}$ (MPa^{-1}). L'idée de cette approche est la suivante : ψ_{leaf} est sensible à la fois aux variations rapides du VPD par la conductance stomatique et aux variations sur le long terme de la teneur en eau du sol. La notion de continuum hydrique permet de faire le lien entre les feuilles et le sol. Pour les deux modèles présentés précédemment, une simulation de référence est définie, telle que les transpirations produites par les deux modèles soient sensiblement identiques et que la défaillance hydraulique du xylème arrive au même moment. Les paramètres utilisés dans cette simulation sont présentés au tableau 4.5.

Pour la deuxième expérience, seul le modèle de conductance stomatique de Tuzet est retenue car faisant un lien plus fort entre l'hydraulique de la plante et les processus de la canopée. À partir de la simulation de référence, les paramètres G_0 , $\psi_{s,50}$, $s_{s,50}$, $\theta_{s,x}$, $\psi_{x,50}$, $s_{x,50}$, k_{leaf} et $K_{x,sat}$ varient dans un intervalle de valeurs centré sur les valeurs utilisées pour la simulation de référence. Les bornes supérieures et inférieures de cet intervalle sont définies en fonction des paramètres trouvés dans la littérature. La définition des intervalles est donnée en Annexe B (tableau B.1). Dans cette expérience, le sol est maillé de manière homogène avec des mailles de 5 cm tandis que le tronc est décomposé en 16 mailles de 1 m.

La dernière expérience vise à déterminer la sensibilité de SoVegI au maillage utilisé. Les maillages du tronc et de la partie souterraine (racines et sol) sont testés indépendamment. Six discrétisations sont testées dans le tronc ($dx = 8\text{m}, 4\text{m}, 2\text{m}, 1\text{m}, 0.5\text{m}, 0.25\text{m}$) et cinq dans le sol ($dx = 20\text{cm}, 10\text{cm}, 5.0\text{cm}, 2.5\text{cm}, 1.25\text{cm}$). Le forçage du modèle est identique à celui de l'expérience 1, à une différence près : une pluie d'intensité 1mm/heure est ajoutée au jour 70, pendant une durée de 10h. L'ajout de la pluie permet de créer des fronts d'infiltration dans le sol et une imbibition dans la plante, qui induisent une évolution brusque et rapide des potentiels hydriques dans le continuum. PANICONI et PUTTI (1994) et HASSANE MAINA et ACKERER (2017) et d'autres ont montrés que dans ces cas, le schéma de résolution numérique de l'équation de Richards peut devenir sensible à la discrétisation spatiale choisie. Pour chaque configuration, le temps de calcul nécessaire est déterminé en calculant le temps d'exécution moyen établie à partir d'une série de 100 simulations.

4.2.2 Résultats et discussion

Courbe d'assèchement

La courbe d'assèchement (figure 4.9a) caractérise la réponse du système à une limitation progressive en eau. Cette courbe est importante car elle contient les réponses du modèle aux différentes phases observées pendant une sécheresse. Elle peut se décomposer en trois phases, dont les comportements diffèrent pour chacune d'entre elles.

La première phase dure jusqu'à l'arrêt presque total de la transpiration (figures 4.9a et b). C'est pendant cette période que les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère (LE, GPP) ont principalement lieu. Tant que l'eau n'est pas limitante dans le sol, l'ouverture des stomates est maximum. Leur comportement journalier est seulement contrôlé par les variations de radiations incidentes, de température et d'humidité de l'air (figure 4.9d). Lorsque l'eau devient limitante dans le sol, les stomates se ferment progressivement (figure 4.9e) et réduisent la transpiration (figure 4.9b). Pendant cette phase, l'hydraulique de la plante n'est pas limitante et ne joue aucun rôle. En effet, la figure 4.9c montre que la perte de conductivité hydraulique est faible pendant cette période. La forme de la courbe dépend du modèle de conductance stomatique choisi. Ici, la transition entre la période non limitante et la période limitante en eau se fait de manière lissée (entre les jours 32 et 45, figure 4.9b). Ceci s'explique par l'utilisation d'une fonction logistique qui varie de manière continue avec le potentiel hydrique foliaire. La forme de la fonction logistique se retrouve également dans la partie de la courbe décrivant la

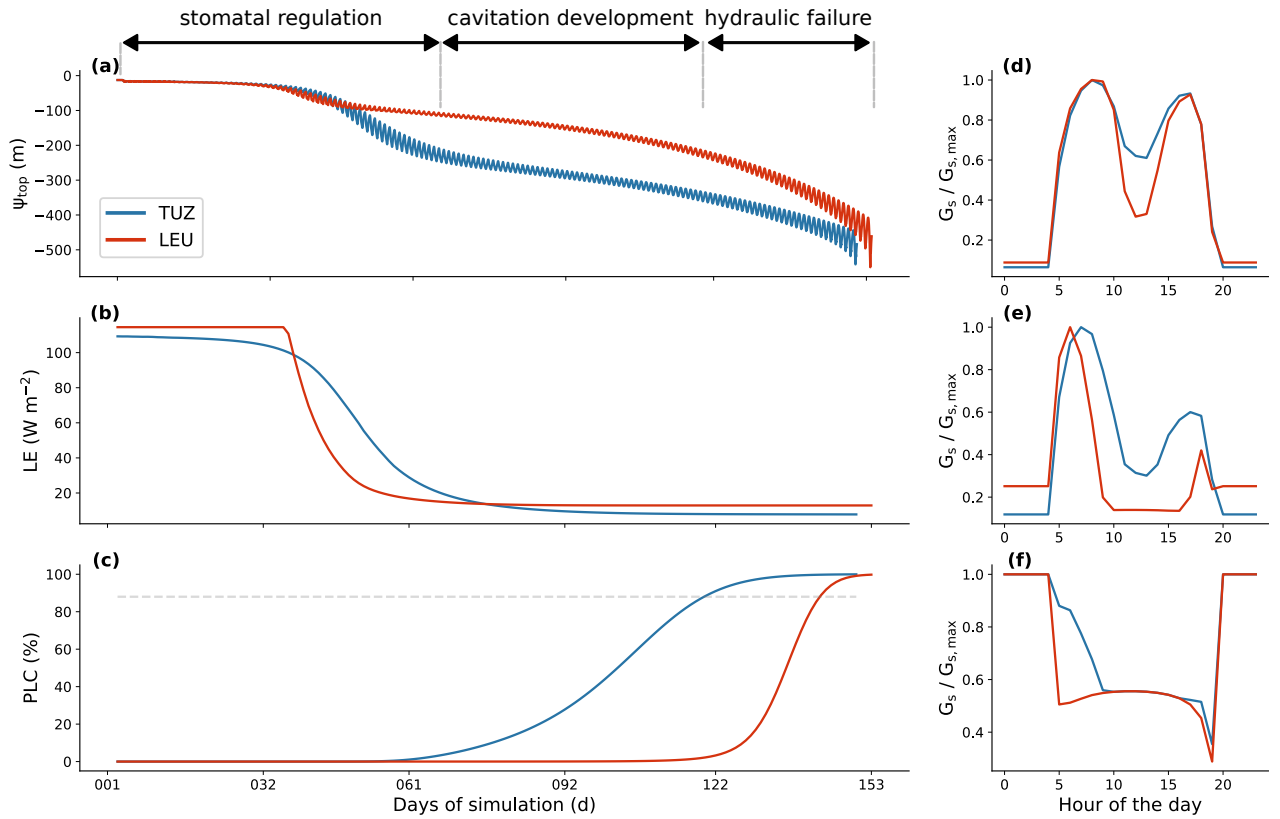


FIGURE 4.9 – (a) Courbe d’assèchement de l’expérience (pas de temps 30 min) obtenues avec les paramètres de la simulation de référence en utilisant le modèle de conductance stomatique de Tuzet (bleu) et de Leuning (rouge). (b) Moyennes journalières du flux de chaleur latente de la canopée. (c) Moyennes journalières des pertes de conductivité hydraulique dans le xylème du tronc. La courbe en gris indique une perte de conductivité hydraulique de 88%. (d) Évolutions journalières de la conductance stomatique normalisées, moyennées sur la période j5-j15. (e) Évolutions journalières de la conductance stomatique normalisées, moyennées sur la période j46-j61. (f) Évolutions journalières de la conductance stomatique normalisées, moyennées sur la période j92-j122.

diminution progressive des flux gazeux échangés avec l’atmosphère (figure 4.9b). Dans le modèle de conductance stomatique de WANG et LEUNING (1998), la limitation en eau est représentée par une fonction à seuil. Aucune limitation n’est imposée tant que la réserve utile en eau du sol est supérieure à 0.4. En deçà, une limitation linéaire de l’assimilation nette photosynthétique est imposée. Ainsi, la transition entre la partie limitée et la partie non limitée par l’eau s’effectue de manière brutale, dès lors que la réserve utile en eau dans le sol passe sous le seuil de 0.4 (figure 4.9b). La partie de la courbe décrivant la diminution progressive des flux gazeux échangés avec l’atmosphère a la forme d’une fonction inverse, provenant de la dépendance inverse de la conductance stomatique au VPD (terme $1/(1+D_s/D_0)$).

La seconde phase marque celle du développement progressif de l’embolie dans les vaisseaux du xylème (figure 4.9c). Les échanges gazeux avec l’atmosphère sont faibles mais non nuls (figures 4.9b et f). Pendant cette phase, l’eau est limitante dans le sol. La conductance stomatique résiduelle (G_0) devient le terme dominant lorsque les stomates sont fermées et induit une transpiration résiduelle ($E = G_0 \cdot VPD$). Pour satisfaire cette demande en eau, des gradients hydrauliques de plus en plus forts doivent être créés pour mobiliser l’eau du sol jusqu’à la

canopée. Ainsi les potentiels hydriques dans le tronc baissent et induisent une augmentation de la cavitation qui se traduit par une diminution de la conductivité hydraulique.

La dernière phase commence lorsque le potentiel hydrique minimum dans le tronc induit une perte de conductivité hydraulique équivalente à 88% de la conductivité hydraulique initiale (figure 4.9c). À partir de ce point, la demande provoquée par la transpiration résiduelle ne peut plus être satisfaite qu'au prix d'une croissance exponentielle du profil de pression dans le tronc. Physiologiquement, le seuil de 88% de perte de conductivité ou PLC (*PLC* pour *Percentage Loss of Conductivity*) est considéré comme le point de non rétablissement des fonctions physiologiques de la plante (COURBET et al., 2022). La forme en S caractérisant la propagation de l'embolie provient de l'utilisation d'une fonction logistique pour la modélisation des variations de conductivité hydraulique en fonction de la pression (cf. chapitre 2).

Cette courbe d'assèchement contrôle (i) le bilan hydrique du continuum sol-plante-atmosphère via la transpiration de la plante, (ii) la productivité de la plante via l'assimilation de CO_2 et (iii) la mortalité via la conductivité hydraulique.

Paramètres contrôlant la fermeture stomatique, l'embolie et la mortalité

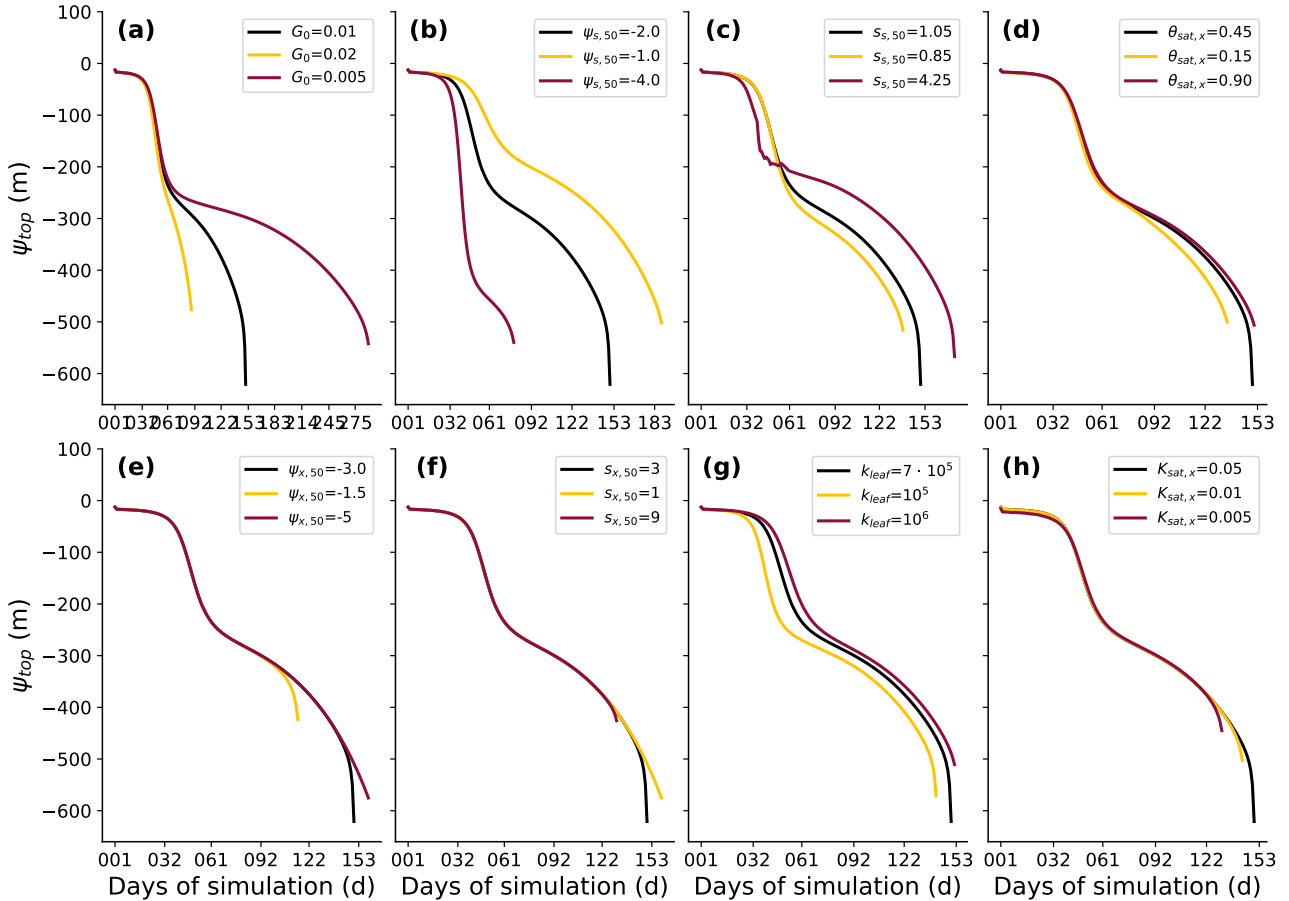


FIGURE 4.10 – Simulations de l'influence des différents paramètres hydrauliques sur la courbe d'assèchement (valeurs journalières). La simulation de référence est en traits noirs.

La forme de la courbe d'assèchement reflète le formalisme choisi pour représenter les différents processus (conductance stomatique, conductivité hydraulique de la plante) ainsi que les paramètres utilisés pour la contraindre (figure 4.10). Ces paramètres déterminent le moment où la défaillance du système hydraulique de la plante est atteinte (autour de -6 MPa). Chacun d'eux influence toutefois des parties spécifiques et distinctes de la courbe d'assèchement.

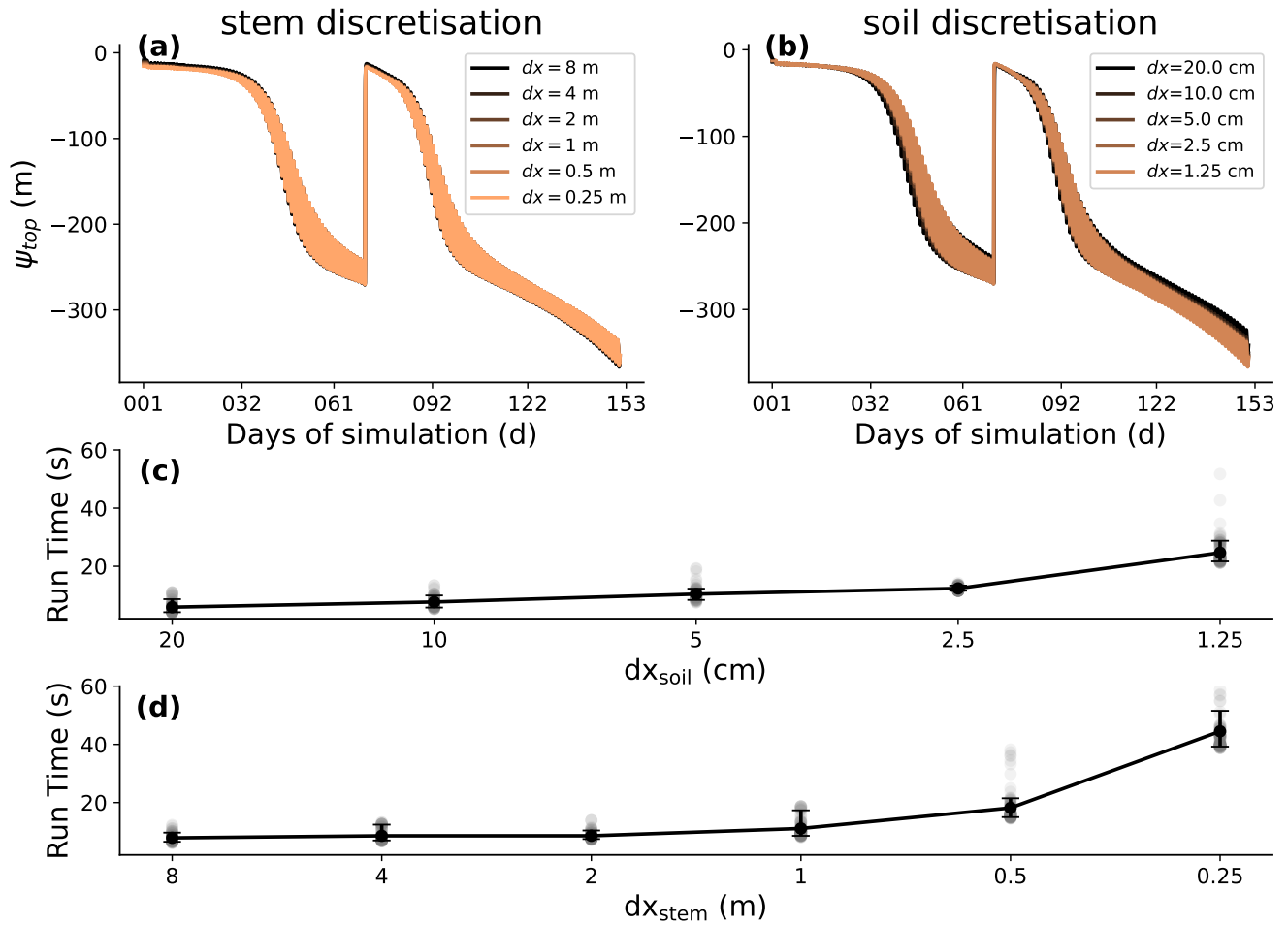


FIGURE 4.11 – Potentiel hydrique au sommet du tronc pour différentes discrétisations spatiales du sol (a) et du tronc (b) ainsi que les temps de calcul associés (c) et (d).

Les paramètres $\psi_{s,50}$, $s_{s,50}$ et k_{leaf} influencent la première partie de la courbe, marquée par la régulation de la conductance stomatique (figures 4.10b, c et g). Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où $\psi_{s,50}$, $s_{s,50}$ sont les paramètres de la fonction logistique qui déterminent la régulation stomatique, identifiée dans la partie précédente pour son rôle important sur la forme de la courbe dans la première phase. k_{leaf} influence également la phase de régulation stomatique par son importance dans le calcul du potentiel hydrique foliaire. En effet, la transpiration de chaque partie de la canopée est le produit de la conductance hydraulique de la feuille par le différentiel de potentiel hydrique entre le haut du tronc et la feuille. Le potentiel hydrique en haut du tronc est imposé par les conditions hydriques dans le sol et la plante via la notion de continuum émergeant du système d'équations différentielles utilisées pour représenter le transport hydraulique dans le sol, les racines et le tronc. Pour satisfaire une transpiration donnée, le potentiel hydrique foliaire est ainsi la seule variable d'ajustement. Une faible valeur de k_{leaf} implique une différence de potentiel élevée entre le haut du tronc et la feuille et ainsi un potentiel hydrique foliaire fortement négatif. Celui-ci va en retour provoquer une régulation stomatique plus précoce. À l'inverse, une forte valeur de k_{leaf} limite la différence de potentiel entre le tronc et les feuilles. La fermeture stomatique interviendra plus tard.

Les paramètres G_0 et $\theta_{sat,x}$ influencent la deuxième partie de la courbe d'assèchement, représentant le développement progressif de l'embolie dans les vaisseaux du xylème (figures

4.10a et d). La raison pour laquelle G_0 influence cette partie de la courbe est évidente : la transpiration résiduelle est directement proportionnelle à G_0 . Une augmentation de la transpiration résiduelle entraîne ainsi une augmentation des tensions dans le xylème du tronc. Cependant, il est surprenant de constater l'importance de ce paramètre dont l'effet sur le nombre de jour de simulation avant de constater une défaillance du système hydraulique est le plus important. Ce paramètre est souvent pris constant dans les modèles alors qu'il peut varier en réalité avec les facteurs environnementaux comme la température de l'air (DUURSM et al., 2019). La teneur en eau à saturation du xylème, $\theta_{sat,x}$ reflète les volumes des stocks d'eau internes de la plante. Les faibles variations par rapport à la simulation de référence durant la première phase montrent que le volume des stocks d'eau internes de la plante n'influe pas sur la dynamique de la transpiration avant que les stomates ne soient complètement fermées. À l'inverse, ils deviennent importants à partir du moment où la défaillance du système hydraulique de la plante est observée. Ceci signifie qu'ils sont mobilisés pour satisfaire la transpiration résiduelle sans que le prélèvement racinaire n'arrive à re-remplir les stocks d'eau mobilisés. De faibles réserves internes en eau diminuent plus rapidement le potentiel hydrique dans le tronc pour satisfaire la transpiration résiduelle.

Le déclenchement de la défaillance du système hydraulique de la plante ainsi que sa dynamique sont contrôlés par les paramètres reflétant l'intégrité du transport hydraulique dans la plante, $\psi_{x,50}$, $s_{x,50}$ et $K_{sat,x}$ (figure 4.10e, f et h). De manière analogue aux paramètres de la courbe logistique incluse dans la conductance stomatique, $\psi_{x,50}$ contrôle le moment auquel le système devient le plus sensible à l'embolie tandis que $s_{x,50}$ en détermine la sensibilité. Ainsi, la défaillance du système hydraulique intervient plus rapidement pour des valeurs de $\psi_{x,50}$ faibles et de $s_{x,50}$ élevées. De même, une faible valeur de $K_{sat,x}$ va limiter l'hydraulique de la plante plus rapidement qu'une valeur de $K_{sat,x}$ élevée.

Ces différents paramètres sont testés indépendamment pour mettre en évidence leur importance individuelle relative. Cependant, dans la réalité, les valeurs de ces paramètres ne sont pas indépendantes les unes des autres. Ainsi en compilant de nombreuses données disponibles sur les différentes caractéristiques hydrauliques des plantes pour différentes conditions climatiques, BARTLETT et al. (2016) ont montré que $\psi_{x,50}$ et $\psi_{s,50}$ sont très fortement corrélés, tel que $\psi_{x,50} < \psi_{s,50}$. Ainsi, les plantes limitent le risque d'embolie, en fermant les stomates avant qu'une embolie trop importante ne se développe dans le xylème. En faisant l'hypothèse que les plantes ajustent $\psi_{s,50}$ sur le court terme pour optimiser leur gain en carbone et $\psi_{x,50}$ sur le long terme pour éviter l'embolie dans le xylème, MATTHEWS et al. (2024) ont trouvé un rapport 2 :1 entre $\psi_{x,50}$ et $\psi_{s,50}$. Par ailleurs, $s_{s,50}$ est lié à la stratégie de régulation stomatique (cf. chapitre 1 et la discussion sur les stratégies isohydriques ou anisohydriques) telle que $s_{s,50,iso} > s_{s,50,aniso}$.

Influence de la discrétisation du continuum

Les parties précédentes se sont bornées à présenter l'influence du formalisme choisi et de sa paramétrisation sur la forme de la courbe d'assèchement. Cependant, d'autres aspects numériques comme la discrétisation spatiale sont à prendre en compte. En effet, le formalisme des équations utilisées pour représenter le transport hydraulique dans le continuum sol-plante-atmosphère est connu pour être sensible à la discrétisation spatiale.

Les figures 4.11a et b présentent les résultats de l'expérience d'interruption de sécheresse (expérience 3) pour plusieurs discrétisations du sol et du tronc. Elles montrent que pour plusieurs discrétisations du tronc (figure 4.11a) et du sol (figure 4.11b), la dynamique du potentiel de pression au sommet du tronc est identique et l'écart de pression calculée entre les différentes discrétisations sont très faibles (< 10 m). L'écart le plus significatif est observé lorsque le sol est grossièrement discrétisé ($dx = 20$ cm). Même dans ce cas, l'ordre de grandeur constaté n'est

pas significatif au regard de l'ordre de grandeur des variations de potentiels hydriques dans le tronc ($< 3\%$) et n'ont aucune influence sur la dynamique de la conductance stomatique ou des flux gazeux échangés avec l'atmosphère (résultats non montrés). Ainsi, il est possible de conclure que le formalisme utilisé dans SoVegI n'est pas sensible aux discrétisations spatiales choisies dans le tronc ou le sol lors d'une expérience d'interruption de sécheresse. Cependant, le temps de calcul nécessaire à la résolution du problème augmente en fonction du nombre de noeuds de calcul dans le tronc (figure 4.11c) ou dans le sol (figure 4.11d), passant de quelques secondes pour calculer le cas test présenté lorsque le nombre de noeuds dans le tronc ou le sol est faible, à quelques dizaines de secondes lorsque ce nombre augmente. Le constat précédent est important pour la modélisation du continuum sol-plantes-atmosphère. La complexité et la quantité de ressources de calcul nécessaires aux approches de type milieu poreux justifient généralement le recours à d'autres approches plus simples lors de l'inclusion de l'hydraulique de la plante dans des modèles de surface (CHRISTOFFERSEN et al., 2016; RUFFAULT et al., 2022; TORRES-RUIZ et al., 2024). Les différents exemples d'utilisation de ce formalisme dans la littérature recourent à des discrétisations spatiales fines pour les différents compartiments du continuum (VERMA et al., 2014; HUANG et al., 2017; SILVA et al., 2022) ce qui peut fortement ralentir le temps d'exécution du code et empêcher une utilisation à large échelle spatiale ou temporelle. Si SoVegI se montre peu sensible aux conditions à imposer sur le maillage du tronc et du sol du continuum, des applications plus large pourraient être envisagées comme une application à une plus large échelle spatiale ou temporelle ou un couplage avec un modèle hydrologique pour représenter les interactions avec les écoulements souterrains.

4.3 Conclusion du chapitre

Ce chapitre a permis de réaliser une étape importante de validation du modèle : celle de la vérification de son implémentation (figure 2.1, étape 4). Trois modules importants ont été testés séparément ; celui représentant le transport hydraulique dans le continuum, celui consacré aux transferts radiatifs et celui consacré aux échanges gazeux à l'échelle de la canopée. Le module de transport hydraulique a été comparé à un autre modèle du même type (modèle FETCH, VERMA et al. (2014)), tandis que les deux autres modules ont été comparés à des données mesurées sur le site de Hesse pour les années 2003 (transferts radiatifs) et 2002 (modèle de canopée). L'implémentation numérique du transport hydraulique de SoVegI donne des résultats identiques à ceux obtenus avec le modèle FETCH. Les radiations absorbées dans les courtes longueurs d'onde ainsi que les radiations courtes longueurs d'onde incidentes au sol ont été correctement reproduites pour l'année 2003 (NSE 0.97 et 0.83 respectivement) ainsi que les données de chaleurs latente, sensible et de GPP pour une année hydrologiquement normale (R^2 de 0.86, 0.85 et 0.82 respectivement). Après avoir testé ces modules indépendamment les uns des autres, un cas synthétique d'assèchement contrôlé utilisant le modèle SoVegI complet a été mis en oeuvre. Cette expérience a permis de retrouver les principales caractéristiques hydriques du continuum lors d'une expérience de ce type, de mieux comprendre l'influence des paramètres contrôlant l'hydraulique de la plante sur les différentes phases d'un assèchement et de tester la sensibilité du modèle à différentes discrétisations spatiales des compartiments du continuum. En particulier, le dernier point a permis de montrer que le formalisme type milieu poreux pour représenter l'hydraulique des plante n'est pas sensible à la discrétisation spatiale choisie dans la plante.

Ces résultats montrent (i) que les différents modules de SoVegI sont correctement implémentés et (ii) que le modèle couplé permet de reproduire un comportement attendu lors d'une expérience simple et contrôlée. La validation de cette étape permet d'amener le développement du modèle à la prochaine étape, celle de la confrontation avec des données réelles, sur une

période longue.

Application de SoVegI sur le site de Hesse

Sommaire

5.1	Méthode	120
5.1.1	Modèles de conductance stomatique	120
5.1.2	Expériences numériques	121
5.1.3	Paramétrisation, calibration et évaluation	124
5.2	Résultats et discussion	125
5.2.1	Reproduction des observations	125
5.2.2	Avantages de l'inclusion du transport hydraulique	127
5.2.3	Influence de la représentation de la végétation sur l'estimation de la recharge en eau	132
5.3	Conclusion du chapitre	133

Les chapitres précédents ont présenté le modèle (*cf.* chapitre 2), testé les différents modules indépendamment les uns des autres (*cf.* chapitre 4, partie 4.1) et l’ont validé sur un cas d’assèchement synthétique (*cf.* chapitre 4, partie 4.2). La dernière étape de développement du modèle consiste à le tester sur un site réel et comparer les prédictions du modèle avec des données mesurées. Ainsi, ce chapitre présente l’application de SoVegI sur le site de Hesse, introduit dans le chapitre 3. Le modèle est appliqué sur la période 1997-2011 en utilisant l’année 2003 pour la calibration.

Inclure l’hydraulique des plantes dans un modèle nécessite un surcroît d’efforts, tant sur le plan du développement du modèle que de sa paramétrisation. Ce choix est souvent justifié par besoin d’améliorer les capacités de prédiction des flux gazeux échangés avec l’atmosphère (LE, H et GPP), en particulier pendant les sécheresses (KENNEDY et al., 2019 ; SABOT et al., 2020). Ainsi, l’hydraulique des plantes est de plus en plus fréquemment incluse dans les modèles (DE KAUWE, ZHOU et al., 2015 ; NAUDTS et al., 2015 ; XU et al., 2016 ; KENNEDY et al., 2019 ; LI et al., 2021). Toutefois, l’intégration de ce nouveau processus n’implique pas mécaniquement une amélioration significative et systématique des prédictions (PASCHALIS et al., 2024). Ainsi, il est important de déterminer si l’intégration de l’hydraulique des plantes dans le modèle SoVegI est nécessaire ou pas à une meilleure prédiction et compréhension des flux hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère ; l’application sur le site de Hesse, un site de forêt tempérée, sert de support à cette analyse.

Par ailleurs, la motivation principale du développement de SoVegI a été une meilleure représentation des interactions sol-plantes pour mieux prédire la recharge des nappes. En utilisant un modèle simplifié de la végétation, LUTTENAUER et al. (2024) ont montré que la recharge était principalement influencée par des paramètres du sol et du modèle d’interception de la canopée, mais pas par les caractéristiques physiologiques de la végétation. En utilisant SoVegI, la deuxième partie de ce chapitre explore l’influence des formalismes utilisés pour représenter la conductance stomatique sur la recharge de nappe. Elle permettra de déterminer l’influence relative des paramètres du modèle d’interception de la canopée et du niveau de complexité de représentation de la végétation sur la recharge.

5.1 Méthode

5.1.1 Modèles de conductance stomatique

Trois modèles de conductance stomatique sont comparés. Le premier, (LEU), est le modèle présenté par WANG et LEUNING (1998) :

$$G_s = G_0 + g_1 \cdot \frac{A_n}{C_s} \frac{1}{1 + D_s/D_0} \cdot f_\theta \quad (5.1)$$

Où G_0 est la conductance stomatique résiduelle ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A_n est l’assimilation photosynthétique ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C_s la concentration en CO_2 à la surface de la feuille (mol mol^{-1}), D_s le déficit de pression de vapeur saturante à la surface des feuilles (Pa), g_1 un paramètre empirique représentant la dépendance linéaire de la conductance stomatique à l’assimilation photosynthétique (-), D_0 un autre coefficient empirique représentant la sensibilité de la conductance stomatique au déficit de pression de vapeur saturante (Pa) et f_θ est une fonction dépendante de la teneur en eau dans le sol (voir chapitre 2 et 4) qui représente la sensibilité de la conductance stomatique à la teneur en eau du sol. Le terme $1/(1 + D_s/D_0)$ varie entre 0 ($D_s \gg D_0$) et 1 ($D_s \ll D_0$). Il représente la sensibilité de la conductance stomatique au VPD. D_s varie

rapidement, en fonction des conditions météorologiques, tandis que f_θ varie lentement, en fonction de la teneur en eau dans le sol. Ce modèle est largement utilisé dans les grands modèles de surface pour sa simplicité et sa robustesse (BEST et al., 2011; WANG et al., 2011; FATICHI et al., 2012). Il n'est sensible qu'au VPD (terme D_s) et pas à l'hydraulique de la plante.

Dans le deuxième modèle, (TUZ), TUZET et al. (2003) proposent de remplacer les termes dépendants du VPD et de la teneur en eau dans le sol par une fonction logistique variant selon le potentiel hydrique foliaire (ψ_{leaf}) :

$$G_s = G_0 + g_1 \cdot \frac{A_n}{C_s} \cdot f(\psi_{leaf}) \quad (5.2)$$

Où $f(\psi_{leaf})$ est une fonction logistique du potentiel hydrique foliaire (voir équation 4.7). Dans cette approche, ψ_{leaf} s'insère comme un potentiel intermédiaire entre le potentiel du sol et le potentiel atmosphérique. Il est calculé en fonction de la transpiration :

$$E_t = k_{leaf} (\psi_{top} - \psi_{leaf}) \quad (5.3)$$

Où E_t est la transpiration ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$), k_{leaf} la conductance hydraulique entre le tronc et la canopée ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) et ψ_{top} le potentiel hydrique foliaire au sommet du tronc (MPa). Ainsi, ψ_{leaf} est sensible aux variations du VPD via la dépendance de la conductance stomatique au potentiel hydrique foliaire (équation 5.2) et à la teneur en eau dans le sol via le transport hydraulique dans la plante (équation 5.3).

Pendant une sécheresse, les facteurs environnementaux et les conditions hydriques du continuum influencent le cycle photosynthétique, indépendamment de la dynamique de la réponse stomatique (BERRY & BJORKMAN, 1980; B. MEDLYN et al., 2002). Pour prendre en compte cette limitation, dans le troisième modèle, (TUZ- ψ_{pd}), l'assimilation photosynthétique est limitée en fonction du potentiel hydrique foliaire au levé du soleil (ψ_{pd}) (DE KAUWE, ZHOU et al., 2015).

$$G_s = G_0 + g_1 \cdot \frac{A_n}{C_s} \cdot f(\psi_{leaf}) \cdot f(\psi_{pd}) \quad (5.4)$$

Ce terme supplémentaire prend en considération les limitations ayant une dynamique long terme (journalière) sur l'assimilation photosynthétique. Il joue un rôle similaire au terme f_θ dans l'équation 5.1.

Le premier modèle (équation 5.1) dépend uniquement des conditions micrométéorologiques tandis que les deux derniers (équations 5.2 et 5.4) nécessitent une représentation du transport hydraulique dans la plante pour calculer un potentiel hydrique foliaire.

5.1.2 Expériences numériques

Les objectifs de la première expérience sont (i) d'appliquer SoVegI sur le site de Hesse et (ii) déterminer la nécessité d'inclure l'hydraulique des plantes pour représenter correctement les flux d'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère sur un site de forêt tempérée. Ainsi, SoVegI est appliqué sur le site de Hesse durant la période 1997-2011 en utilisant les trois modèles de conductance stomatique présentés dans la partie précédente. Quelque soit le modèle de conductance stomatique, le sol est représenté par une colonne de 2 m d'épaisseur. Le sol est divisé en 40 mailles de 5 cm. Les paramètres des fonctions de Mualem et Van Genuchten sont mesurés en 4 points (voir tableau 3.2). Les valeurs des paramètres θ_{sat} , θ_{res} , α , η et K_{sat}

sont interpolées linéairement entre ces points. En dehors des points d’observation, elles sont extrapolées à partir du point de mesure le plus proche.

BACHOFEN et al. (s. d.) montrent que la profondeur du prélèvement racinaire dépend plus du biome que des espèces végétales présentes, suggérant que les caractéristiques hydrauliques du système racinaire (diamètre des racines les plus fines, résistance radiale des racines) sont spécifiques aux espèces mais dépendent également des conditions hydroclimatiques passées des sites considérés. Ainsi, les caractéristiques hydrauliques du système racinaire (r_{root} , r_0 , RLD_0) sont reprises d’une application du modèle macroscopique de prélèvement racinaire dans une hêtraie d’Europe centrale (VOGEL et al., 2013). Sur le site de Hesse, la profondeur racinaire maximale est fixée à 80 cm en raison de la présence d’une couche d’argile en dessous de cette profondeur qui rend l’exploration racinaire difficile. Un profil exponentiel de distribution racinaire est appliqué, dans lequel 26 % de la masse racinaire totale se situent dans les 10 premiers centimètres du sol, en accord avec les caractéristiques racinaires du hêtre en forêt tempérée (VOGEL et al., 2013).

Les paramètres hydrauliques du système racinaire ($\theta_{r,sat}$, $\psi_{d,r}$ et p_r) sont fixés de manière à induire un décalage réaliste entre le flux de transpiration au sommet du tronc et le flux de sève en bas du tronc. Le rapport des sections de passage entre le xylème des racines et le sol (A_r/A_s) est défini à partir de la surface terrière du peuplement. Les conductances hydrauliques pour le système racinaire et le tronc ont été choisies de sorte que l’hydraulique de la plante ne soit pas limitante par une journée ensoleillée pendant laquelle l’eau dans le sol est disponible (RUFFAULT et al., 2022). $K_{r,sat}$ et $K_{x,sat}$ ne varient pas spatialement et sans indications supplémentaires $K_{r,sat} = K_{x,sat}$. Des expériences préliminaires ont montré que les autres paramètres caractérisant la relation entre la teneur en eau et la pression hydraulique dans la plante ne sont pas sensibles. Ils sont issus de CHUANG et al. (2006) et SILVA et al. (2022). Les paramètres des courbes de vulnérabilité hydraulique sont de plus en plus disponibles dans la littérature au niveau des feuilles ou des branches (CHOAT et al., 2012 ; LENS et al., 2016 ; MARTIN-STPAUL et al., 2017). Cependant, les données pour les tissus du tronc et des racines restent parcellaires en raison des difficultés à mesurer ou à accéder correctement au matériel. Faute de données disponibles, le choix de modélisation réalisé dans la présente étude consiste à appliquer les valeurs mesurées au niveau des feuilles et des branches au tronc ou aux racines (RUFFAULT et al., 2022). Ainsi, la valeur de $\psi_{x,50} = -3.2$ MPa est retenue (MARTIN-STPAUL et al., 2017).

La hauteur de la végétation est fixée à 16 m, discrétisée en 16 mailles de 1 m. Les paramètres hydrauliques ($\theta_{x,sat}$, $\psi_{d,x}$, p_x , $K_{x,sat}$, $s_{50,x}$, $\psi_{50,x}$ et A_x/A_s) sont identiques à ceux du système racinaire, en l’absence de mesures ou d’indications contraires (RUFFAULT et al., 2022).

Les paramètres du module de transferts radiatifs sont repris du chapitre précédent. Les dates de débourrement et de sénescence ainsi que le LAI annuel maximal ont été mesurés sur le site de Hesse (voir tableau 3.1). La résistance hydraulique des feuilles est fixée telle que les amplitudes de potentiel hydriques foliaire soient réalistes (TUZET et al., 2017, figure 5). Enfin, la capacité maximale de stockage de la pluie interceptée est fixée de sorte qu’environ 30 % de la pluie mesurée soit interceptée (PIERRET et al., 2018).

La conductance stomatique résiduelle (G_0) est fixe et issue de la littérature (DUURSMA et al., 2019). Un rapport constant de 1.6 est pris entre $J_{max,0}$ et $V_{cmax,0}$ (B. MEDLYN et al., 2002). MATTHEWS et al. (2024) ont trouvé qu’un ration 2 :1 existe entre les valeurs de $\psi_{l,50}$ et $\psi_{x,50}$. Ainsi, la valeur de $\psi_{l,50} = -1.6$ MPa est retenue, sans distinction entre les parties éclairées directement et indirectement de la canopée. Enfin, la conductance entre le tronc et les différentes parties de la canopée, k_{leaf} , est fixée afin d’obtenir des profils de potentiel hydrique foliaire réalistes (TUZET et al., 2017).

Les flux gazeux échangés entre la canopée et l’atmosphère sont calculés au pas de temps du forçage météorologique (30 min) tandis que le pas de temps du module d’hydraulique couplé varie entre 10 secondes et 10 minutes. Les valeurs des paramètres utilisés sont donnés dans le tableau 5.1. Le tableau C.2, en annexe, précise les différents paramètres utilisés dans SoVegI et leur disponibilité.

TABLE 5.1 – Paramètres utilisés pour le cas de Hesse.

Paramètre	Unité	Valeur	Source
Sol			
G_{soil}	$\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0.04	(RUFFAULT et al., 2022)
profondeur	m	2.0	
Racines			
profondeur racinaire	0.8	m	
A_r/A_s	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$	
r_{root}	d	$5.0 \cdot 10^{11}$	(VOGEL et al., 2013)
r_0	m	$1.0 \cdot 10^{-3}$	(VOGEL et al., 2013)
RLD_0	$\text{m}^2 \text{m}^{-1}$	1500.0	(VOGEL et al., 2013)
f_{10}	-	0.26	
$\theta_{r,sat}$	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	0.57	(CHUANG et al., 2006)
$\psi_{d,r}$	MPa	3.0	-
p_r	-	20.0	(CHUANG et al., 2006)
$K_{r,sat}$	m s^{-1}	$5.0 \cdot 10^{-2}$	-
$s_{50,r}$	Pa^{-1}	$5.0 \cdot 10^{-6}$	(SILVA et al., 2022)
$\psi_{50,r}$	MPa	-3.2	(MARTIN-STPAUL et al., 2017)
Tronc			
hauteur	m	16.0	
A_x/A_s	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	$5.0 \cdot 10^{-4}$	
$\theta_{x,sat}$	$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$	0.57	(CHUANG et al., 2006)
$\psi_{d,x}$	MPa	3.0	-
p_x	-	20.0	(CHUANG et al., 2006)
$K_{x,sat}$	m s^{-1}	$5.0 \cdot 10^{-2}$	-
$s_{50,x}$	Pa^{-1}	$5.0 \cdot 10^{-6}$	(SILVA et al., 2022)
$\psi_{50,x}$	MPa	-3.2	(MARTIN-STPAUL et al., 2017)
Radiation			
χ	-	0.1	-
ω_{PAR}	-	0.25	(BONAN, 2019)
ω_{NIR}	-	0.80	(BONAN, 2019)
$\rho_{s,PAR}$	-	0.15	(BONAN, 2019)
$\rho_{s,NIR}$	-	0.25	(BONAN, 2019)
ϵ_s	-	0.94	(BONAN, 2019)
ϵ_f	-	0.96	(BONAN, 2019)
Canopée			
G_0	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$9.18 \cdot 10^{-3}$	-
g_1	-	4.87	calibration
$\psi_{50,l}$	MPa	-1.50	(MATTHEWS et al., 2024)
$s_{50,l}$	MPa^{-1}	3.5	(TUZET et al., 2017)
$J_{max,0}/V_{cmax,0}$	-	1.6	(B. MEDLYN et al., 2002)
d_l	m	0.05	(WANG & LEUNING, 1998)
k_{leaf}	$\text{m}^2 \text{s Pa kg}^{-1}$	$7.0 \cdot 10^5$	-

La deuxième expérience a pour objectif d'évaluer l'effet du choix du formalisme de conductance stomatique sur la recharge. En utilisant une représentation très simplifiée de la végétation, LUTTENAUER et al. (2024) ont montré que la recharge est principalement influencée par (i) la paramétrisation du sol et (ii) la paramétrisation du modèle d'interception. Leurs résultats n'ont pas montré de sensibilité de la recharge aux caractéristiques physiologiques de la végétation comme la conductance stomatique. En utilisant une représentation plus complexe de la végétation (SoVegI), la sensibilité de la recharge en fonction des formalismes utilisés pour la conductance stomatique est comparée à celle des paramètres du modèle d'interception (LAI et coefficient d'interception, C_{inter}).

Pour déterminer l'influence du formalisme, la recharge est calculée avec les trois modèles de conductance stomatique, paramétrisés de la même manière que dans l'expérience précédente. Pour évaluer l'influence du LAI, le modèle de conductance stomatique de Tuzet est utilisé (équation 5.2) pour lequel le LAI maximal observé est augmenté de 20% chaque année (scénario TUZ-1.2·LAI) ou diminué de 20% chaque année (scénario TUZ-0.8·LAI). De même, pour évaluer l'influence du coefficient d'interception, deux scénarios sont testés, l'un dans lequel le coefficient C_{inter} est augmenté de 20% (TUZ-1.2· C_{inter}) et l'autre dans lequel ce coefficient est diminué de 20% (TUZ-0.8· C_{inter}). L'intervalle de $\pm 20\%$ caractérise un intervalle d'incertitude des valeurs de LAI et de C_{inter} , déterminé à partir de valeurs relevées dans la littérature (LUTTENAUER et al., 2024).

5.1.3 Paramétrisation, calibration et évaluation

Pour tous les modèles de conductance stomatique, les paramètres G_0 , a et $V_{cmax,0}$ sont calibrés. Pour le modèle dépendant du VPD (LEU), le paramètre D_0 est ajouté en plus comme paramètre de calibration. La GPP est sensible à plus de facteurs environnementaux que le flux de chaleur latente (LE). Ainsi, la calibration est effectuée sur la GPP, en minimisant la somme des erreurs quadratiques moyennes (RMSE) :

$$RMSE = \sqrt{\sum_i \frac{(G\hat{P}_i - GPP_i)^2}{N_{sim}}} \quad (5.5)$$

Où N_{sim} est le nombre total d'observations dans la chronique, GPP_i la valeur de GPP mesurée au temps i et $G\hat{P}_i$ est la valeur de GPP simulée au temps i . Le RMSE est exprimé dans les mêmes unités que la GPP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Plus il est proche de 0, meilleure est la correspondance entre la chronique simulée et celle observée.

L'algorithme de calibration utilisé est un algorithme génétique évolutif (VIRTANEN et al., 2020). Les valeurs des paramètres sont tirées aléatoirement dans un intervalle prédéfini pour chaque paramètre, déterminé d'après les valeurs courantes relevées dans la littérature (voir tableau C.1).

Pour l'évaluation du modèle *a posteriori*, le NSE est utilisé (voir section 4.2.1)

$$NSE = 1 - \frac{\sum_i (\text{obs}_i - \text{sim}_i)^2}{\sum_i (\text{obs}_i - \overline{\text{obs}})^2} \quad (5.6)$$

Où obs_i correspond aux valeurs observées, sim_i aux valeurs simulées et $\overline{\text{obs}}$ à la moyenne des valeurs observées.

5.2 Résultats et discussion

5.2.1 Reproduction des observations

Indépendamment du modèle de conductance stomatique utilisé, SoVegI reproduit correctement les observations de flux gazeux de la canopée échangés avec l'atmosphère (figures 5.1, C.1 et C.2) ainsi que les teneurs en eau dans le sol à différentes profondeurs (figure 5.2). Pour la GPP, sur la période 1998-2011 (2004 et 2005 exclues) le critère NSE est compris entre 0.45 (2010) et 0.80 (2002), tous modèles confondus (figure 5.4). Ces valeurs sont semblables à celle obtenues par d'autres modèles appliqués sur le site de Hesse (DE KAUWE, ZHOU et al., 2015). L'année 2004 est exclue de l'analyse des résultats (LE, H et GGP) en raison d'un dysfonctionnement des

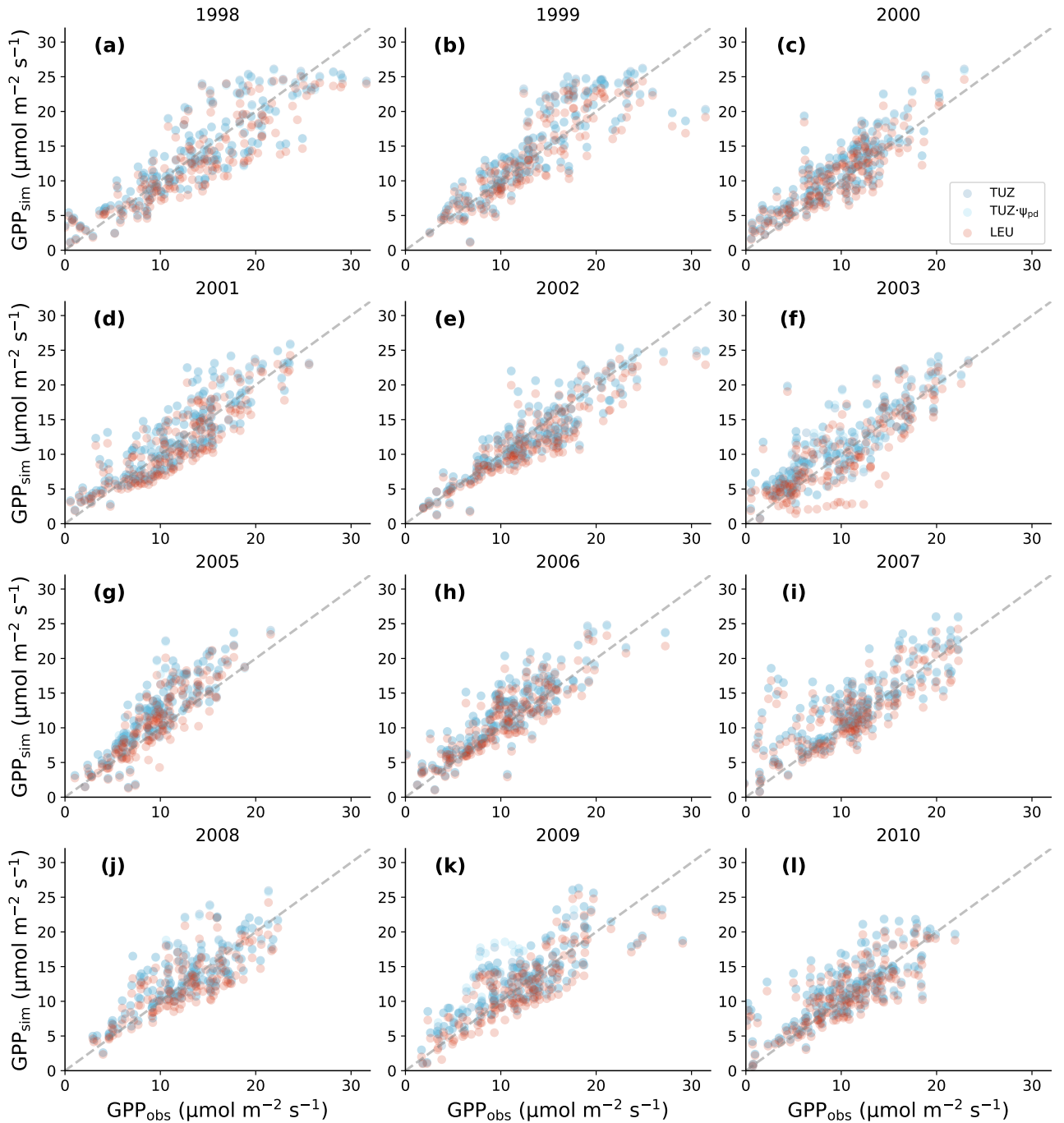


FIGURE 5.1 – Comparaison des GPP journalières simulées et observées sur la période végétative pour les années 1998 à 2010.

mesures durant cette année. L'année 2005 est exceptionnelle, caractérisée par une surestimation systématique de la GPP par tous les modèles (figure 5.1g). Ce comportement n'est pas retrouvé dans les flux de chaleurs latente (figure C.1g) ou sensible (figure C.1g) et n'est pas expliqué. La figure 5.2 montre par ailleurs que les teneurs en eau observées aux différentes profondeurs sont bien reproduites par le modèle.

Cet exercice montre que (i) SoVegI est capable de représenter correctement les flux hydriques dans le continuum sol-plante-atmosphère dans le cas d'une forêt tempérée et (ii) qu'une paramétrisation de ce type de modèle est possible. Le formalisme adopté dans SoVegI permet de représenter à la fois les échanges gazeux (figure 5.1) et les teneurs en eau dans le sol (figure 5.2). Ces dernières sont particulièrement importantes pour estimer correctement les rétroactions sur les processus de la canopée, que ce soit à travers le potentiel hydrique foliaire (ψ_{leaf}) ou la réserve utile en eau (REW). Une approche plus conceptuelle ou empirique pour les représenter pourrait dégrader l'estimation de la quantité d'eau dans le sol et biaiser les rétroactions avec la canopée.

Les critères d'évaluation des modèles peuvent toutefois masquer des différences ponctuelles de comportement. Par exemple, la figure 5.3a montre que les modèles TUZ et TUZ-f(ψ_{pd}) réagissent différemment par rapport au modèle LEU lors d'un épisode de sécheresse intense

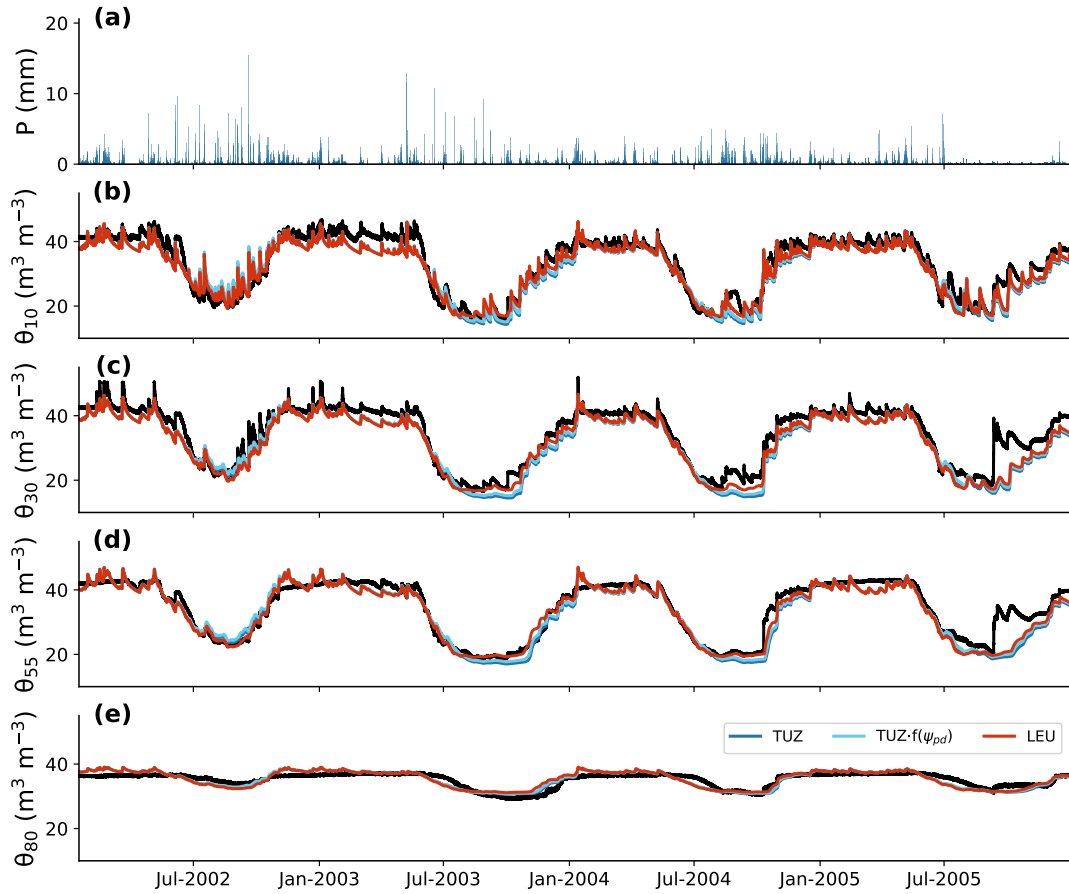


FIGURE 5.2 – Teneurs en eau dans le sol à 10 cm (b), 30 cm (c), 55 cm (d) et 80 cm (d) pour les différents modèles testés sur la période 2002-2005. La précipitation est rappelée en (a).

(juillet-août 2003). La première quinzaine de juin est marquée par de faibles VPD et pas de limitation en eau dans le sol (figure 5.3b). Les GPP simulées par les différents modèles sont très proches (figure 5.3a). Cela signifie que les fonctions limitant la conductance stomatique dans les différents modèles sont identiques (figures 5.3c, d et e, traits pleins). On en conclut qu'en l'absence de limitation en eau dans le sol, la fonction logistique du modèle de Tuzet dépendant du potentiel hydrique foliaire remplace la fonction inverse du modèle de Leuning, fonction du VPD. En d'autres termes, ψ_{leaf} porte la même information que D_s . En augmentant la profondeur de sol à laquelle est sensible la fonction f dans le modèle de Leuning (équation 5.1) de telle sorte que θ_{soil} représente la teneur en eau moyenne sur toute la hauteur de la colonne de sol, les différences observées précédemment en période de sécheresse disparaissent (voir figure C.4a, d et e). Ainsi, ψ_{leaf} est une variable intégrative de la teneur en eau moyenne de toute la colonne de sol et non seulement de la partie du sol en contact avec les racines.

Les capacités générale du modèle se dégradent après 2003, en particulier dans la prédiction de la GPP et des flux de chaleur latente (figures 5.4a, b). Ce constat peut être expliqué par une modifications des paramètres biophysiques des différents processus (canopée, transport hydraulique). Ils peuvent être causés par (i) une représentation simpliste de la phénologie ou (ii) la non prise en compte des effets irréversibles et des adaptations à long terme post-sécheresse. Concernant l'hypothèse (i), la phénologie est représentée de manière très simpliste dans SoVegI, en calculant un LAI constant sur la saison végétative à partir d'un LAI maximum observé au court de la saison. XU et al. (2016) ont montré qu'une estimation dynamique du LAI, en particulier en période de sécheresse, améliore grandement les capacités des modèles à estimer les flux gazeux échangés avec l'atmosphère. Par ailleurs, les sécheresses perturbent les processus biophysiques des plantes de manière pas toujours réversible. Par exemple, la conductance hydraulique des plantes ne revient pas immédiatement à sa valeur pré-sécheresse après un épisode d'embolie (SPERRY & LOVE, 2015). Il faut du temps et des ressources en carbone pour reconstruire ou réparer les vaisseaux du xylème embolisés.

5.2.2 Avantages de l'inclusion du transport hydraulique

Différentes études ont montré que l'inclusion de l'hydraulique de la plante dans les modèles d'échanges gazeux avec l'atmosphère améliorent les prédictions des flux de chaleur latente et de GPP (XU et al., 2016; KENNEDY et al., 2019; LI et al., 2021). L'application de SoVegI sur Hesse nuance ce point de vue car les modèles utilisant explicitement l'hydraulique de la plante (TUZ et TUZ·f(ψ_{pd})) ne montrent pas de performances manifestement et systématiquement meilleures que le modèle ne l'utilisant pas (LEU), que ce soit dans la prédiction des flux gazeux (GPP, LE et H) ou des teneurs en eau dans le sol (figures 5.1, 5.2 et 5.4). L'hydraulique des plantes permet de représenter correctement la dynamique du système sol-plante-atmosphère pendant une période de sécheresse (*cf.* chapitre 4) mais cette dynamique est noyée par l'importante variabilité météorologique. Ainsi les gains obtenues par l'inclusion de l'hydraulique des plantes ne permettent pas d'améliorer significativement les prédictions des flux gazeux échangés avec l'atmosphère sur le long terme (PASCHALIS et al., 2024). Représenter l'hydraulique des plantes revient à complexifier considérablement un modèle et à augmenter son coût d'utilisation (ressources de calcul, temps de calcul). Si l'inclusion de l'hydraulique des plantes ne permet pas d'améliorer les capacités de prédiction des modèles, il est légitime de s'interroger sur la pertinence de l'inclure dans le cas des forêts tempérées européennes.

Les propos précédents, plutôt négatifs à propos de l'inclusion de l'hydraulique des plantes dans les modèles, peuvent être vus d'une autre manière. Si l'inclusion de l'hydraulique des plantes n'améliore pas significativement les résultats du modèles, elle ne les dégrade pas non plus. Ainsi l'utilisation du potentiel hydrique foliaire démontre l'utilité de la notion de continuum. Il

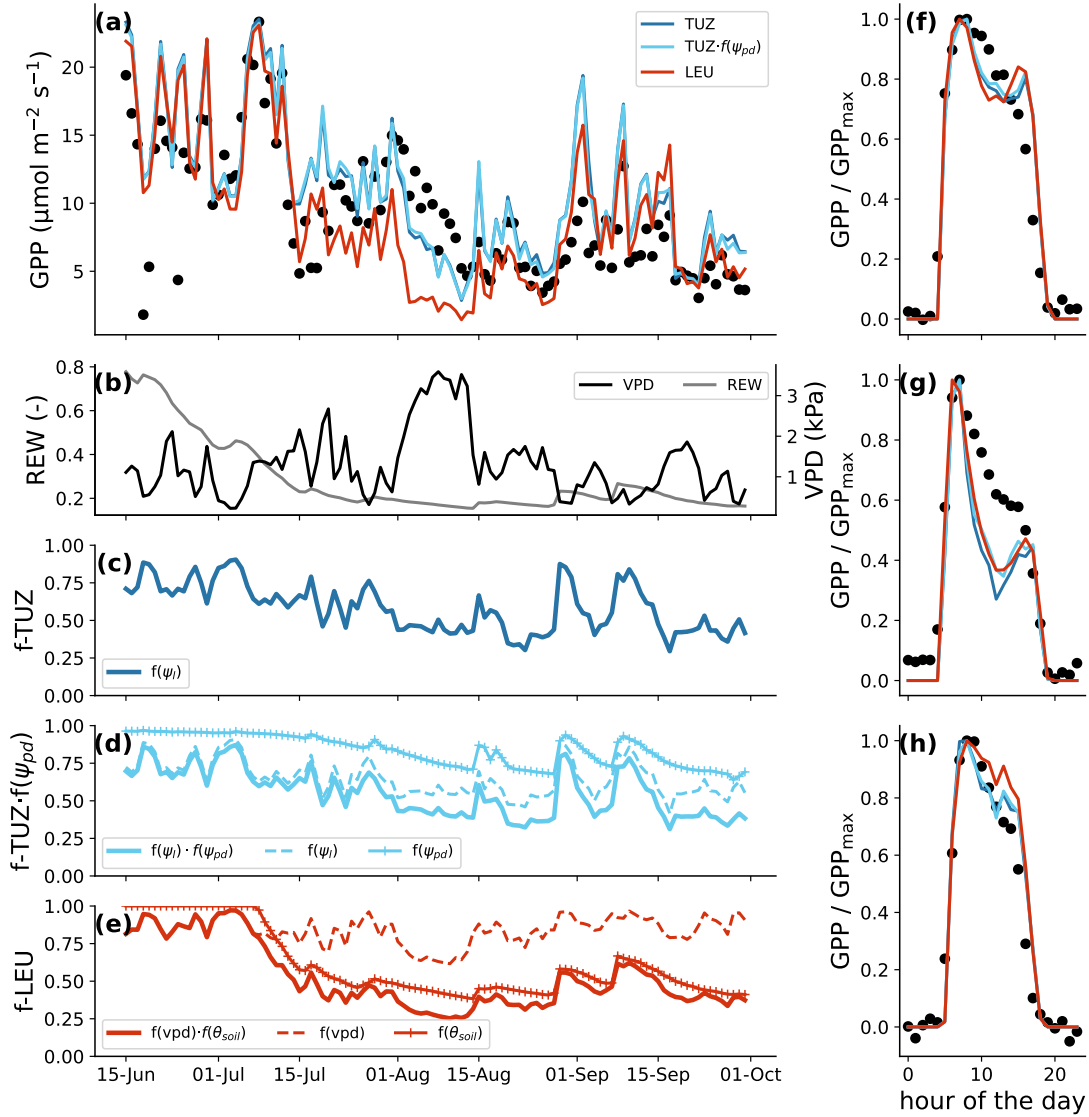


FIGURE 5.3 – (a) Moyenne journalière de la GPP observée (points noirs) et simulée pour les modèles de TUZ (bleu foncé), $TUZ \cdot f(\psi_{pd})$ (bleu clair) et LEU (rouge). (b) VPD (kPa) et réserve utile en eau du sol (REW) sur la même période. Limitations stomatiques et non stomatiques de G_s pour le modèle de TUZ (c), $TUZ \cdot f(\psi_{pd})$ (d) et LEU (e). (f) GPP moyenne horaire sur la période du 8 au 30 juillet, (g) du 1 au 25 août et (h) du 25 août au 9 septembre.

permet de représenter à la fois les variations rapides (sub-horaires) induites par les conditions météorologiques et les variations long terme provoquées par des processus agissant sur du plus long terme. ψ_{leaf} fait le lien entre le potentiel atmosphérique, représenté par le VPD, et le potentiel hydrique du sol via l'équilibre hydraulique avec le sol. La fonction logistique, f , décrivant la régulation de la conductance stomatique par le potentiel hydrique foliaire remplace deux autres fonctions dépendant du VPD et de la teneur en eau du sol. Elle permet de s'affranchir de paramètres empiriques peu mesurables et sans sens physique (D_0) ainsi que de la détermination de la partie du sol à laquelle sont sensibles les stomates.

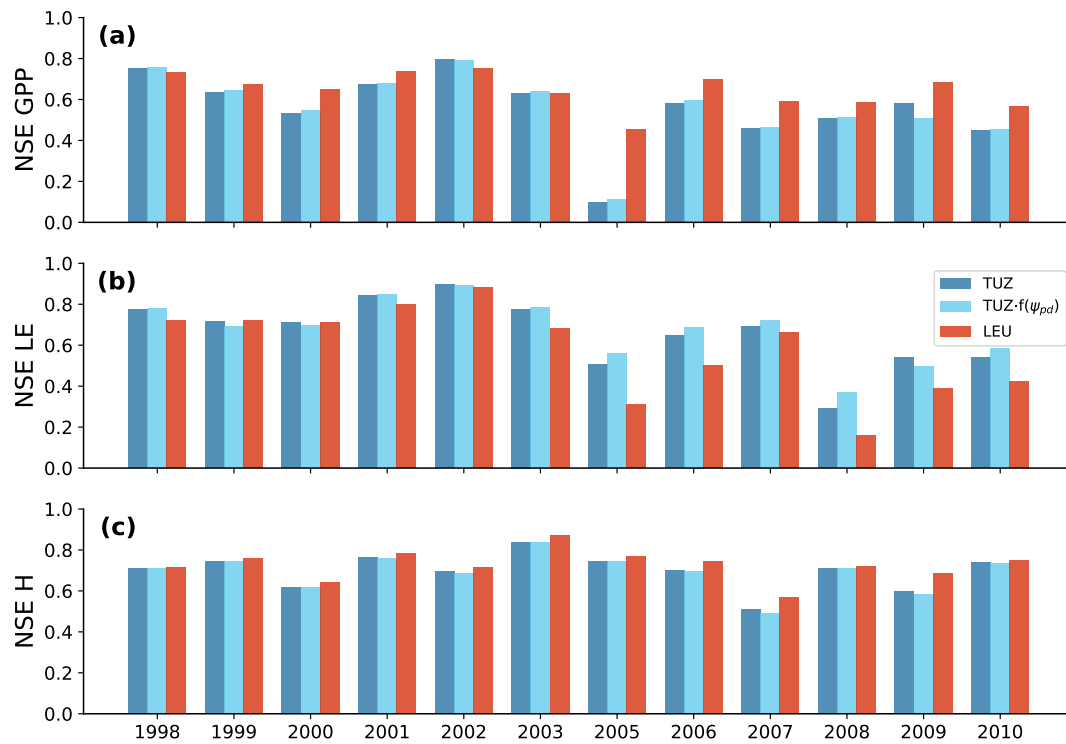


FIGURE 5.4 – Critères de Nash-Sutcliffe (NSE) pour la GPP (a), LE (b) et H (c) sur la période 1998-2010

D'autre part, l'inclusion de l'hydraulique des plantes permet de modéliser d'autres variables écohysiologiques d'intérêt comme le flux de sève (figure 5.5a) ou le potentiel hydrique foliaire (figures 5.5b et c). Mesurer le flux de sève permet de mieux connaître les caractéristiques hydrauliques de la plante et de comprendre les dynamiques de transpiration et de prélèvement racinaire dans le sol (VERMA et al., 2014; HUANG et al., 2017).

Les figures 5.5b et c montrent que le modèle de LEU n'est pas capable de reproduire correctement les potentiels hydriques foliaires. Ceci s'explique par le raisonnement suivant. Lors de sécheresses, le VPD atmosphérique est généralement élevé et l'eau est limitante dans le sol. Pour acheminer l'eau du sol vers la canopée, le potentiel hydrique foliaire diminue afin de créer des gradients de pression hydriques suffisants. En parallèle, les stomates régulent leur ouverture pour limiter les pertes en eau, induisant une transpiration faible. En utilisant le modèle de Leuning, la conductance stomatique résultante est faible, du fait de la relation inverse entre la conductance stomatique et le VPD. La transpiration obtenue, E , est alors faible. Cette transpiration est appliquée comme condition à la limite en flux dans le modèle hydraulique de la plante. Comme E est faible, le potentiel hydrique au sommet du tronc tend vers 0. Or le potentiel hydrique foliaire dépend de la transpiration et du potentiel hydrique au sommet de la canopée (équation 5.3). Ainsi, si E est faible et ψ_{top} tend vers 0, ψ_{leaf} sera proche de ψ_{top} et proche de 0. Ce raisonnement est exactement observé dans les figures 5.5b, 5.6a et b. Lorsque le potentiel hydrique foliaire est couplé à la conductance stomatique, le raisonnement est différent. Si ψ_{leaf} se rapproche de 0, la limitation de la conductance stomatique tend également vers 0 à cause de la fonction logistique utilisée (équation 4.7). Ainsi, pour maintenir une limitation de la conductance stomatique, ψ_{leaf} doit diminuer. Pour maintenir une transpiration petite, le terme

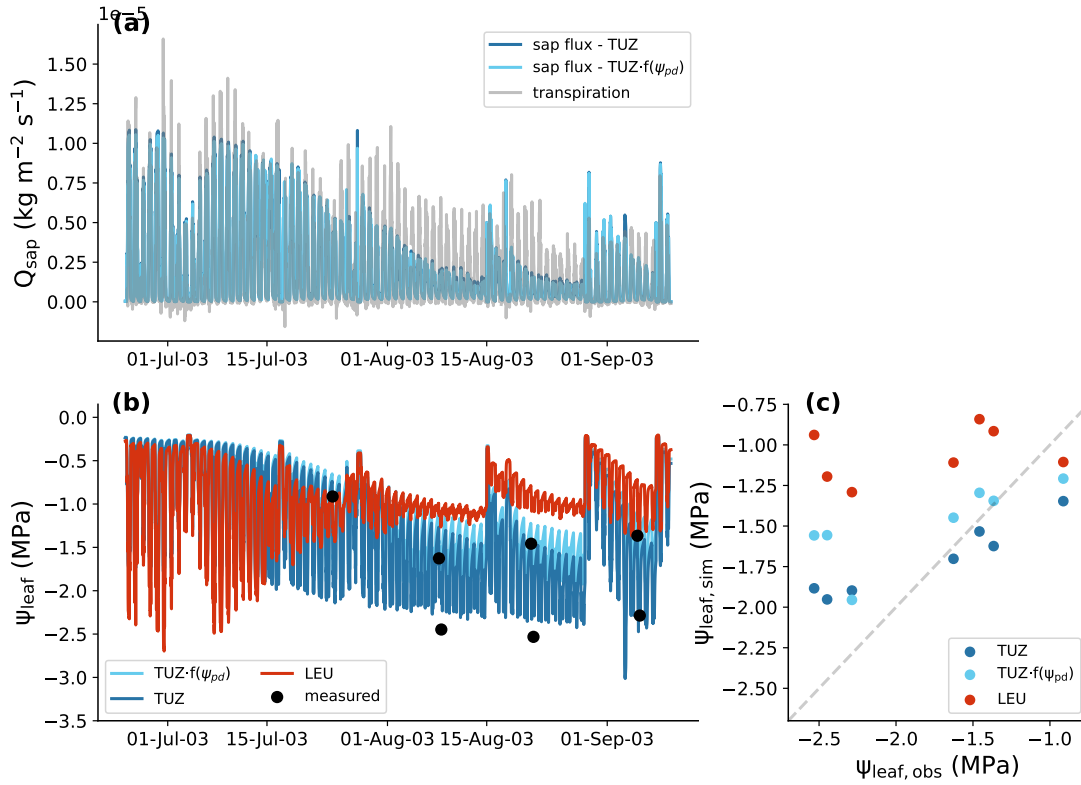


FIGURE 5.5 – (a) Flux de sève observés (gris) et simulés avec les modèles TUZ (bleu foncé) et $\text{TUZ} \cdot f(\psi_{pd})$ (bleu clair). (b) Potentiels hydriques foliaires sur la même période, en ajoutant le modèle LEU (rouge). (c) Comparaison des potentiels hydriques foliaires mesurés et simulé par les différents modèles.

$\psi_{top} - \psi_{leaf}$ dans l'équation 5.3 doit rester petit et ainsi ψ_{top} doit diminuer. Ce comportement est également observé dans les figures 5.5b, 5.6a et b. Les modèles de conductances stomatique de TUZ, $\text{TUZ} \cdot f(\psi_{pd})$ et LEU permettent de calculer les mêmes transpiration et assimilation nettes photosynthétiques, uniquement parce que leur fonctions respectives de conductance stomatique réagissent de manière similaire à une augmentation du VPD (pour le modèle LEU) et une diminution du potentiel hydrique foliaire (pour les modèles TUZ et $\text{TUZ} \cdot f(\psi_{pd})$).

Ainsi, inclure l'hydraulique des plantes dans les modèles permet d'estimer correctement la dynamique de ψ_{top} pendant les épisodes de sécheresse. Ce potentiel est utilisé pour calculer une conductivité hydraulique dans le tronc de la plante afin de déterminer la perte de conductivité hydraulique au cours d'un épisode d'embolie (figure 5.6c). Cette variable est amenée à jouer un rôle clé dans la recherche de formalismes permettant de quantifier le risque de mortalité des arbres (DE KAUWE et al., 2020; RUFFAULT et al., 2022; TORRES-RUIZ et al., 2024). L'inclure dans des modèles liant hydraulique de la plante et processus biophysiques de la canopée est important pour préciser les rétroactions entre les deux compartiments. Par exemple, les deux modèles incluant un contrôle de la conductance stomatique par le potentiel hydrique foliaire donnent des flux de transpiration sensiblement identiques au niveau de la canopée (figure 5.6a) mais les effets sur le fonctionnement hydraulique de l'arbre sont différents (figure 5.6c). Pour l'année 2003 sur Hesse, le taux d'embolie prédit dans la plante est faible ($<1\%$) avec le modèle de TUZ ou de $\text{TUZ} \cdot f(\psi_{pd})$. ψ_{top} dans les deux cas se situe au minimum à -2.1 MPa et -1.5 MPa respectivement (figure 5.6b). À ces potentiels, l'embolie commence faiblement à se

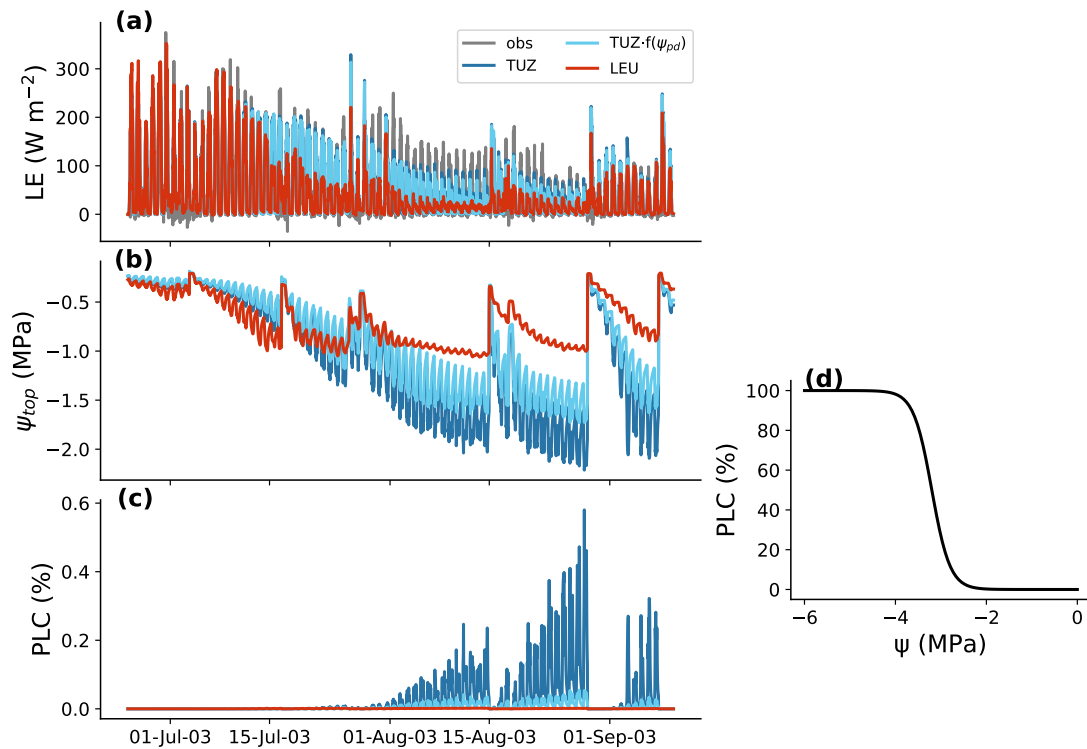


FIGURE 5.6 – (a) Flux de chaleur latente observés (gris) et simulés par les différents modèles pendant l’été 2003. (b) Potentiel hydrique au sommet du tronc sur la même période dans les différents modèles. (c) Taux d’embolie (PLC) simulés dans le tronc sur la même période pour les différents modèles. (d) Courbe de vulnérabilité utilisée dans le xylème du tronc

développer (figure 5.6d). Néanmoins, un écart de 0.6 MPa entre les deux modèles aurait pu provoquer des prédictions significativement différentes de perte de conductivité (PLC) si les potentiels hydriques au sommet du tronc se rapprochaient du point d’inflexion de la courbe de vulnérabilité.

Expérimentalement, BRÉDA et al. (2006) reportent une baisse du LAI durant cette même période et n’observent pas de cavitation importante. Ce résultat suggère que les arbres ont perdus leurs feuilles avant qu’une cavitation trop importante ne soit observée dans le xylème. Ce mécanisme de ‘fusible hydraulique’ (‘hydraulic fuse hypothesis’) est suggéré par (SPERRY, 1986) qui avance que le coût en carbone de construction du xylème étant plus élevé que celui des feuilles, les arbres (caducifoliés) vont perdre leurs feuilles pour éviter une cavitation du xylème induite par une évapotranspiration résiduelle. La chute des feuilles est expliquée par une cavitation dans le pétiole des feuilles. Dans SoVegI, ce mécanisme n’est pas implémenté. La valeur de k_{leaf} , représentant la conductance hydraulique entre fixe, faute de données pour la paramétrer. Il pourrait expliquer en partie la surestimation de la transpiration mesurée sur Hesse lors de la reprise de la végétation en septembre, après l’épisode de sécheresse (5.3). Une partie des feuilles étant tombée, elles ne contribuent plus à l’évaporation et réduisent la quantité totale d’eau évapotranspirée de l’écosystème. Inclure ce mécanisme serait une perspective intéressante pour le modèle, qui lui permettrait de mieux simuler une partie de la phénologie sans avoir à inclure le cycle du carbone. Cependant, cette perspective n’est valable que si les potentiels hydriques sont correctement évalués, ce qui n’est pas le cas en utilisant un couplage

faible entre hydraulique de la plante et conductance stomatique.

5.2.3 Influence de la représentation de la végétation sur l'estimation de la recharge en eau

La majeure partie de la recharge a lieu pendant l'hiver ou au début du printemps (figure 5.7b). Intuitivement on pourrait s'attendre à ce que le choix du formalisme de conductance stomatique utilisé n'ait qu'une influence limitée sur la recharge annuelle. En utilisant un modèle simple de végétation pour calculer la recharge, LUTTENAUER et al. (2024) ont montré que le choix du formalisme de conductance stomatique influe peu sur le calcul de la recharge, en comparaison d'autres facteurs importants comme le coefficient d'interception de la canopée (C_{inter}) ou le LAI. Le coefficient d'interception de la pluie par la végétation détermine la quantité de pluie pouvant être stockée sur la canopée. Plus ce coefficient est faible, moins la canopée intercepte les précipitations (ou davantage d'eau arrive au sol), induisant une recharge plus forte. Un raisonnement similaire s'applique au LAI, bien que le rôle de celui-ci soit plus complexe puisque le LAI intervient dans le modèle d'interception de la canopée et dans la mise à l'échelle des différents paramètres du modèle d'échanges gazeux de la canopée. Le constat effectué par LUTTENAUER et al. (2024) est en partie partagé en utilisant une représentation plus complexe de la végétation. La figure 5.7a montre que les variations annuelles d'estimation de la recharge sont principalement imputables aux variations de LAI et C_{inter} . Le choix du formalisme utilisé pour le calcul de la conductance stomatique n'y joue qu'un rôle secondaire. En considérant la recharge estimée à partir du modèle TUZ comme valeur de référence, les variations inter-modèles sont de

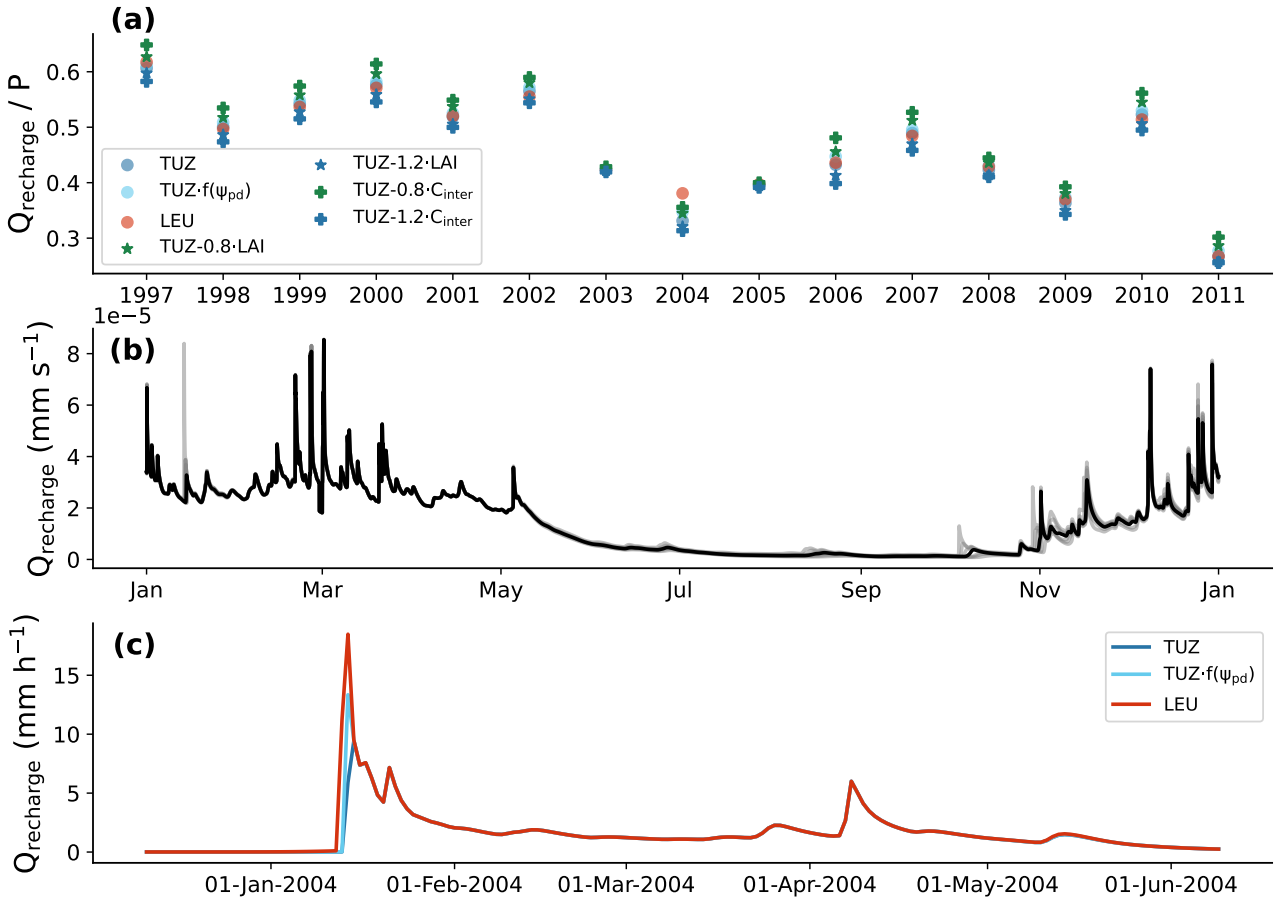


FIGURE 5.7 – (a) Recharge annuelle pour les différents modèles sur la période 1997-2011. (b) Recharge sur une année moyenne pour les différents modèles. Le modèle de Tuzet est pris comme référence (courbe noire), les autres modèles sont compris dans les courbes grises.

l'ordre de 3% tandis que les variations inter-paramètres sont de l'ordre de 6% en moyenne. Ainsi, pour calculer correctement la recharge à court terme, une représentation simple de la végétation suffit, à condition que les paramètres clés contrôlant la dynamique de l'interception de la pluie par la canopée soient calibrés correctement. Cependant, calculer la recharge sur le long terme en contexte de changement climatique nécessitera de représenter la mortalité et la baisse de LAI résultante. Dans ces processus, l'hydraulique de la végétation jouera probablement un rôle important.

L'année 2004 déroge cependant au constat fait précédemment. Pour cette année, les variations inter-modèles sont plus importantes ($\approx 15\%$) que les variations inter-paramètres ($\approx 8\%$) (figure 5.7a). Cette variabilité est causée par le modèle LEU (point rouge). Ce résultat, à première vue surprenant, s'explique par la spécificité de l'année 2003. Dès juillet 2003, le modèle LEU diminue fortement la conductance stomatique et la transpiration en réponse à un VPD élevé (figure 5.6a). Les deux autres modèles régulent plus lentement la conductance stomatique (figure 5.3a) ce qui induit une transpiration plus élevée sur la période (figure 5.6a). Par conséquent, la teneur en eau dans le sol à la fin de l'été sont différentes pour les trois modèles (figure 5.2). La fin de l'année 2003 est marquée par un déficit de pluie. Les sols ne se remplissent que partiellement entre fin août 2003 et janvier 2004, de telle sorte que les différences de teneurs en eau induites par les réponses des modèles en été est toujours visible au début de l'année 2004. À cause d'une transpiration plus faible en été, les teneurs en eau dans le sol aux différentes profondeurs simulées avec le modèle LEU sont plus élevées que celles simulées avec les autres modèles. Lors du premier épisode pluvieux important depuis l'été, en janvier 2004, une partie de la pluie sert à combler le déficit en eau du sol dans les modèles TUZ et $TUZ \cdot f(\psi_{leaf})$ tandis que toute la pluie est utilisée pour alimenter la recharge dans le modèle LEU (figures 5.2 et 5.7c). Le cas particulier de l'année 2004 s'explique donc par (i) un été précédent marqué par une sécheresse qui induit une différence des profils hydriques dans le sol à cause d'une régulation stomatique différente entre les modèles et (ii) un déficit de pluies à l'automne et au début de l'hiver qui maintient cette différence, sans remplir totalement les sols. Cet exercice montre qu'il existe des cas particuliers où les choix faits dans le niveau de complexité de représentation de la végétation peuvent influencer l'estimation de la recharge de nappe.

5.3 Conclusion du chapitre

Dans ce chapitre, le modèle SoVegI a été appliqué sur un site de forêt tempérée sur une longue période. Une paramétrisation précautionneuse permet d'estimer correctement les flux de chaleur latente, sensible et la GPP ainsi que les teneurs en eau du sol à différentes profondeurs. Ainsi, SoVegI a montré sa capacité à représenter correctement les différents flux dans le continuum sol-plante-atmosphère.

Dans le cas du site de Hesse, l'inclusion de l'hydraulique de la plante n'améliore pas significativement les capacités de SoVegI à reproduire les différentes variables observées. En revanche, elle apporte de nombreuses opportunités pour explorer différentes questions de recherche brûlantes (mortalité des peuplements, caractérisation des capacités de stockage en eau de la plante, ...). Par ailleurs, une comparaison de différentes configurations du modèle (formalismes de représentation de la conductance stomatique, LAI et coefficients d'interception de la pluie) a montré qu'une représentation complexe de la végétation comme proposée par SoVegI n'était pas pertinente pour affiner les prédictions de la recharge de nappe dans la majorité des conditions météorologiques rencontrées par le modèle. Toutefois, elle le devient dans le cas très particulier d'un été de sécheresse suivi d'un déficit hydrique pendant l'automne et le début de l'hiver ou plus généralement, si l'intérêt se porte sur la modélisation à long terme

de la recharge, où les processus de mortalité et de variation du LAI doivent être considérés.

Conclusion

Travail effectué

Le développement complet de SoVegI constitue l'aboutissement de ce travail de thèse. Le modèle répond aux objectifs fixés initialement, à savoir (i) représenter les interactions entre le sol et la végétation en tenant compte des limites biophysiques de cette dernière ; (ii) avoir une représentation parcimonieuse mais mécaniste des processus hydriques dans le continuum et (iii) être efficace numériquement en vue de faciliter le couplage de SoVegI avec un modèle hydrologique intégré spatialement distribué.

SoVegI représente les transferts hydriques entre le sol, la plante et l'atmosphère en s'appuyant sur la notion de continuum. L'équation de Richards, issue de la combinaison de la loi de Darcy généralisée avec l'équation de bilan de masse, est appliquée afin de modéliser les écoulements d'eau dans le sol, le tronc et les racines. La transpiration de la canopée est calculée à partir d'un modèle de demande biochimique d'assimilation photosynthétique couplé à des modèles de bilan d'énergie et de masse au niveau de la canopée. La transpiration et l'hydraulique de la plante sont fortement couplées, de manière à représenter de façon mécaniste les rétroactions entre limitation en eau du sol et processus biophysiques de la canopée. D'autres processus comme l'interception de la pluie par la végétation ou l'évaporation du sol sont également inclus. Ainsi, le choix des formalismes utilisés dans SoVegI répond pleinement aux objectifs (i) et (ii) précités, guidant le développement du modèle. Les contraintes liées à l'objectif (iii) ont été intégrées dès la phase de conception du modèle. SoVegI est développé en Fortran, langage performant, et ce de manière modulaire en utilisant le paradigme de la programmation orientée objet. Cette organisation permet une plus grande souplesse au code et facilite le couplage avec d'autres codes de calcul.

La nouveauté de SoVegI réside dans deux points. Le premier est la représentation du transport hydraulique à haute résolution spatiale dans le continuum sol-plante-atmosphère tout en couplant celui-ci aux processus biophysiques de la canopée (transpiration, ouverture stomatique) et en incluant d'autres processus annexes du cycle de l'eau dans le continuum comme l'interception de la pluie par la végétation et l'évaporation physique du sol. Le second point d'originalité du modèle est le remplacement de la sensibilité de la conductance stomatique au VPD atmosphérique et à la teneur en eau dans le sol par une fonction du potentiel hydrique foliaire. Cette nouvelle variable permet de coupler fortement l'hydraulique de la plante avec les processus de la canopée.

Un long chemin a été parcouru dans le développement du modèle, de la conceptualisation des processus à une comparaison sur des données réelles. Le développement d'un modèle tel que SoVegI est à l'interface de plusieurs disciplines : hydrologie, écophysiologie et calcul scientifique.

Cette spécificité rend l'exercice attrayant mais plus complexe qu'un développement de modèle disciplinaire. Les écueils sont nombreux (processus différents, physiques sous-jacentes différentes, notations différentes, unités différentes) et la navigation sur cette horizon demande l'acquisition de connaissances spécifiques à chaque discipline ainsi qu'un dialogue renforcé entre elles. Le développement du code de calcul a constitué une grande part de ce projet mais n'en fut que la première brique. Les modules représentant le transport hydraulique dans le continuum sol-plante, le transfert radiatif et le modèle de canopée ont été testés et validés individuellement sur des cas synthétiques ou des données, afin de vérifier leur implémentation numérique (*cf.* [chapitre 4, section 4.1](#)). Un test synthétique a permis de valider le couplage des différents modules et de se familiariser avec les propriétés des différents processus qui se succèdent pendant une sécheresse (*cf.* [chapitre 4, section 4.2](#)). La dernière étape du développement de SoVegI dans le ce projet fut l'application du modèle sur un site de forêt tempérée française (site de Hesse) et la comparaison des résultats du modèle avec 15 années de données (*cf.* [chapitre 5](#)).

Principaux enseignements

L'hydraulique des plantes est un processus clé dans la compréhension et la représentation des interactions entre la végétation et son environnement. Il répond au besoin croissant d'une meilleure représentation de la végétation dans les modèles de biosphère ou hydrologiques (CHRISTOFFERSEN et al., [2016](#); MATHENY et al., [2017](#); van JAARSVELD et al., [2025](#)). Bien que ce processus soit de plus en plus implémenté dans les modèles (XU et al., [2016](#); KENNEDY et al., [2019](#); DE KAWE et al., [2020](#)), l'approche milieu poreux n'est pas beaucoup employée en dehors des modèles processus, à l'échelle de l'individu (BOHRER et al., [2005](#); VERMA et al., [2014](#); SILVA et al., [2022](#)). Cette approche a pourtant de nombreux atouts : elle est construite sur une base physique forte (bilan de masse), nombre de ses paramètres sont directement mesurables ou disponibles et elle est particulièrement modulaire grâce à la possibilité d'adapter son niveau de complexité en fonction de la discrétisation spatiale choisie. Son manque d'attrait s'explique par sa complexité et son sur-coût en termes d'efforts de calcul à déployer (BOHRER et al., [2005](#); JANOTT et al., [2011](#); CHRISTOFFERSEN et al., [2016](#)). L'application sur le cas synthétique a permis de montrer que cette approche n'était pas sensible à la discrétisation spatiale utilisée lors d'une expérience d'interruption de sécheresse. En utilisant un rapport de taille de maille de 1 :64 dans le tronc et 1 :16 dans le sol et les racines, les potentiels hydriques prédits sont très proches. Dans le même temps, les temps de calcul sont divisés par 25 et 15 respectivement. Cette expérience montre qu'il est possible de résoudre correctement le problème du transport hydraulique dans la végétation, tout en conservant des temps de calcul raisonnables qui permettent une application potentielle à large échelle spatiale.

La pertinence du choix d'inclure l'hydraulique des plantes dans le modèle apparaît en filigrane comme le fil conducteur de ce projet. Inclure ce processus nécessite un effort supplémentaire de développement par rapport aux approches classiques ne l'incluant pas. Son implémentation peut être délicate, elle soulève généralement des problèmes numériques et sa paramétrisation n'est pas facile. Ceci explique en partie pourquoi elle est restée longtemps absente des modèles. L'application de SoVegI sur le site de Hesse a permis de tirer deux enseignements vis à vis de cette problématique. Premièrement, l'introduction de l'hydraulique des plantes n'améliore pas significativement la prédiction des flux de chaleurs latente, sensible, de la GPP ou les teneurs en eau dans le sol sur le site de Hesse, en période de sécheresse ou hors période de sécheresse. Cette conclusion, à première vue décevante, révèle en réalité que (i) l'introduction de l'hydraulique des plantes ne dégrade pas les prédictions du modèle et (ii) elle permet d'estimer d'autres variables écophysologiques d'intérêt (teneurs en eau dans la plante, potentiel hydrique foliaire, estimation de l'embolie). Le premier point indique que l'approche milieu poreux pour modéliser l'hydraulique des plantes dans le continuum sol-plantes-atmosphère est possible et

pertinente. Le potentiel hydrique foliaire fait la synthèse des variables auxquelles sont sensibles les stomates. Il permet d'intégrer les réponses rapides de la stomates (VPD) et les adaptations sur le plus long terme (teneurs en eau dans le sol). Ainsi, le concept de continuum définit un cadre de formalisme qui unifie les représentations du stress hydrique sur l'ouverture stomatique, et de manière plus large sur l'ensemble du sol et de la plante. Le second point évoqué, à savoir l'intérêt de disposer d'une modélisation de l'hydraulique de la plante au sein de SoVegI, est que cette approche ouvre des perspectives intéressantes d'utilisation du modèle. Tandis que la mesure du potentiel hydrique foliaire devient de plus en plus courante et apporte de nouvelles pistes dans la compréhension des mécanismes de régulation de l'ouverture stomatique, une quantification mécaniste de l'embolie dans la plante permet d'avancer dans l'établissement d'un formalisme de prévision de la mortalité des peuplements. Autant de pistes de recherche en suspens mais d'importance capitale pour l'avenir, en contexte d'accélération du changement climatique. En outre, l'expérience sur l'effet des paramètres et des formalismes sur le calcul de la recharge a montré qu'une représentation complexe et détaillée de la végétation arrive aux mêmes conclusions que les représentations plus simples. Toutefois, un cas particulier déroge à cette observation, si un automne pluvieux est précédé d'un été sec marqué par un fort déficit hydrique. Dans ce cas précis, une représentation complexe de la végétation se démarque d'une représentation simple en estimant une recharge plus faible. Bien que marginale dans les conditions climatiques rencontrées jusque récemment, cette situation pourrait devenir fréquente dans un futur proche, sous l'effet du changement climatique. Si l'objet d'étude se limite à l'estimation de la recharge des nappes souterraines, cette expérience montre qu'une représentation complexe de la végétation n'est pas systématiquement plus pertinente qu'une approche conceptuelle simple. Elle souligne le besoin de réflexion en amont sur l'adéquation entre les objectifs et le niveau de complexité souhaité du modèle.

Enfin, l'application de SoVegI sur le site de Hesse a soulevé la question de la paramétrisation du modèle. Le modèle comporte 42 paramètres, ce qui peut se révéler problématique lors d'une application sur un site réel. Cette obstacle a été levé grâce à (i) l'application de SoVegI sur un site lourdement équipé et suivi depuis longtemps, où beaucoup de données sont disponibles (données morphologiques du peuplement, suivi du LAI, mesures des paramètres hydrodynamiques du sol) et (ii) à l'accroissement de la disponibilité des caractéristiques hydrauliques des plantes dans la littérature grâce au développement de nouvelles techniques et à l'attrait renouvelé pour le concept d'hydraulique des plantes (BARTLETT et al., 2016 ; MARTIN-STPAUL et al., 2017).

Limites de ce travail et perspectives

Le développement d'un modèle est un processus long. Un travail de thèse n'y suffit pas. À travers l'identification des limites du modèle, deux grands axes de travail futur sont dégagés, qui sont (i) continuer de tester SoVegI dans sa version actuelle et (ii) poursuivre le développement du modèle pour répondre à de nouvelles questions de recherche.

Limites

Dans sa version actuelle, trois grandes limites sont identifiées dans la représentation du continuum par SoVegI :

- le sol est homogène, sans représentation des écoulements préférentiels.
- la végétation est homogène en termes d'essence et de structure. En d'autres termes, seules les futaies pures et régulières peuvent être représentées.
- la phénologie est prescrite et ne varie pas en fonction des caractéristiques écophysiologiques de la végétation (potentiel hydrique foliaire, taux d'embolie, ...).

La première limite, la représentation homogène du sol, est la plus gênante en termes applicatifs. En effet, les sols naturels ne sont jamais totalement homogènes et les écoulements préférentiels jouent un rôle important dans la redistribution de l'humidité dans les différentes couches de sol et l'estimation de la recharge des nappes (ŠIMŮNEK & van GENUCHTEN, 2008). Cependant, la modélisation de ces phénomènes rajoute un degré de complexité supplémentaire (difficultés numériques, paramétrisation) non négligeable. Une piste future intéressante serait d'examiner cette hypothèse, en déterminant si il existe des cas pour lesquels cette représentation simple du sol est inadaptée.

La deuxième limite, portant sur la représentation des essences et des peuplements, est la plus complexe. Représenter cette diversité serait envisageable à condition de trouver les paramètres d'une végétation équivalente représentative du peuplement en mélange (hydraulique, phénologie, structure). La question des paramètres de modèles comme SoVegI est très actuelle (cf. chapitre 4, section 4.2) et fait l'objet de nombreuses publications (KLEIN et al., 2014; BARTLETT et al., 2016; MARTIN-STPAUL et al., 2017; RUFFAULT et al., 2022; MATTHEWS et al., 2024). Toutes soulignent la nécessité de continuer à rechercher les paramètres clés de ce genre d'approche de modélisation en évaluant les capacités prédictives des modèles au regard des valeurs de leurs paramètres.

La dernière limite identifiée, la phénologie prescrite, est celle nécessitant les plus gros développements du modèle. XU et al. (2016) ont montré que le couplage de l'hydraulique des plantes avec leur phénologie est une piste prometteuse pour l'amélioration à long terme des prédictions des flux gazeux échangés entre la végétation et l'atmosphère. Dans cette voie, il serait intéressant d'améliorer la représentation de la phénologie dans SoVegI, qui est actuellement prescrite et non déterminée, et de la coupler avec l'hydraulique des plantes pour vérifier si l'on observe une augmentation des capacités de prédiction du modèle. L'amélioration de la phénologie de la végétation demandera l'inclusion de la représentation du cycle du carbone dans SoVegI, qui n'en est pour le moment qu'à ses prémices (allocation du carbone dans les différents organes de la plante, croissance, ...).

Utilisation de SoVegI dans sa forme actuelle

L'application sur le site de Hesse a souligné la pertinence de la notion de continuum. Bien que testé sur une période assez longue (15 ans), comprenant des années sèches et des années plus humides, le site de Hesse reste une forêt de type tempéré, pour laquelle les contraintes hydriques et climatiques ne sont pas les plus extrêmes. Il est important de tester la validité de la notion de continuum sur d'autres sites, aux conditions climatiques variées pour pousser le modèle vers les limites de ses formalismes (DE KAUWE, ZHOU et al., 2015; SABOT et al., 2020; NIJZINK et al., 2022). Par ailleurs, il serait intéressant de tester la validité des formalismes utilisés en testant le comportement du modèle en conditions climatiques futures (élévation des températures moyennes, augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique et répartition temporelle des pluies différente) en utilisant des données synthétiques produites à partir de modèles climatiques (voir la base de données de la DRIAS) ou en utilisant des données produites à partir d'expériences contrôlées (DE KAUWE et al., 2013; CHENG et al., 2014).

Perspectives du modèle

Le point de départ de SoVegI a été le développement d'un nouveau module de représentation de la végétation dans le modèle NIHM (JEANNOT, 2018; JEANNOT et al., 2019). Le développement de SoVegI pourrait être continué en vue du couplage avec ce modèle. Ce couplage pourrait être réalisé de deux manières différentes : un couplage dit 'faible' et un couplage dit 'fort'. Dans le couplage faible, SoVegI serait utilisé pour calculer une recharge qui serait ensuite utilisée

comme condition à la limite dans le modèle hydrologique. SoVegI et NIHM seraient alors utilisés de manière séquentielle, sans rétroactions entre les deux. Dans le cas du couplage fort, SoVegI ferait partie intégrante de NIHM. La recharge calculée au pas de temps t avec le modèle SoVegI serait utilisée comme condition à la limite de NIHM. Au pas de temps $t + dt$, la hauteur de nappe calculée avec NIHM au pas de temps précédent servirait de condition à la limite pour SoVegI au bas de la zone non saturée du sol. Cette configuration permettrait d’observer les rétroactions entre la végétation et l’eau souterraine (HUANG, DOMECH et al., 2024). Dans les deux scénarios de couplage, un travail conséquent reste à effectuer pour spatialiser SoVegI, *i.e.* faire en sorte qu’il puisse représenter des forêts non homogènes en termes de végétation. Cette spatialisation pourrait se faire en s’inspirant des grands modèles de surface dans lesquels plusieurs types de végétation cohabitent sur une même maille et sont en compétition pour l’accès aux ressources comme l’eau et la lumière (BOX, 1995, 1996 ; BOULANGEAT et al., 2012). Cette spatialisation pourra s’appuyer sur une caractérisation des processus de la végétation plutôt que sur une classification morphologique (PRENTICE et al., 2015 ; PAPPAS et al., 2016 ; MATHENY et al., 2017).

Une dernière perspective d’utilisation de SoVegI serait de profiter du cadre de formalisme numérique développé. En effet, le code a été développé en suivant le paradigme de la programmation orientée objet. Chaque processus (modèle de canopée, transport hydraulique, interception de la pluie) est représenté par une classe qui hérite de méthodes codées séparément (modèle de conductance stomatique, de photosynthèse, méthode numérique de résolution du problème de transport, ...). Ainsi, implémenter un nouveau modèle de conductance stomatique ou une nouvelle représentation de transport hydraulique dans la végétation ou n’importe quel autre processus devient beaucoup plus simple que dans les approches de programmation impérative classiques. De ce point de vue, SoVegI pourrait devenir un modèle ‘test’ dans lequel différents formalismes pourraient être facilement implémentés pour tester de nouvelles hypothèses.

Bibliographie

- AHUJA, L. R., & SWARTZENDRUBER, D. (1972). An improved form of soil-water diffusivity function. *Soil Science Society of America Journal*, 36(1), 9-14.
- AINSWORTH, E. A., & ROGERS, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂] : mechanisms and environmental interactions. *Plant, cell & environment*, 30(3), 258-270.
- ALLEN, R. G., PEREIRA, L. S., RAES, D., SMITH, M., et al. (1998). Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56. *Fao, Rome*, 300(9), D05109.
- ANDEREGG, W. R. (2015). Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, 205(3), 1008-1014.
- ANDEREGG, W. R., BERRY, J. A., & FIELD, C. B. (2012). Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends in plant science*, 17(12), 693-700.
- ANDEREGG, W. R., BERRY, J. A., SMITH, D. D., SPERRY, J. S., ANDEREGG, L. D., & FIELD, C. B. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the national academy of sciences*, 109(1), 233-237.
- ANDEREGG, W. R., WOLF, A., ARANGO-VELEZ, A., CHOAT, B., CHMURA, D. J., JANSEN, S., KOLB, T., LI, S., MEINZER, F. C., PITA, P., et al. (2018). Woody plants optimise stomatal behaviour relative to hydraulic risk. *Ecology letters*, 21(7), 968-977.
- ANDERSON, M. C., KUSTAS, W. P., NORMAN, J. M., HAIN, C. R., MECIKALSKI, J. R., SCHULTZ, L., GONZALEZ-DUGO, M. P., CAMMALLERI, C., D'URSO, G., PIMSTEIN, A., et al. (2011). Mapping daily evapotranspiration at field to continental scales using geostationary and polar orbiting satellite imagery. *Hydrology and Earth System Sciences*, 15(1), 223-239.
- ARANGO-VELEZ, A., EL KAYAL, W., COPELAND, C. C., ZAHARIA, L. I., LUSEBRINK, I., & COOKE, J. E. (2016). Differences in defence responses of *Pinus contorta* and *Pinus banksiana* to the mountain pine beetle fungal associate *Grosmannia clavigera* are affected by water deficit. *Plant, Cell & Environment*, 39(4), 726-744.
- ARAUS, J. L., SANCHEZ-BRAGADO, R., & VICENTE, R. (2021). Improving crop yield and resilience through optimization of photosynthesis : panacea or pipe dream? *Journal of Experimental Botany*, 72(11), 3936-3955.
- ARYA, L., BLAKE, G., & FARRELL, D. (1975). A field study of soil water depletion patterns in presence of growing soybean roots : III. Rooting characteristics and root extraction of soil water. *Soil Science Society of America Journal*, 39(3), 437-444.
- BACHOFEN, C., TUMBER-DÁVILA, S. J., MACKAY, D. S., McDOWELL, N. G., CARMINATI, A., KLEIN, T., STOCKER, B. D., MENCUCCINI, M., & GROSSIORD, C. (s. d.). Tree water uptake patterns across the globe. *New Phytologist*, n/a(n/a). <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.19762>
- BALDOCCHI, D., FALGE, E., GU, L., OLSON, R., HOLLINGER, D., RUNNING, S., ANTHONI, P., BERNHOFFER, C., DAVIS, K., EVANS, R., et al. (2001). FLUXNET : A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11), 2415-2434.

- BALDOCCHI & MEYERS. (1998). On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and trace gas fluxes over vegetation : a perspective. *Agricultural and Forest Meteorology*, 90(1-2), 1-25.
- BALE, J. S., MASTERS, G. J., HODKINSON, I. D., AWMACK, C., BEZEMER, T. M., BROWN, V. K., BUTTERFIELD, J., BUSE, A., COULSON, J. C., FARRAR, J., et al. (2002). Herbivory in global climate change research : direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global change biology*, 8(1), 1-16.
- BALL, J. T., WOODROW, I. E., & BERRY, J. A. (1987). *A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions*.
- BALUGANI, E., LUBCZYNSKI, M., VAN DER TOL, C., & METSELAAR, K. (2018). Testing three approaches to estimate soil evaporation through a dry soil layer in a semi-arid area. *Journal of Hydrology*, 567, 405-419.
- BANSAL, S. (2015). The interactive effects of drought and herbivory on ecophysiology of trees. *Combined Stresses in Plants : Physiological, Molecular, and Biochemical Aspects*, 245-259.
- BARGUÉS TOBELLA, A., REESE, H., ALMAW, A., BAYALA, J., MALMER, A., LAUDON, H., & ILSTEDT, U. (2014). The effect of trees on preferential flow and soil infiltrability in an agroforestry parkland in semiarid Burkina Faso. *Water resources research*, 50(4), 3342-3354.
- BARTLETT, M. K., KLEIN, T., JANSEN, S., CHOAT, B., & SACK, L. (2016). The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(46), 13098-13103.
- BEAR, J., & CHENG, A. H.-D. (2010). *Modeling groundwater flow and contaminant transport* (T. 23). Springer.
- BERNACCHI, BAGLEY, J. E., SERBIN, S. P., RUIZ-VERA, U. M., ROSENTHAL, D. M., & VANLOOCKE, A. (2013). Modelling C 3 photosynthesis from the chloroplast to the ecosystem. *Plant, Cell & Environment*, 36(9), 1641-1657.
- BERNACCHI, CALFAPIETRA, C., DAVEY, P., WITTIG, V., SCARASCIA-MUGNOZZA, G., RAINES, C., & LONG, S. (2003). Photosynthesis and stomatal conductance responses of poplars to free-air CO₂ enrichment (PopFACE) during the first growth cycle and immediately following coppice. *New Phytologist*, 159(3), 609-621.
- BERRY, J., & BJORKMAN, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of plant physiology*, 31(1), 491-543.
- BEST, M., PRYOR, M., CLARK, D., ROONEY, G., ESSERY, R., MÉNARD, C., EDWARDS, J., HENDRY, M., PORSON, A., GEDNEY, N., et al. (2011). The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description–Part 1 : energy and water fluxes. *Geoscientific Model Development*, 4(3), 677-699.
- BETSCH, P. (2010). *Les relations hydriques chez le hêtre (Fagus sylvatica L.) : résistances au transfert de l'eau, régulation de la transpiration et contribution des réserves d'eau échangeable en réponse à la sécheresse* [PhD thesis]. Université Pierre et Marie Curie [Available at <https://hal.inrae.fr/tel-02824671>].
- BETSCH, P., BONAL, D., BRÉDA, N., MONTPIED, P., PEIFFER, M., TUZET, A., & GRANIER, A. (2011). Drought effects on water relations in beech : the contribution of exchangeable water reservoirs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(5), 531-543.
- BLACKMAN, C. J., BILLON, L.-M., CARTAILLER, J., TORRES-RUIZ, J. M., & COCHARD, H. (2023). Key hydraulic traits control the dynamics of plant dehydration in four contrasting tree species during drought. *Tree Physiology*, 43(10), 1772-1783.
- BLOMQUIST, B., FAIRALL, C., HUEBERT, B., KIEBER, D., & WESTBY, G. (2006). DMS sea-air transfer velocity : Direct measurements by eddy covariance and parameterization based on the NOAA/COARE gas transfer model. *Geophysical Research Letters*, 33(7).
- BOHRER, G., MOURAD, H., LAURSEN, T. A., DREWRY, D., AVISSAR, R., POGGI, D., OREN, R., & KATUL, G. G. (2005). Finite element tree crown hydrodynamics model (FETCH) using porous media flow within branching elements : A new representation of tree hydrodynamics. *Water Resources Research*, 41(11).
- BONAL, D., & GUEHL, J.-M. (2001). Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange responses to drought in seedlings of tropical rainforest species. *Functional Ecology*, 490-496.

- BONAN. (2019). *Climate change and terrestrial ecosystem modeling*. Cambridge University Press.
- BONAN, WILLIAMS, FISHER & OLESON, K. (2014). Modeling stomatal conductance in the earth system : linking leaf water-use efficiency and water transport along the soil–plant–atmosphere continuum. *Geoscientific Model Development*, 7(5), 2193-2222.
- BORCHERT, R., & POCKMAN, W. T. (2005). Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 25(4), 457-466.
- BORGHETTI, M., EDWARDS, W., GRACE, J., JARVIS, P., & RASCHI, A. (1991). The refilling of embolized xylem in *Pinus sylvestris* L. *Plant, Cell & Environment*, 14(4), 357-369.
- BORTOLAMI, G., GAMBETTA, G. A., CASSAN, C., DAYER, S., FAROLFI, E., FERRER, N., GIBON, Y., JOLIVET, J., LECOMTE, P., & DELMAS, C. E. (2021). Grapevines under drought do not express esca leaf symptoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(43), e2112825118.
- BOULANGEAT, I., PHILIPPE, P., ABDULHAK, S., DOUZET, R., GARRAUD, L., LAVERGNE, S., LAVOREL, S., VAN ES, J., VITTOZ, P., & THUILLER, W. (2012). Improving plant functional groups for dynamic models of biodiversity : at the crossroads between functional and community ecology. *Global change biology*, 18(11), 3464-3475.
- BOX, E. O. (1995). Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Vegetatio*, 121, 101-116.
- BOX, E. O. (1996). Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 309-320.
- BRÉDA, N., GRANIER, A., & AUSSENAC, G. (2004). La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue forestière française*, 56(2), 109-131.
- BRÉDA, N., HUC, R., GRANIER, A., & DREYER, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought : a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625-644.
- BRODERSEN, C. R., & MCELDRONE, A. J. (2013). Maintenance of xylem network transport capacity : a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in plant science*, 4, 108.
- BRODRIBB, T. J., & COCHARD, H. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant physiology*, 149(1), 575-584.
- BRODRIBB, T. J. (2009). Xylem hydraulic physiology : the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science*, 177(4), 245-251.
- BRODRIBB, T. J., SKELTON, R. P., MCADAM, S. A., BIENAIMÉ, D., LUCANI, C. J., & MARMOTTANT, P. (2016). Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. *New Phytologist*, 209(4), 1403-1409.
- BROOKS, R. H. (1965). *Hydraulic properties of porous media*. Colorado State University.
- BRUTSAERT, W. (2013). Use of pan evaporation to estimate terrestrial evaporation trends : The case of the Tibetan Plateau. *Water Resources Research*, 49(5), 3054-3058.
- BRUTSAERT, W., & PARLANGE, M. (1998). Hydrologic cycle explains the evaporation paradox. *Nature*, 396(6706), 30-30.
- BUCKLEY. (2017). Modeling stomatal conductance. *Plant physiology*, 174(2), 572-582.
- BUCKLEY & MOTT. (2013). Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. *Plant, cell & environment*, 36(9), 1691-1699.
- CALDWELL, M. M., DAWSON, T. E., & RICHARDS, J. H. (1998). Hydraulic lift : consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113, 151-161.
- CANADELL, J., MONTEIRO, P., COSTA, M., COTRIM DA CUNHA, L., COX, P., ELISEEV, A., HENSON, S., ISHII, M., JACCARD, S., KOVEN, C., LOHILA, A., PATRA, P., PIAO, S., ROGELJ, J., SYAMPUNGANI, S., ZAEHLE, S., & ZICKFELD, K. (2021). Global Carbon and other Biogeochemical Cycles and Feedbacks. In V. MASSON-DELMOTTE, P. ZHAI, A. PIRANI, S. CONNORS, C. PÉAN, S. BERGER, N. CAUD, Y. CHEN, L. GOLDFARB, M. GOMIS, M. HUANG, K. LEITZELL, E. LONNOY, J. MATTHEWS, T. MAYCOCK, T. WATERFIELD, O. YELEKÇİ, R. YU & B. ZHOU (Éd.), *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (p. 673-816). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.007>

- CARBONE, M., BRUNETTI, G., & PIRO, P. (2015). Modelling the hydraulic behaviour of growing media with the explicit finite volume solution. *Water*, 7(2), 568-591.
- CELIA, M. A., BOULOUTAS, E. T., & ZARBA, R. L. (1990). A general mass-conservative numerical solution for the unsaturated flow equation. *Water resources research*, 26(7), 1483-1496.
- CERNUSAK, L. A., HAVERD, V., BRENDDEL, O., LE THIEC, D., GUEHL, J.-M., & CUNTZ, M. (2019). Robust response of terrestrial plants to rising CO₂. *Trends in Plant Science*, 24(7), 578-586.
- CESCATTI, A. (1997). Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms. *Ecological modelling*, 101(2-3), 263-274.
- CHAFFAUT, Q., LESPARRE, N., MASSON, F., HINDERER, J., VIVILLE, D., BERNARD, J.-D., FERHAT, G., & COTEL, S. (2022). Hybrid gravimetry to map water storage dynamics in a mountain catchment. *Frontiers in Water*, 3, 715298.
- CHAGUER, M., WEILL, S., ACKERER, P., & DELAY, F. (2022). Implementation of subsurface transport processes in the low-dimensional integrated hydrological model NIHM. *Journal of Hydrology*, 609, 127696.
- CHEN, LIU, CIHLAR & GOULDEN. (1999). Daily canopy photosynthesis model through temporal and spatial scaling for remote sensing applications. *Ecological modelling*, 124(2-3), 99-119.
- CHEN, MITCHELL, SCHAAKE, XUE, PAN, KOREN, V., DUAN, Q. Y., EK, M., & BETTS, A. (1996). Modeling of land surface evaporation by four schemes and comparison with FIFE observations. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 101(D3), 7251-7268.
- CHEN, YU, YI, HWANG, SUDICKY, TANG & ALDAHAN. (2024). Effects of soil heterogeneity and preferential flow on the water flow and isotope transport in an experimental hillslope. *Science of the Total Environment*, 917, 170548.
- CHENG, L., ZHANG, L., WANG, Y.-P., YU, Q., & EAMUS, D. (2014). Quantifying the effects of elevated CO₂ on water budgets by combining FACE data with an ecohydrological model. *Ecohydrology*, 7(6), 1574-1588.
- CHOAT, B., BRODERSEN, C. R., & McELRONE, A. J. (2015). Synchrotron X-ray microtomography of xylem embolism in Sequoia sempervirens saplings during cycles of drought and recovery. *New Phytologist*, 205(3), 1095-1105.
- CHOAT, B., BRODRIBB, T. J., BRODERSEN, C. R., DUURSMA, R. A., LÓPEZ, R., & MEDLYN, B. E. (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), 531-539.
- CHOAT, B., JANSEN, S., BRODRIBB, T. J., COCHARD, H., DELZON, S., BHASKAR, R., BUCCI, S. J., FEILD, T. S., GLEASON, S. M., HACKE, U. G., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755.
- CHRISTOFFERSEN, B. O., GLOOR, M., FAUSET, S., FYLLAS, N. M., GALBRAITH, D. R., BAKER, T. R., KRUIJT, B., ROWLAND, L., FISHER, R. A., BINKS, O. J., et al. (2016). Linking hydraulic traits to tropical forest function in a size-structured and trait-driven model (TFS v. 1-Hydro). *Geoscientific Model Development*, 9(11), 4227-4255.
- CHUANG, Y.-L., OREN, R., BERTOZZI, A. L., PHILLIPS, N., & KATUL, G. G. (2006). The porous media model for the hydraulic system of a conifer tree : Linking sap flux data to transpiration rate. *Ecological Modelling*, 191(3-4), 447-468.
- CHUINE, I., CIAIS, P., CRAMER, W., & LASKAR, J. (2023). *Les forêts françaises face au changement climatique* [thèse de doct., Académie des sciences (France)].
- CIAIS, P., REICHSTEIN, M., VIOVY, N., GRANIER, A., OGÉE, J., ALLARD, V., AUBINET, M., BUCHMANN, N., BERNHOFER, C., CARRARA, A., et al. (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058), 529-533.
- COCHARD, BADEL, HERBETTE, DELZON, CHOAT & JANSEN. (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation : a critical review. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), 4779-4791.
- COCHARD, H., HERBETTE, S., BARIGAH, T., BADEL, E., ENNAJEH, M., & VILAGROSA, A. (2010). Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant, Cell & Environment*, 33(9), 1543-1552.
- COCHARD, H., BODET, C., AMÉGLIO, T., & CRUIZIAT, P. (2000). Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts? *Plant Physiology*, 124(3), 1191-1202.

- COCHARD, H., & DELZON, S. (2013). Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science*, 70, 659-661.
- COCHARD, PIMONT, RUFFAULT & MARTIN-STPAUL. (2021). SurEau : a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. *Annals of Forest Science*, 78(2), 1-23.
- COCHARD, ROUX, C. L., & AMÉGLIO. (2002). Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant physiology*, 128(1), 282-290.
- COLLATZ, G. J., BALL, J. T., GRIVET, C., & BERRY, J. A. (1991). Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration : a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest meteorology*, 54(2-4), 107-136.
- COURBET, F., DOUSSAN, C., LIMOUSIN, J.-M., MARTIN-STPAUL, N., & SIMIONI, G. (2022). *Forêts et changement climatique : Comprendre et modéliser le fonctionnement hydrique des arbres*. éditions Quae.
- COWAN. (1982). Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In *Physiological Plant Ecology II : Water Relations and Carbon Assimilation* (p. 589-613). Springer.
- COWAN & FARQUHAR. (1977). Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Integration of activity in the higher plant*. Cambridge Univ Press, Cambridge, 471-505.
- COYNE, P. I., & KELLEY, J. J. (1975). CO₂ exchange over the Alaskan arctic tundra : meteorological assessment by an aerodynamic method. *Journal of Applied Ecology*, 587-611.
- CROISÉ, L., LIEUTIER, F., COCHARD, H., & DREYER, E. (2001). Effects of drought stress and high density stem inoculations with *Leptographium wingfieldii* on hydraulic properties of young Scots pine trees. *Tree physiology*, 21(7), 427-436.
- CRUIZIAT, P., COCHARD, H., & AMÉGLIO, T. (2002). Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. *Annals of forest science*, 59(7), 723-752.
- CUNEO, I. F., KNIPFER, T., BRODERSEN, C. R., & MCELDRONE, A. J. (2016). Mechanical failure of fine root cortical cells initiates plant hydraulic decline during drought. *Plant Physiology*, 172(3), 1669-1678.
- DAI, A., TRENBERTH, K. E., & QIAN, T. (2004). A global dataset of Palmer Drought Severity Index for 1870–2002 : Relationship with soil moisture and effects of surface warming. *Journal of Hydrometeorology*, 5(6), 1117-1130.
- DAI, DICKINSON & WANG. (2004). A two-big-leaf model for canopy temperature, photosynthesis, and stomatal conductance. *Journal of climate*, 17(12), 2281-2299.
- DAMOUR, G., SIMONNEAU, T., COCHARD, H., & URBAN, L. (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, cell & environment*, 33(9), 1419-1438.
- DATTA, P., GUPTA, S., & SHARMA, S. (1980). A conceptual model of water transport through unsaturated soil zone.
- DAVI, H., DUFRÊNE, E., GRANIER, A., LE DANTEC, V., BARBAROUX, C., FRANÇOIS, C., & BRÉDA, N. (2005). Modelling carbon and water cycles in a beech forest : Part II. : Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecological modelling*, 185(2-4), 387-405.
- de ROSNAY, P., & POLCHER, J. (1998). Modelling root water uptake in a complex land surface scheme coupled to a GCM. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2(2/3), 239-255.
- DE JONG VAN LIER, Q., VAN DAM, J., METSELAAR, K., DE JONG, R., & DUIJNISVELD, W. (2008). Macroscopic root water uptake distribution using a matric flux potential approach. *Vadose Zone Journal*, 7(3), 1065-1078.
- DE KAUWE, M. G., KALA, J., LIN, Y.-S., PITMAN, A. J., MEDLYN, B. E., DUURSMA, R. A., ABRAMOWITZ, G., WANG, Y.-P., & MIRALLES, D. G. (2015). A test of an optimal stomatal conductance scheme within the CABLE land surface model. *Geoscientific Model Development*, 8(2), 431-452.
- DE KAUWE, M. G., MEDLYN, B. E., UKKOLA, A. M., MU, M., SABOT, M. E., PITMAN, A. J., MEIR, P., CERNUSAK, L. A., RIFAI, S. W., CHOAT, B., et al. (2020). Identifying areas at risk of drought-induced tree mortality across South-Eastern Australia. *Global Change Biology*, 26(10), 5716-5733.
- DE KAUWE, M. G., MEDLYN, B. E., ZAEHLE, S., WALKER, A. P., DIETZE, M. C., HICKLER, T., JAIN, A. K., LUO, Y., PARTON, W. J., PRENTICE, I. C., et al. (2013). Forest water use and water

- use efficiency at elevated CO₂ : a model-data intercomparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Global change biology*, 19(6), 1759-1779.
- DE KAUWE, M. G., SABOT, M. E., MEDLYN, B. E., PITMAN, A. J., MEIR, P., CERNUSAK, L. A., GALLAGHER, R. V., UKKOLA, A. M., RIFAI, S. W., & CHOAT, B. (2022). Towards species-level forecasts of drought-induced tree mortality risk. *New Phytologist*, 235(1), 94-110.
- DE KAUWE, M. G., ZHOU, S.-X., MEDLYN, B. E., PITMAN, A. J., WANG, Y.-P., DUURSMA, R. A., & PRENTICE, I. C. (2015). Do land surface models need to include differential plant species responses to drought ? Examining model predictions across a mesic-xeric gradient in Europe. *Biogeosciences*, 12(24), 7503-7518.
- DE MARSILY, G. (1986). Quantitative hydrogeology ; groundwater hydrology for engineers.
- DENMEAD, O. (1969). Comparative micrometeorology of a wheat field and a forest of *Pinus radiata*. *Agricultural Meteorology*, 6(5), 357-371.
- DEWAR, R., MAURANEN, A., MÄKELÄ, A., HÖLTTÄ, T., MEDLYN, B., & VESALA, T. (2018). New insights into the covariation of stomatal, mesophyll and hydraulic conductances from optimization models incorporating nonstomatal limitations to photosynthesis. *New Phytologist*, 217(2), 571-585.
- DIETZE, M. C., & MATTHES, J. H. (2014). A general ecophysiological framework for modelling the impact of pests and pathogens on forest ecosystems. *Ecology letters*, 17(11), 1418-1426.
- DOUVILLE, H., RAGHAVAN, K., RENWICK, J., ALLAN, R., ARIAS, P., BARLOW, M., CEREZO-MOTA, R., CHERCHI, A., GAN, T., GERGIS, J., JIANG, D., KHAN, A., POKAM MBA, W., ROSENFELD, D., TIERNEY, J., & ZOLINA, O. (2021). Water Cycle Changes. In V. MASSON-DELMOTTE, P. ZHAI, A. PIRANI, S. CONNORS, C. PÉAN, S. BERGER, N. CAUD, Y. CHEN, L. GOLDFARB, M. GOMIS, M. HUANG, K. LEITZELL, E. LONNOY, J. MATTHEWS, T. MAYCOCK, T. WATERFIELD, O. YELEKÇİ, R. YU & B. ZHOU (Éd.), *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (p. 1055-1210). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.010>
- DUCHARNE, A., KOSTER, R., SUAREZ, M., & KUMAR, P. (1999). A catchment-based land surface model for GCMs and the framework for its evaluation. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B : Hydrology, Oceans and Atmosphere*, 24(7), 769-773.
- DUFRÊNE, E., DAVI, H., FRANÇOIS, C., LE MAIRE, G., LE DANTEC, V., & GRANIER, A. (2005). Modelling carbon and water cycles in a beech forest : Part I : Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, 185(2-4), 407-436.
- DUURSMA, R. A., BLACKMAN, C. J., LOPÉZ, R., MARTIN-STPAUL, N. K., COCHARD, H., & MEDLYN, B. E. (2019). On the minimum leaf conductance : its role in models of plant water use, and ecological and environmental controls. *New Phytologist*, 221(2), 693-705.
- DUURSMA, R. A., & MEDLYN, B. E. (2012). MAESPA : a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO₂] × drought interactions. *Geoscientific Model Development*, 5(4), 919-940.
- EHLERINGER, J. R., & CERLING, T. E. (1995). Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree physiology*, 15(2), 105-111.
- ELLER, C. B., ROWLAND, L., MENCUCCINI, M., ROSAS, T., WILLIAMS, K., HARPER, A., MEDLYN, B. E., WAGNER, Y., KLEIN, T., TEODORO, G. S., et al. (2020). Stomatal optimization based on xylem hydraulics (SOX) improves land surface model simulation of vegetation responses to climate. *New Phytologist*, 226(6), 1622-1637.
- ELLISON, D., MORRIS, C. E., LOCATELLI, B., SHEIL, D., COHEN, J., MURDIYARSO, D., GUTIERREZ, V., VAN NOORDWIJK, M., CREED, I. F., POKORNY, J., et al. (2017). Trees, forests and water : Cool insights for a hot world. *Global environmental change*, 43, 51-61.
- FAHS, M., YOUNES, A., & LEHMANN, F. (2009). An easy and efficient combination of the Mixed Finite Element Method and the Method of Lines for the resolution of Richards' Equation. *Environmental Modelling & Software*, 24(9), 1122-1126.
- FAMIGLIETTI, J., & WOOD, E. F. (1994). Multiscale modeling of spatially variable water and energy balance processes. *Water Resources Research*, 30(11), 3061-3078.

- FARQUHAR, G. D., von CAEMMERER, S. v., & BERRY, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *planta*, 149, 78-90.
- FATICHI, S., IVANOV, V. Y., & CAPORALI, E. (2012). A mechanistic ecohydrological model to investigate complex interactions in cold and warm water-controlled environments : 1. Theoretical framework and plot-scale analysis. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 4(2).
- FEDDES, R. A. (1982). Simulation of field water use and crop yield. In *Simulation of plant growth and crop production* (p. 194-209). Pudoc.
- FIELD, R., O'BRIEN, E. M., & WHITTAKER, R. J. (2005). Global models for predicting woody plant richness from climate : development and evaluation. *Ecology*, 86(9), 2263-2277.
- FISHER, HUNTZINGER, SCHWALM & SITCH. (2014). Modeling the terrestrial biosphere. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 91-123.
- FISHER, KOVEN, ANDEREGG, CHRISTOFFERSEN, B. O., DIETZE, M. C., FARRIOR, C. E., HOLM, J. A., HURTT, G. C., KNOX, R. G., LAWRENCE, P. J., et al. (2018). Vegetation demographics in Earth System Models : A review of progress and priorities. *Global change biology*, 24(1), 35-54.
- FISHER, MUSZALA, VERTEINSTEIN, LAWRENCE, XU, C., MCDOWELL, N. G., KNOX, R. G., KOVEN, C., HOLM, J., ROGERS, B. M., et al. (2015). Taking off the training wheels : the properties of a dynamic vegetation model without climate envelopes, CLM4. 5 (ED). *Geoscientific Model Development*, 8(11), 3593-3619.
- FOKEN, T. (2008). The energy balance closure problem : an overview. *Ecological Applications*, 18(6), 1351-1367.
- FREDLUND, D. G., & XING, A. (1994). Equations for the soil-water characteristic curve. *Canadian geotechnical journal*, 31(4), 521-532.
- FRÜH, T., & KURTH, W. (1999). The hydraulic system of trees : theoretical framework and numerical simulation. *Journal of theoretical Biology*, 201(4), 251-270.
- GALBRAITH, D., LEVY, P. E., SITCH, S., HUNTINGFORD, C., COX, P., WILLIAMS, M., & MEIR, P. (2010). Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. *New Phytologist*, 187(3), 647-665.
- GANDOLFI, C., FACCHI, A., & MAGGI, D. (2006). Comparison of 1D models of water flow in unsaturated soils. *Environmental Modelling & Software*, 21(12), 1759-1764.
- GAO, X., ZHOU, X., WANG, H., KONG, X., ZHANG, S., WANG, Z., WU, W., ZHANG, Z., & LIEUTIER, F. (2017). Influence of severe drought on the resistance of *Pinus yunnanensis* to a bark beetle-associated fungus. *Forest Pathology*, 47(4), e12345.
- GARDNER, W. R. (1960). Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil science*, 89(2), 63-73.
- GASTELLU-ETCHEGORRY, J.-P., DEMAREZ, V., PINEL, V., & ZAGOLSKI, F. (1996). Modeling radiative transfer in heterogeneous 3-D vegetation canopies. *Remote sensing of environment*, 58(2), 131-156.
- GAZOL, A., & CAMARERO, J. J. (2022). Compound climate events increase tree drought mortality across European forests. *Science of the Total Environment*, 816, 151604.
- GEDNEY, N., COX, P. M., BETTS, R. A., BOUCHER, O., HUNTINGFORD, C., & STOTT, P. (2006). Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records. *Nature*, 439(7078), 835-838.
- GELY, C., LAURANCE, S. G., & STORK, N. E. (2020). How do herbivorous insects respond to drought stress in trees ? *Biological Reviews*, 95(2), 434-448.
- GHOORBANI, A., SADEGHI, M., TULLER, M., DURNER, W., & JONES, S. B. (2024). A generalized van Genuchten model for unsaturated soil hydraulic conductivity. *Vadose Zone Journal*, e20369.
- GOLDSTEIN, G., ANDRADE, J., MEINZER, F., HOLBROOK, N., CAVELIER, J., JACKSON, P., & CELIS, A. (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21(4), 397-406.
- GOUDRIAAN, J. (1986). A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 38(1-3), 249-254.
- GOUDRIAAN, J., & VAN LAAR, H. (2012). *Modelling potential crop growth processes : textbook with exercises* (T. 2). Springer Science & Business Media.

- GRANIER, A., BRÉDA, N., LONGDOZ, B., GROSS, P., & NGAO, J. (2008). Ten years of fluxes and stand growth in a young beech forest at Hesse, North-eastern France. *Annals of Forest Science*, 65(7), 1.
- GRANIER, A., CESCIA, E., DAMESIN, C., DUFRÊNE, E., EPRON, D., GROSS, P., LEBAUDE, S., LE DANTEC, V., LE GOFF, N., LEMOINE, D., et al. (2000). The carbon balance of a young Beech forest. *Functional ecology*, 14(3), 312-325.
- GRANIER, A., REICHSTEIN, M., BRÉDA, N., JANSSENS, I., FALGE, E., CIAIS, P., GRÜNWALD, T., AUBINET, M., BERBIGIER, P., BERNHOFER, C., et al. (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year : 2003. *Agricultural and forest meteorology*, 143(1-2), 123-145.
- GREVE, P., ORLOWSKY, B., MUELLER, B., SHEFFIELD, J., REICHSTEIN, M., & SENEVIRATNE, S. I. (2014). Global assessment of trends in wetting and drying over land. *Nature geoscience*, 7(10), 716-721.
- GUYOT, S., COFFONI & SACK. (2012). Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance : insights into vulnerability and stomatal control. *Plant, Cell & Environment*, 35(5), 857-871.
- HASSANE MAINA, F., & ACKERER, P. (2017). Ross scheme, Newton–Raphson iterative methods and time-stepping strategies for solving the mixed form of Richards’ equation. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21(6), 2667-2683.
- HAVERD, V., SMITH, B., CANADELL, J. G., CUNTZ, M., MIKALOFF-FLETCHER, S., FARQUHAR, G., WOODGATE, W., BRIGGS, P. R., & TRUDINGER, C. M. (2020). Higher than expected CO₂ fertilization inferred from leaf to global observations. *Global Change Biology*, 26(4), 2390-2402.
- HENTSCHEL, R., BITTNER, S., JANOTT, M., BIERNATH, C., HOLST, J., FERRIO, J. P., GESSLER, A., & PRIESACK, E. (2013). Simulation of stand transpiration based on a xylem water flow model for individual trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 182, 31-42.
- HETHERINGTON, A. M., & WOODWARD, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(6951), 901-908.
- HLÁSNY, T., ZIMOVA, S., MERGANIČOVÁ, K., ŠTĚPÁNEK, P., MODLINGER, R., & TURČÁNI, M. (2021). Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic : Drivers, impacts, and management implications. *Forest Ecology and Management*, 490, 119075.
- HLÁSNY, T., KÖNIG, L., KROKENE, P., LINDNER, M., MONTAGNÉ-HUCK, C., MÜLLER, J., QIN, H., RAFFA, K. F., SCHELHAAS, M.-J., SVOBODA, M., et al. (2021). Bark beetle outbreaks in Europe : state of knowledge and ways forward for management. *Current Forestry Reports*, 7, 138-165.
- HÖLTÄ, T., LINTUNEN, A., CHAN, T., MÄKELÄ, A., & NIKINMAA, E. (2017). A steady-state stomatal model of balanced leaf gas exchange, hydraulics and maximal source–sink flux. *Tree physiology*, 37(7), 851-868.
- HOUGHTON, R., & WOODWELL, G. (1980). The Flax Pond Ecosystem Study : Exchanges of CO₂ Between a Salt Marsh and the Atmosphere. *Ecology*, 61(6), 1434-1445.
- HOWITT, R., MEDELLÍN-AZUARA, J., MACEWAN, D., LUND, J. R., & SUMNER, D. (2014). *Economic analysis of the 2014 drought for California agriculture*. Center for Watershed Sciences University of California, Davis, CA.
- HUANG, DOMEQ, O’HALLORAN, T. L., & HARTZELL, S. (2024). Dynamic interactions between groundwater level and discharge by phreatophytes. *Advances in Water Resources*, 193, 104814.
- HUANG, DOMEQ, WARD, DUMAN, MANOLI, PAROLARI & KATUL. (2017). The effect of plant water storage on water fluxes within the coupled soil–plant system. *New Phytologist*, 213(3), 1093-1106.
- HUANG, WANG, DUAN, XI, YANG, LI, FENG, CHOAT & TISSUE. (2024). Robust hydraulic traits correlation in woody species despite large trait variation along natural and experimental environmental gradients. *Functional Ecology*.
- ILSTEDT, U., BARGUÉS TOBELLA, A., BAZIÉ, H., BAYALA, J., VERBEETEN, E., NYBERG, G., SANOU, J., BENEGAS, L., MURDIYARSO, D., LAUDON, H., et al. (2016). Intermediate tree cover can maximize groundwater recharge in the seasonally dry tropics. *Scientific reports*, 6(1), 21930.

- IPCC. (2021). Summary for Policymakers. In V. MASSON-DELMOTTE, P. ZHAI, A. PIRANI, S. CONNORS, C. PÉAN, S. BERGER, N. CAUD, Y. CHEN, L. GOLDFARB, M. GOMIS, M. HUANG, K. LEITZELL, E. LONNOY, J. MATTHEWS, T. MAYCOCK, T. WATERFIELD, O. YELEKÇİ, R. YU & B. ZHOU (Éd.), *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (3-32). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.001>
- JANOTT, M., GAYLER, S., GESSLER, A., JAVAUX, M., KLIER, C., & PRIESACK, E. (2011). A one-dimensional model of water flow in soil-plant systems based on plant architecture. *Plant and soil*, 341(1), 233-256.
- JARVIS, P. (1976a). Coniferous forest. *Vegetation and the Atmosphere*, 2, 171-240.
- JARVIS, P. (1976b). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 273(927), 593-610.
- JASECHKO, S., SHARP, Z. D., GIBSON, J. J., BIRKS, S. J., YI, Y., & FAWCETT, P. J. (2013). Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature*, 496(7445), 347-350.
- JAVAUX, M., COUVREUR, V., VANDERBORGHT, J., & VEREECKEN, H. (2013). Root water uptake : from three-dimensional biophysical processes to macroscopic modeling approaches. *Vadose Zone Journal*, 12(4), vzj2013-02.
- JEANNOT, B. (2018). *Modélisation hydrologique intégrée de bassins versants fortement transitoires : développement d'outils numériques et applications* [thèse de doct., Université de Strasbourg].
- JEANNOT, B., WEILL, S., ESCHBACH, D., SCHMITT, L., & DELAY, F. (2018). A low-dimensional integrated subsurface hydrological model coupled with 2-D overland flow : Application to a restored fluvial hydrosystem (Upper Rhine River–France). *Journal of hydrology*, 563, 495-509.
- JEANNOT, B., WEILL, S., ESCHBACH, D., SCHMITT, L., & DELAY, F. (2019). Assessing the effect of flood restoration on surface–subsurface interactions in Rohrschollen Island (Upper Rhine river, France) using integrated hydrological modeling and thermal infrared imaging. *Hydrology and Earth System Sciences*, 23(1), 239-254.
- JOETZJER, E., DELIRE, C., DOUVILLE, H., CIAIS, P., DECHARME, B., FISHER, R., CHRISTOFFERSEN, B., CALVET, J., da COSTA, A. C. L., FERREIRA, L. V., et al. (2014). Predicting the response of the Amazon rainforest to persistent drought conditions under current and future climates : a major challenge for global land surface models. *Geoscientific Model Development*, 7(6), 2933-2950.
- JOETZJER, E., MAIGNAN, F., CHAVE, J., GOLL, D., POULTER, B., BARICHIVICH, J., MARÉCHAUX, I., LUYSSAERT, S., GUIMBERTEAU, M., NAUDTS, K., et al. (2018). The importance of tree demography and root water uptake for modelling the carbon and water cycles of Amazonia. *Biogeosciences Discussions*, 2018, 1-33.
- JOETZJER, E., MAIGNAN, F., CHAVE, J., GOLL, D., POULTER, B., BARICHIVICH, J., MARÉCHAUX, I., LUYSSAERT, S., GUIMBERTEAU, M., NAUDTS, K., et al. (2022). Effect of tree demography and flexible root water uptake for modeling the carbon and water cycles of Amazonia. *Ecological modelling*, 469, 109969.
- JOLY, D., BROSSARD, T., CARDOT, H., CAVAILHES, J., HILAL, M., & WAVRESKY, P. (2010). Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- JONES. (1984). Physiological mechanisms involved in the control of leaf water status : implications for the estimation of tree water status. *I International Symposium on Water Relations in Fruit Crops* 171, 291-296.
- JONES. (1985). Plant microclimate. In *Techniques in bioproductivity and photosynthesis* (p. 26-40). Elsevier.
- KAIMAL, J., & WYNGAARD, J. (1990). The kansas and minnesota experiments. *Boundary-Layer Meteorology*, 50(1), 31-47.
- KATTGE, J., BÖNISCH, G., DÍAZ, S., LAVOREL, S., PRENTICE, I. C., LEADLEY, P., TAUTENHAHN, S., WERNER, G. D., AAKALA, T., ABEDI, M., et al. (2020). TRY plant trait database–enhanced coverage and open access. *Global change biology*, 26(1), 119-188.

- KATUL, MANZONI, PALMROTH & OREN. (2010). A stomatal optimization theory to describe the effects of atmospheric CO₂ on leaf photosynthesis and transpiration. *Annals of botany*, 105(3), 431-442.
- KATUL, PALMROTH & OREN. (2009). Leaf stomatal responses to vapour pressure deficit under current and CO₂-enriched atmosphere explained by the economics of gas exchange. *Plant, Cell & Environment*, 32(8), 968-979.
- KENNEDY, D., SWENSON, S., OLESON, K. W., LAWRENCE, D. M., FISHER, R., LOLA DA COSTA, A. C., & GENTINE, P. (2019). Implementing plant hydraulics in the community land model, version 5. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(2), 485-513.
- KERSTIENS, G. (1996). Cuticular water permeability and its physiological significance. *Journal of experimental botany*, 47(12), 1813-1832.
- KEYS, P. W., WANG-ERLANDSSON, L., & GORDON, L. J. (2016). Revealing invisible water : moisture recycling as an ecosystem service. *PloS one*, 11(3), e0151993.
- KIRSCHBAUM, M. U., & McMILLAN, A. M. (2018). Warming and elevated CO₂ have opposing influences on transpiration. Which is more important? *Current Forestry Reports*, 4, 51-71.
- KLEIN, T., COHEN, S., & YAKIR, D. (2011). Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis*. *Tree physiology*, 31(6), 637-648.
- KLEIN, T., YAKIR, D., BUCHMANN, N., & e M. GRÜNZWEIG, J. (2014). Towards an advanced assessment of the hydrological vulnerability of forests to climate change-induced drought. *New Phytologist*, 201(3), 712-716.
- KOBAYASHI, H., BALDOCCHI, D. D., RYU, Y., CHEN, Q., MA, S., OSUNA, J. L., & USTIN, S. L. (2012). Modeling energy and carbon fluxes in a heterogeneous oak woodland : A three-dimensional approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, 152, 83-100.
- KOSUGI, K. (1996). Lognormal distribution model for unsaturated soil hydraulic properties. *Water Resources Research*, 32(9), 2697-2703.
- KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B., & RUBEL, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated.
- KÜKENBRINK, D., SCHNEIDER, F. D., SCHMID, B., GASTELLU-ETCHEGORRY, J.-P., SCHAEPMAN, M. E., & MORS DORF, F. (2021). Modelling of three-dimensional, diurnal light extinction in two contrasting forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 296, 108230.
- KUMAGAI, T. (2001). Modeling water transportation and storage in sapwood—model development and validation. *Agricultural and Forest meteorology*, 109(2), 105-115.
- LABAT, D., GODDÉRIS, Y., PROBST, J. L., & GUYOT, J. L. (2004). Evidence for global runoff increase related to climate warming. *Advances in water resources*, 27(6), 631-642.
- LANGHANS, R. W., & TIBBITTS, T. (1997). Plant growth chamber handbook.
- LASSLOP, G., REICHSTEIN, M., PAPALE, D., RICHARDSON, A. D., ARNETH, A., BARR, A., STOY, P., & WOHLFAHRT, G. (2010). Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach : critical issues and global evaluation. *Global change biology*, 16(1), 187-208.
- LAWLOR, D. W. (1995). Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of experimental botany*, 46(special_issue), 1449-1461.
- LAWRENCE. (2020). Technical description of version 5.0 of the Community Land Model (CLM). (*No Title*), 329.
- LAWRENCE, FISHER, KOVEN, C. D., OLESON, K. W., SWENSON, S. C., BONAN, G., COLLIER, N., GHIMIRE, B., van KAMPENHOUT, L., KENNEDY, D., et al. (2019). The Community Land Model version 5 : Description of new features, benchmarking, and impact of forcing uncertainty. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(12), 4245-4287.
- LAWRENCE, P. J., & CHASE, T. N. (2007). Representing a new MODIS consistent land surface in the Community Land Model (CLM 3.0). *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 112(G1).
- LAWSON, T., & MATTHEWS, J. (2020). Guard cell metabolism and stomatal function. *Annual review of plant biology*, 71(1), 273-302.
- LEE, X. (2018). *Fundamentals of boundary-layer meteorology* (T. 256). Springer.

- LEHMANN, F., & ACKERER, P. (1998). Comparison of iterative methods for improved solutions of the fluid flow equation in partially saturated porous media. *Transport in porous media*, 31, 275-292.
- LEMAIRE, C., BLACKMAN, C. J., COCHARD, H., MENEZES-SILVA, P. E., TORRES-RUIZ, J. M., & HERBETTE, S. (2021). Acclimation of hydraulic and morphological traits to water deficit delays hydraulic failure during simulated drought in poplar. *Tree Physiology*, 41(11), 2008-2021.
- LEMON, E. R. (1960). Photosynthesis Under Field Conditions. II. An Aerodynamic Method for Determining the Turbulent Carbon Dioxide Exchange Between the Atmosphere and a Corn Field 1. *Agronomy Journal*, 52(12), 697-703.
- LENS, F., PICON-COCHARD, C., DELMAS, C. E., SIGNARBIEUX, C., BUTTLER, A., COCHARD, H., JANSEN, S., CHAUVIN, T., DORIA, L. C., DEL ARCO, M., et al. (2016). Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. *Plant Physiology*, 172(2), 661-667.
- LENS, F., SPERRY, J. S., CHRISTMAN, M. A., CHOAT, B., RABAEY, D., & JANSEN, S. (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New phytologist*, 190(3), 709-723.
- LESK, C., ROWHANI, P., & RAMANKUTTY, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529(7584), 84-87.
- LEUNING. (1990). Modelling stomatal behaviour and and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Functional Plant Biology*, 17(2), 159-175.
- LEUNING. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell & Environment*, 18(4), 339-355.
- LEUNING. (2002). Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. *Plant, Cell & Environment*, 25(9), 1205-1210.
- LI, BISHT & LEUNG. (2022). Spatial heterogeneity effects on land surface modeling of water and energy partitioning. *Geoscientific Model Development*, 15(14), 5489-5510.
- LI, JONG, D., & BOISVERT. (2001). An exponential root-water-uptake model with water stress compensation. *Journal of hydrology*, 252(1-4), 189-204.
- LI, K., DE JONG, R., BOISVERT, J., & STOTT, D. (2001). Comparison of root-water-uptake models. *Sustaining the Global Farm : Selected Papers from the 10th Int. Soil Conservation Organization Meeting*, 1112-1117.
- LI, WANG, YU, PAK, EAMUS, D., YAN, J., van GORSEL, E., & BAKER, I. T. (2012). Improving the responses of the Australian community land surface model (CABLE) to seasonal drought. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 117(G4).
- LI, YANG, MATHENY, A. M., ZHENG, H., SWENSON, S. C., LAWRENCE, D. M., BARLAGE, M., YAN, B., MCDOWELL, N. G., & LEUNG, L. R. (2021). Representation of plant hydraulics in the Noah-MP land surface model : Model development and multiscale evaluation. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 13(4), e2020MS002214.
- LIANG, X., LETTENMAIER, D. P., WOOD, E. F., & BURGESS, S. J. (1994). A simple hydrologically based model of land surface water and energy fluxes for general circulation models. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 99(D7), 14415-14428.
- LIAO, Z., ZHOU, J., Binghuangand Zhu, JIA, H., & FEI, X. (2023). A critical review of methods, principles and progress for estimating the gross primary productivity of terrestrial ecosystems. *Frontiers in Environmental Science*, 11, 1093095.
- LIMA, L. K. S., de JESUS, O. N., SOARES, T. L., de OLIVEIRA, S. A. S., HADDAD, F., & GIRARDI, E. A. (2019). Water deficit increases the susceptibility of yellow passion fruit seedlings to *Fusarium* wilt in controlled conditions. *Scientia Horticulturae*, 243, 609-621.
- LIU, K.-N. (2002). *An introduction to atmospheric radiation* (T. 84). Elsevier.
- LOPISSE, D. T., KNÜFER, J., KOOPMANN, B., & von TIEDEMANN, A. (2017). The vascular pathogen *Verticillium longisporum* does not affect water relations and plant responses to drought stress of its host, *Brassica napus*. *Phytopathology*, 107(4), 444-454.
- LUO, X., CHEN, J. M., LIU, J., BLACK, T. A., CROFT, H., STAEBLER, R., HE, L., ARAIN, M. A., CHEN, B., MO, G., et al. (2018). Comparison of big-leaf, two-big-leaf, and two-leaf upscaling

- schemes for evapotranspiration estimation using coupled carbon-water modeling. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 123(1), 207-225.
- LUO, X., ZHOU, H., SATRIAWAN, T. W., TIAN, J., ZHAO, R., KEENAN, T. F., GRIFFITH, D. M., SITCH, S., SMITH, N. G., & STILL, C. J. (2024). Mapping the global distribution of C4 vegetation using observations and optimality theory. *Nature Communications*, 15(1), 1219.
- LUTTENAUER, D., DELL'OCA, A., GUADAGNINI, A., WEILL, S., & ACKERER, P. (2024). Relative importance of uncertain model parameters driving water fluxes in a Land Surface Model. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 2024, 1-54.
- MAHERALI, H., & DELUCIA, E. H. (2001). Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia*, 129, 481-491.
- MAHERALI, H., POCKMAN, W. T., & JACKSON, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- MAHFOUF, J.-F., CIRET, C., DUCHARNE, A., IRANNEJAD, P., NOILHAN, J., SHAO, Y., THORNTON, P., XUE, Y., & YANG, Z.-L. (1996). Analysis of transpiration results from the RICE and PILPS workshop. *Global and Planetary change*, 13(1-4), 73-88.
- MANABE, S. (1969). Climate and the ocean circulation : I. The atmospheric circulation and the hydrology of the earth's surface. *Monthly weather review*, 97(11), 739-774.
- MANOLI, G., HUANG, C.-W., BONETTI, S., DOMECH, J.-C., MARANI, M., & KATUL, G. (2017). Competition for light and water in a coupled soil-plant system. *Advances in Water Resources*, 108, 216-230.
- MANZONI, S., VICO, G., PALMROTH, S., PORPORATO, A., & KATUL, G. (2013). Optimization of stomatal conductance for maximum carbon gain under dynamic soil moisture. *Advances in Water Resources*, 62, 90-105.
- MAO, J., FU, W., SHI, X., RICCIUTO, D. M., FISHER, J. B., DICKINSON, R. E., WEI, Y., SHEM, W., PIAO, S., WANG, K., et al. (2015). Disentangling climatic and anthropogenic controls on global terrestrial evapotranspiration trends. *Environmental Research Letters*, 10(9), 094008.
- MARTINEZ-VILALTA, J., ANDEREGG, W. R., SAPHES, G., & SALA, A. (2019). Greater focus on water pools may improve our ability to understand and anticipate drought-induced mortality in plants. *New Phytologist*, 223(1), 22-32.
- MARTIN-STPAUL, N., RUFFAULT, J., BLACKMANN, C., COCHARD, H., DE CÁCERES, M., DELZON, S., DUPUY, J., FARGEON, H., LAMARQUE, L., MORENO, M., et al. (2020). Modelling live fuel moisture content at leaf and canopy scale under extreme drought using a lumped plant hydraulic model. *BioRxiv*, 2020-06.
- MARTIN-STPAUL, N., DELZON, S., & COCHARD, H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology letters*, 20(11), 1437-1447.
- MATHENY, A. M., BOHRER, G., STOY, P. C., BAKER, I. T., BLACK, A. T., DESAI, A. R., DIETZE, M. C., GOUGH, C. M., IVANOV, V. Y., JASSAL, R. S., et al. (2014). Characterizing the diurnal patterns of errors in the prediction of evapotranspiration by several land-surface models : An NACP analysis. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 119(7), 1458-1473.
- MATHENY, A. M., MIRFENDERESGI, G., & BOHRER, G. (2017). Trait-based representation of hydrological functional properties of plants in weather and ecosystem models. *Plant diversity*, 39(1), 1-12.
- MATTHES, J. H., GORING, S., WILLIAMS, J. W., & DIETZE, M. C. (2016). Benchmarking historical CMIP5 plant functional types across the Upper Midwest and Northeastern United States. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 121(2), 523-535.
- MATTHEWS, A., KATUL, G., & PORPORATO, A. (2024). Multiple time scale optimization explains functional trait responses to leaf water potential. *New Phytologist*.
- MAUDER, M., FOKEN, T., CLEMENT, R., ELBERS, J. A., EUGSTER, W., GRÜNWALD, T., HEUSINKVELD, B., & KOLLE, O. (2008). Quality control of CarboEurope flux data-Part 2 : Inter-comparison of eddy-covariance software. *Biogeosciences*, 5(2), 451-462.
- MCDOWELL, N. G., BEERLING, D. J., BRESHEARS, D. D., FISHER, R. A., RAFFA, K. F., & STITT, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in ecology & evolution*, 26(10), 523-532.

- MCDOWELL, N. G., WILLIAMS, A., XU, C., POCKMAN, W., DICKMAN, L., SEVANTO, S., PANGLE, R., LIMOUSIN, J., PLAUT, J., MACKAY, D., et al. (2016). Multi-scale predictions of massive conifer mortality due to chronic temperature rise. *Nature Climate Change*, 6(3), 295-300.
- MCDOWELL, POCKMAN, ALLEN, BRESHEARS, D. D., COBB, N., KOLB, T., PLAUT, J., SPERRY, J., WEST, A., WILLIAMS, D. G., et al. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought : why do some plants survive while others succumb to drought? *New phytologist*, 178(4), 719-739.
- MCELRONE, A. J., BICHLER, J., POCKMAN, W. T., ADDINGTON, R. N., LINDER, C. R., & JACKSON, R. B. (2007). Aquaporin-mediated changes in hydraulic conductivity of deep tree roots accessed via caves. *Plant, Cell & Environment*, 30(11), 1411-1421.
- MCLEAN, E. H., LUDWIG, M., & GRIERSON, P. F. (2011). Root hydraulic conductance and aquaporin abundance respond rapidly to partial root-zone drying events in a riparian *Melaleuca* species. *New Phytologist*, 192(3), 664-675.
- MEDLYN, B., DREYER, E., ELLSWORTH, D., FORSTREUTER, M., HARLEY, P., KIRSCHBAUM, M., LE ROUX, X., MONTPIED, P., STRASSEMAYER, J., WALCROFT, A., et al. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment*, 25(9), 1167-1179.
- MEDLYN, DUURSMA, R. A., EAMUS, D., ELLSWORTH, D. S., PRENTICE, I. C., BARTON, C. V., CROUS, K. Y., DE ANGELIS, P., FREEMAN, M., & WINGATE, L. (2011). Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 17(6), 2134-2144.
- MEEHL, G. A., & TEBALDI, C. (2004). More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305(5686), 994-997.
- MENG, X., EVANS, J., & MCCABE, M. (2014). The impact of observed vegetation changes on land-atmosphere feedbacks during drought. *Journal of Hydrometeorology*, 15(2), 759-776.
- MILLER, C. T., ABHISHEK, C., & FARTHING, M. W. (2006). A spatially and temporally adaptive solution of Richards' equation. *Advances in Water Resources*, 29(4), 525-545.
- MINER, G. L., BAUERLE, W. L., & BALDOCCHI, D. D. (2017). Estimating the sensitivity of stomatal conductance to photosynthesis : a review. *Plant, Cell & Environment*, 40(7), 1214-1238.
- MIRFENDERESGI, G., BOHRER, G., MATHENY, A. M., FATICHI, S., de MORAES FRASSON, R. P., & SCHÄFER, K. V. (2016). Tree level hydrodynamic approach for resolving aboveground water storage and stomatal conductance and modeling the effects of tree hydraulic strategy. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 121(7), 1792-1813.
- MORRIS, C. E., CONEN, F., ALEX HUFFMAN, J., PHILLIPS, V., PÖSCHL, U., & SANDS, D. C. (2014). Bioprecipitation : a feedback cycle linking Earth history, ecosystem dynamics and land use through biological ice nucleators in the atmosphere. *Global change biology*, 20(2), 341-351.
- MORRIS, C. E., SOUBEYRAND, S., BIGG, E. K., CREAMEAN, J. M., & SANDS, D. C. (2017). Mapping rainfall feedback to reveal the potential sensitivity of precipitation to biological aerosols. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 98(6), 1109-1118.
- MUALEM, Y. (1976). A new model for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated porous media. *Water resources research*, 12(3), 513-522.
- MUELLER, B., HIRSCHI, M., JIMÉNEZ, C., CIAIS, P., DIRMEYER, P. A., DOLMAN, A. J., FISHER, J. B., JUNG, M., LUDWIG, F., MAIGNAN, F., et al. (2013). Benchmark products for land evapotranspiration : LandFlux-EVAL multi-data set synthesis. *Hydrology and Earth System Sciences*, 17(10), 3707-3720.
- MUSAVI, T., MAHECHA, M. D., MIGLIAVACCA, M., REICHSTEIN, M., van de WEG, M. J., van BODEGOM, P. M., BAHN, M., WIRTH, C., REICH, P. B., SCHRODT, F., et al. (2015). The imprint of plants on ecosystem functioning : A data-driven approach. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 43, 119-131.
- NAGELEISEN, L.-M., SAINTONGE, F.-X., & PIOU, D. (2010). *La Santé des forêts : Maladies, insectes, accidents climatiques... Diagnostic et prévention*. CNPF-IDF.
- NARDINI, A., BATTISTUZZO, M., & SAVI, T. (2013). Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytologist*, 200(2), 322-329.

- NASH, J. E., & SUTCLIFFE, J. V. (1970). River flow forecasting through conceptual models part I—A discussion of principles. *Journal of hydrology*, 10(3), 282-290.
- NAUDTS, K., RYDER, J., MCGRATH, M., OTTO, J., CHEN, Y., VALADE, A., BELLASEN, V., BERHONGARAY, G., BÖNISCH, G., CAMPIOLI, M., et al. (2015). A vertically discretised canopy description for ORCHIDEE (SVN r2290) and the modifications to the energy, water and carbon fluxes. *Geoscientific Model Development*, 8(7), 2035-2065.
- NIJZINK, R. C., BERINGER, J., HUTLEY, L. B., & SCHYMANSKI, S. J. (2022). Does maximization of net carbon profit enable the prediction of vegetation behaviour in savanna sites along a precipitation gradient? *Hydrology and Earth System Sciences*, 26(2), 525-550.
- NNYAMAH, J. U., & BLACK, T. (1977). Rates and patterns of water uptake in a Douglas-fir forest. *Soil Science Society of America Journal*, 41(5), 972-979.
- NOBEL, P. S., et al. (1999). *Physicochemical & environmental plant physiology*. Academic press.
- NORMAN, J. (1979). Modeling the complete crop canopy.
- O'BRIEN, E. (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness : an interim general model. *Journal of Biogeography*, 25(2), 379-398.
- OGÉE, J., BRUNET, Y., LOUSTAU, D., BERBIGIER, P., & DELZON, S. (2003). MuSICA, a CO₂, water and energy multilayer, multileaf pine forest model : evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. *Global Change Biology*, 9(5), 697-717.
- OKI, T., & KANAE, S. (2006). Global hydrological cycles and world water resources. *science*, 313(5790), 1068-1072.
- OSTLE, N. J., SMITH, P., FISHER, R., IAN WOODWARD, F., FISHER, J. B., SMITH, J. U., GALBRAITH, D., LEVY, P., MEIR, P., MCNAMARA, N. P., et al. (2009). Integrating plant–soil interactions into global carbon cycle models. *Journal of Ecology*, 97(5), 851-863.
- PANICONI, C., & PUTTI, M. (1994). A comparison of Picard and Newton iteration in the numerical solution of multidimensional variably saturated flow problems. *Water Resources Research*, 30(12), 3357-3374.
- PAPALE, D. (2020). Ideas and perspectives : enhancing the impact of the FLUXNET network of eddy covariance sites. *Biogeosciences*, 17(22), 5587-5598.
- PAPPAS, C., FATICHI, S., & BURLANDO, P. (2016). Modeling terrestrial carbon and water dynamics across climatic gradients : does plant trait diversity matter? *New Phytologist*, 209(1), 137-151.
- PASCHALIS, A., DE KAUWE, M. G., SABOT, M., & FATICHI, S. (2024). When do plant hydraulics matter in terrestrial biosphere modelling? *Global Change Biology*, 30(1), e17022.
- PAVLICK, R., DREWRY, D. T., BOHN, K., REU, B., & KLEIDON, A. (2013). The Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model (JeDi-DGVM) : a diverse approach to representing terrestrial biogeography and biogeochemistry based on plant functional trade-offs. *Biogeosciences*, 10(6), 4137-4177.
- PEEL, M. C., FINLAYSON, B. L., & MCMAHON, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences*, 11(5), 1633-1644.
- PEIFFER, M. (2005). *Paramétrisation du bilan hydrique et établissement des flux d'eau et de nutriments dans des séquences de hêtraies de plaine* [thèse de doct., Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts].
- PIERRET, M.-C., COTEL, S., ACKERER, P., BEAULIEU, E., BENARIOUMLIL, S., BOUCHER, M., BOUTIN, R., CHABAU, F., DELAY, F., FOURTET, C., et al. (2018). The Strengbach catchment : A multidisciplinary environmental sentry for 30 years. *Vadose Zone Journal*, 17(1), 1-17.
- PISEK, J., DIAZ-PINES, E., MATTEUCCI, G., NOE, S., & REBMANN, C. (2022). On the leaf inclination angle distribution as a plant trait for the most abundant broadleaf tree species in Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 323, 109030.
- PISEK, J., SONNENTAG, O., RICHARDSON, A. D., & MÖTTUS, M. (2013). Is the spherical leaf inclination angle distribution a valid assumption for temperate and boreal broadleaf tree species? *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 186-194.
- POULTER, B., CIAIS, P., HODSON, E., LISCHKE, H., MAIGNAN, F., PLUMMER, S., & ZIMMERMANN, N. (2011). Plant functional type mapping for earth system models. *Geoscientific Model Development*, 4(4), 993-1010.

- POWELL, T. L., GALBRAITH, D. R., CHRISTOFFERSEN, B. O., HARPER, A., IMBUZEIRO, H. M., ROWLAND, L., ALMEIDA, S., BRANDO, P. M., da COSTA, A. C. L., COSTA, M. H., et al. (2013). Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought. *New Phytologist*, 200(2), 350-365.
- POWLES, S. B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual review of plant physiology*, 35(1), 15-44.
- PRENTICE, LIANG, MEDLYN & WANG. (2015). Reliable, robust and realistic : the three R's of next-generation land-surface modelling. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15(10), 5987-6005.
- PRIETO, I., KIKVIDZE, Z., & PUGNAIRE, F. I. (2010). Hydraulic lift : soil processes and transpiration in the Mediterranean leguminous shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Plant and Soil*, 329, 447-456.
- PROBST, J.-L., & TARDY, Y. (1987). Long range streamflow and world continental runoff fluctuations since the beginning of this century. *Journal of Hydrology*, 94(3-4), 289-311.
- PRUDHOMME, C., GIUNTOLI, I., ROBINSON, E. L., CLARK, D. B., ARNELL, N. W., DANKERS, R., FEKETE, B. M., FRANSSEN, W., GERTEN, D., GOSLING, S. N., et al. (2014). Hydrological droughts in the 21st century, hotspots and uncertainties from a global multimodel ensemble experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(9), 3262-3267.
- PURESWARAN, D. S., ROQUES, A., & BATTISTI, A. (2018). Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4, 35-50.
- PYANKOV, V. I., ZIEGLER, H., AKHANI, H., DEIGELE, C., & LUETTGE, U. (2010). European plants with C4 photosynthesis : geographical and taxonomic distribution and relations to climate parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163(3), 283-304.
- RAATS, P. A. (2001). Developments in soil-water physics since the mid 1960s. *Geoderma*, 100(3-4), 355-387.
- REICHSTEIN, M., FALGE, E., BALDOCCHI, D., PAPALE, D., AUBINET, M., BERBIGIER, P., BERNHOFER, C., BUCHMANN, N., GILMANOV, T., GRANIER, A., et al. (2005). On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration : review and improved algorithm. *Global change biology*, 11(9), 1424-1439.
- REICHSTEIN, M., TENHUNEN, J. D., ROUPSARD, O., OURCIVAL, J.-m., RAMBAL, S., MIGLIETTA, F., PERESSOTTI, A., PECCHIARI, M., TIRONE, G., & VALENTINI, R. (2002). Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites : revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 8(10), 999-1017.
- RITTER, A., & MUÑOZ-CARPENA, R. (2013). Performance evaluation of hydrological models : Statistical significance for reducing subjectivity in goodness-of-fit assessments. *Journal of Hydrology*, 480, 33-45.
- RODELL, M., BEAUDOING, H. K., L'ECUYER, T., OLSON, W. S., FAMIGLIETTI, J. S., HOUSER, P. R., ADLER, R., BOSILOVICH, M. G., CLAYSON, C. A., CHAMBERS, D., et al. (2015). The observed state of the water cycle in the early twenty-first century. *Journal of Climate*, 28(21), 8289-8318.
- ROGERS, A. (2014). The use and misuse of V_c, max in Earth System Models. *Photosynthesis research*, 119, 15-29.
- ROGERS, A., MEDLYN, B. E., DUKES, J. S., BONAN, G., VON CAEMMERER, S., DIETZE, M. C., KATTGE, J., LEAKEY, A. D., MERCADO, L. M., NIINEMETS, Ü., et al. (2017). A roadmap for improving the representation of photosynthesis in Earth system models. *New Phytologist*, 213(1), 22-42.
- ROOD, S. B., PATIÑO, S., COOMBS, K., & TYREE, M. T. (2000). Branch sacrifice : cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees*, 14, 248-257.
- ROSS, P. J., & SMETTEM, K. R. (1993). Describing soil hydraulic properties with sums of simple functions. *Soil Science Society of America Journal*, 57(1), 26-29.
- RUFFAULT, J., PIMONT, F., COCHARD, H., DUPUY, J.-L., & MARTIN-STPAUL, N. (2022). SurEau-Ecos v2. 0 : a trait-based plant hydraulics model for simulations of plant water status and drought-induced mortality at the ecosystem level. *Geoscientific Model Development*, 15(14), 5593-5626.

- RUMBOLD, H. S., GILHAM, R. J., & BEST, M. J. (2023). Assessing methods for representing soil heterogeneity through a flexible approach within the Joint UK Land Environment Simulator (JULES) at version 3.4. 1. *Geoscientific Model Development*, 16(7), 1875-1886.
- RUSO, S., SILLMANN, J., & FISCHER, E. M. (2015). Top ten European heatwaves since 1950 and their occurrence in the coming decades. *Environmental Research Letters*, 10(12), 124003.
- SABOT, M. E., DE KAUWE, M. G., PITMAN, A. J., MEDLYN, B. E., VERHOEF, A., UKKOLA, A. M., & ABRAMOWITZ, G. (2020). Plant profit maximization improves predictions of European forest responses to drought. *New Phytologist*, 226(6), 1638-1655.
- SAGE, R. F. (2004). The evolution of C4 photosynthesis. *New phytologist*, 161(2), 341-370.
- SCHAUBERGER, B., ARCHONTOULIS, S., ARNETH, A., BALKOVIC, J., CIAIS, P., DERYNG, D., ELLIOTT, J., FOLBERTH, C., KHABAROV, N., MÜLLER, C., et al. (2017). Consistent negative response of US crops to high temperatures in observations and crop models. *Nature communications*, 8(1), 13931.
- SCHLESINGER, W. H., & JASECHKO, S. (2014). Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189, 115-117.
- SCHYMANSKI, S. J., SIVAPALAN, M., RODERICK, M. L., BERINGER, J., & HUTLEY, L. B. (2008). An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics. *Hydrology and earth system sciences*, 12(3), 913-932.
- SELLERS, P. J., DICKINSON, R., RANDALL, D., BETTS, A. K., HALL, F. G., BERRY, J. A., COLLATZ, G., DENNING, A., MOONEY, H. A., NOBRE, C. A., et al. (1997). Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science*, 275(5299), 502-509.
- SENEVIRATNE, S., ZHANG, X., ADNAN, M., BADI, W., DERECZYNSKI, C., DI LUCA, A., GHOSH, S., ISKANDAR, I., KOSSIN, J., LEWIS, S., OTTO, F., PINTO, I., SATOH, M., VICENTE-SERRANO, S., WEHNER, M., & ZHOU, B. (2021). Weather and Climate Extreme Events in a Changing Climate. In V. MASSON-DELMOTTE, P. ZHAI, A. PIRANI, S. CONNORS, C. PÉAN, S. BERGER, N. CAUD, Y. CHEN, L. GOLDFARB, M. GOMIS, M. HUANG, K. LEITZELL, E. LONNOY, J. MATTHEWS, T. MAYCOCK, T. WATERFIELD, O. YELEKÇİ, R. YU & B. ZHOU (Éd.), *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (p. 1513-1766). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.013>
- SENF, C., BURAS, A., ZANG, C. S., RAMMIG, A., & SEIDL, R. (2020). Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature communications*, 11(1), 6200.
- SENF, C., PFLUGMACHER, D., ZHIQIANG, Y., SEBALD, J., KNORN, J., NEUMANN, M., HOSTERT, P., & SEIDL, R. (2018). Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. *Nature Communications*, 9(1), 4978.
- SHEFFIELD, J., WOOD, E. F., & RODERICK, M. L. (2012). Little change in global drought over the past 60 years. *Nature*, 491(7424), 435-438.
- SILVA, M., MATHENY, A. M., PAUWELS, V., TRIADIS, D., MISSIK, J. E., BOHRER, G., & DALY, E. (2022). Tree hydrodynamic modelling of the soil–plant–atmosphere continuum using FETCH3. *Geoscientific Model Development*, 15(6), 2619-2634.
- ŠIMŮNEK & van GENUCHTEN. (2008). Modeling nonequilibrium flow and transport processes using HYDRUS. *Vadose zone journal*, 7(2), 782-797.
- SPERRY, J. S. (1986). Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiology*, 80(1), 110-116.
- SPERRY, J. S., & LOVE, D. M. (2015). What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. *New Phytologist*, 207(1), 14-27.
- SPERRY, J. S., VENTURAS, M. D., ANDEREGG, W. R., MENCUCCHINI, M., MACKAY, D. S., WANG, Y., & LOVE, D. M. (2017). Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. *Plant, cell & environment*, 40(6), 816-830.
- STERL, A., SEVERIJNS, C., DIJKSTRA, H., HAZELEGER, W., JAN VAN OLDENBORGH, G., van den BROEKE, M., BURGERS, G., van den HURK, B., JAN VAN LEEUWEN, P., & van VELTHOVEN, P. (2008). When can we expect extremely high surface temperatures? *Geophysical Research Letters*, 35(14).

- STEUDLE, E. (2001). The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual review of plant biology*, 52(1), 847-875.
- STOTT, P. A., STONE, D. A., & ALLEN, M. R. (2004). Human contribution to the European heatwave of 2003. *Nature*, 432(7017), 610-614.
- STOVALL, A. E., SHUGART, H., & YANG, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10(1), 1-6.
- SWINBANK, W. C. (1951). The measurement of vertical transfer of heat and water vapor by eddies in the lower atmosphere. *Journal of Atmospheric Sciences*, 8(3), 135-145.
- SWINBANK, W. C. (1963). Long-wave radiation from clear skies. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 89(381), 339-348.
- TARDIEU, F., & SIMONNEAU, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand : modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of experimental botany*, 419-432.
- TOON, O. B., MCKAY, C., ACKERMAN, T., & SANTHANAM, K. (1989). Rapid calculation of radiative heating rates and photodissociation rates in inhomogeneous multiple scattering atmospheres. *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, 94(D13), 16287-16301.
- TORRES-RUIZ, J. M., COCHARD, H., DELZON, S., BOIVIN, T., BURLETT, R., CAILLERET, M., CORSO, D., DELMAS, C. E., DE CACERES, M., DIAZ-ESPEJO, A., et al. (2024). Plant hydraulics at the heart of plant, crops and ecosystem functions in the face of climate change. *New Phytologist*, 241(3), 984-999.
- TRAMONTANA, G., MIGLIAVACCA, M., JUNG, M., REICHSTEIN, M., KEENAN, T. F., CAMPS-VALLS, G., OGEE, J., VERRELST, J., & PAPALE, D. (2020). Partitioning net carbon dioxide fluxes into photosynthesis and respiration using neural networks. *Global change biology*, 26(9), 5235-5253.
- TRENBERTH, K. E., FASULLO, J. T., & MACKARO, J. (2011). Atmospheric moisture transports from ocean to land and global energy flows in reanalyses. *Journal of climate*, 24(18), 4907-4924.
- TURNER, N. C. (1991). Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and forest Meteorology*, 54(2-4), 137-154.
- TUZET, A., PERRIER, A., & LEUNING, R. (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, 26(7), 1097-1116.
- TUZET, A., GRANIER, A., BETSCH, P., PEIFFER, M., & PERRIER, A. (2017). Modelling hydraulic functioning of an adult beech stand under non-limiting soil water and severe drought condition. *Ecological Modelling*, 348, 56-77.
- TYREE. (2003). Hydraulic limits on tree performance : transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees*, 17, 95-100.
- TYREE & SPERRY. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 40(1), 19-36.
- URLI, M., PORTÉ, A. J., COCHARD, H., GUENGANT, Y., BURLETT, R., & DELZON, S. (2013). Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree physiology*, 33(7), 672-683.
- van JAARSVELD, B., WANDERS, N., SUTANUDJAJA, E. H., HOCH, J., DROPPERS, B., JANZING, J., van BEEK, R. L., & BIERKENS, M. F. (2025). A first attempt to model global hydrology at hyper-resolution. *Earth System Dynamics*, 16(1), 29-54.
- van LIER, Q. d. J., van DAM, J. C., DURIGON, A., dos SANTOS, M. A., & METSELAAR, K. (2013). Modeling water potentials and flows in the soil-plant system comparing hydraulic resistances and transpiration reduction functions. *Vadose Zone Journal*, 12(3).
- VAN BODEGOM, P., DOUMA, J., WITTE, J., ORDOÑEZ, J., BARTHOLOMEUS, R., & AERTS, R. (2012). Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes : exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*, 21(6), 625-636.
- VAN GENUCHTEN, M. T. (1980). A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil science society of America journal*, 44(5), 892-898.
- VAN LIER, Q. d. J., METSELAAR, K., & VAN DAM, J. C. (2006). Root water extraction and limiting soil hydraulic conditions estimated by numerical simulation. *Vadose Zone Journal*, 5(4), 1264-1277.

- VANDERBORGHT, J., FETZER, T., MOSTHAF, K., SMITS, K. M., & HELMIG, R. (2017). Heat and water transport in soils and across the soil-atmosphere interface : 1. Theory and different model concepts. *Water Resources Research*, 53(2), 1057-1079.
- VENTURAS, M. D., SPERRY, J. S., & HACKE, U. G. (2017). Plant xylem hydraulics : what we understand, current research, and future challenges. *Journal of integrative plant biology*, 59(6), 356-389.
- VERMA, P., LOHEIDE II, S. P., EAMUS, D., & DALY, E. (2014). Root water compensation sustains transpiration rates in an Australian woodland. *Advances in water resources*, 74, 91-101.
- VINUKOLLU, R. K., MEYNADIER, R., SHEFFIELD, J., & WOOD, E. F. (2011). Multi-model, multi-sensor estimates of global evapotranspiration : Climatology, uncertainties and trends. *Hydrological Processes*, 25(26), 3993-4010.
- VIRTANEN, P., GOMMERS, R., OLIPHANT, T. E., HABERLAND, M., REDDY, T., COURNAPEAU, D., BUROVSKI, E., PETERSON, P., WECKESSER, W., BRIGHT, J., VAN DER WALT, S. J., BRETT, M., WILSON, J., MILLMAN, K. J., MAYOROV, N., NELSON, A. R. J., JONES, E., KERN, R., LARSON, E., ... SCIPY 1.0 CONTRIBUTORS. (2020). SciPy 1.0 : Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python. *Nature Methods*, 17, 261-272. <https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2>
- VOGEL, T., DOHNAL, M., DUSEK, J., VOTRUBOVA, J., & TESAR, M. (2013). Macroscopic modeling of plant water uptake in a forest stand involving root-mediated soil water redistribution. *Vadose Zone Journal*, 12(1), 1-12.
- VOGEL, T., VOTRUBOVA, J., DOHNAL, M., & DUSEK, J. (2017). A simple representation of plant water storage effects in coupled soil water flow and transpiration stream modeling. *Vadose Zone Journal*, 16(5), 1-10.
- VON CAEMMERER, S. (2000). *Biochemical models of leaf photosynthesis*. Csiro publishing.
- VON CAEMMERER, S. (2013). Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 36(9), 1617-1630.
- WAHREN, A., SCHWÄRZEL, K., & FEGER, K.-H. (2012). Potentials and limitations of natural flood retention by forested land in headwater catchments : evidence from experimental and model studies. *Journal of Flood Risk Management*, 5(4), 321-335.
- WALKER, B. J., STRAND, D. D., KRAMER, D. M., & COUSINS, A. B. (2014). The response of cyclic electron flow around photosystem I to changes in photorespiration and nitrate assimilation. *Plant Physiology*, 165(1), 453-462.
- WANG & JARVIS. (1990). Description and validation of an array model—MAESTRO. *Agricultural and forest meteorology*, 51(3-4), 257-280.
- WANG, KOWALCZYK, LEUNING, ABRAMOWITZ, G., RAUPACH, M. R., PAK, B., van GORSEL, E., & LUHAR, A. (2011). Diagnosing errors in a land surface model (CABLE) in the time and frequency domains. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 116(G1).
- WANG & LEUNING. (1998). A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I : : Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 91(1-2), 89-111.
- WANG, SPERRY, J. S., ANDEREGG, W. R., VENTURAS, M. D., & TRUGMAN, A. T. (2020). A theoretical and empirical assessment of stomatal optimization modeling. *New Phytologist*, 227(2), 311-325.
- WEILL, S., LESPARRE, N., JEANNOT, B., & DELAY, F. (2019). Variability of water transit time distributions at the Strengbach catchment (Vosges Mountains, France) inferred through integrated hydrological modeling and particle tracking algorithms. *Water*, 11(12), 2637.
- WHEELER, J. K., HUGGETT, B. A., TOFTE, A. N., ROCKWELL, F. E., & HOLBROOK, N. M. (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell & Environment*, 36(11), 1938-1949.
- WOLF, A., ANDEREGG, W. R., & PACALA, S. W. (2016). Optimal stomatal behavior with competition for water and risk of hydraulic impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(46), E7222-E7230.
- WOLF & PAUL-LIMOES. (2023). Drought and heat reduce forest carbon uptake. *nature communications*, 14(1), 6217.

- WULLSCHLEGER, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants—a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of experimental botany*, 44(5), 907-920.
- XU, MEDVIGY, POWERS, BECKNELL & GUAN. (2016). Diversity in plant hydraulic traits explains seasonal and inter-annual variations of vegetation dynamics in seasonally dry tropical forests. *New Phytologist*, 212(1), 80-95.
- XU & TRUGMAN. (2021). Trait-based modeling of terrestrial ecosystems : Advances and challenges under global change. *Curr. Climate Change Rep.*, 7 (1), 1–13. *Current Climate Change Reports*.
- YANG & TYREE. (1992). A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. *Plant, Cell & Environment*, 15(6), 633-643.
- YANG, ZHU, PENG, WANG & CHEN. (2015). From plant functional types to plant functional traits : A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Progress in Physical Geography*, 39(4), 514-535.
- YETBAREK, E., KUMAR, S., & OJHA, R. (2020). Effects of soil heterogeneity on subsurface water movement in agricultural fields : A numerical study. *Journal of Hydrology*, 590, 125420.
- ZELLWEGER, F., PIETER, D. F., LENOIR, J., VANGANSBEKE, P., VERHEYEN, K., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., BAETEN, L., HÉDL, R., BERKI, I., BRUNET, J., et al. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, 368(6492), 772-775.
- ZENG, Z., PIAO, S., LI, L. Z., WANG, T., CIAIS, P., LIAN, X., YANG, Y., MAO, J., SHI, X., & MYNENI, R. B. (2018). Impact of Earth greening on the terrestrial water cycle. *Journal of Climate*, 31(7), 2633-2650.
- ZHANG, ROCKWELL, GRAHAM, ALEXANDER & HOLBROOK, N. M. (2016). Reversible leaf xylem collapse : a potential “circuit breaker” against cavitation. *Plant Physiology*, 172(4), 2261-2274.
- ZHANG, Y., PEÑA-ARANCIBIA, J. L., MCVICAR, T. R., CHIEW, F. H., VAZE, J., LIU, C., LU, X., ZHENG, H., WANG, Y., LIU, Y. Y., et al. (2016). Multi-decadal trends in global terrestrial evapotranspiration and its components. *Scientific reports*, 6(1), 19124.
- ZWIENIECKI, M. A., HUTYRA, L., THOMPSON, M. V., & HOLBROOK, N. M. (2000). Dynamic changes in petiole specific conductivity in red maple (*Acer rubrum* L.), tulip tree (*Liriodendron tulipifera* L.) and northern fox grape (*Vitis labrusca* L.) *Plant, Cell & Environment*, 23(4), 407-414.

Annexes

A Variables d'entrée et de sortie de SoVegI

A.1 Variables d'entrée

TABLE A.1 – Données d'entrée de SoVegI

variable	description	unité	processus principal	optionnel
DOS	Day Of Simulation	jour (entier)	phénologie	non
I_{sw}^{\downarrow}	courtes longueur d'onde incidentes	W m^{-2}	transfert radiatif	non
I_{Lw}^{\downarrow}	grandes longueur d'onde incidentes	W m^{-2}	transfert radiatif	oui
T_a	température de l'air	$^{\circ}\text{C}$	bilan énergétique	non
C_a	concentration en CO_2 atmosphérique	$\text{ppmv} = \frac{\mu\text{mol}}{\text{m}^{-3} \text{s}^{-1}}$	assimilation photosynthèse	non
RH	humidité relative de l'air	%	assimilation photosynthèse	non
u	vitesse du vent	m s^{-1}	calcul des conductances	non
Z	angle du soleil par rapport au zénith	rad	transfert radiatif	non
P_a	pression atmosphérique	kPa	bilan énergétique	non
P	précipitation	mm / dt	infiltration dans le sol	non

Le tableau A.1 présente les variables d'entrée utilisées dans SoVegI. Par défaut, ces données sont au pas de temps semi-horaire (30 minutes). Cette fréquence peut être ajustée par l'utilisateur en changeant le paramètre f_{input} qui définit la fréquence des données d'entrée (voir la liste complète des paramètres du modèle donné en annexe **REF**). Le pas de temps des données d'entrée ne correspond pas au pas de temps de calcul interne de SoVegI qui adapte ce dernier en fonction de la convergence de l'algorithme de résolution du problème de transport hydraulique (voir 2.3.2).

Les grandes longueurs d'onde incidentes (I_{Lw}^{\downarrow}) sont une variable d'entrée optionnelle du modèle. Elles sont utilisées pour calculer l'énergie totale absorbée par la canopée ($R_{net,i}$). Si elles ne sont pas données en entrée, elles sont calculées en utilisant un modèle simple d'émission basé sur la température de l'air dans les hautes couches de l'atmosphère (voir). Le booléen *is_longwave* permet de déterminer si I_{Lw}^{\downarrow} est donnée en entrée ou pas.

L'angle entre le soleil et le zénith (Z) n'est pas une variable mesurée. Elle est calculée à partir d'un modèle géométrique **mettre ref à astropy (ne fonctionne pas pour le**

moment).

A.2 Variables de sortie

Les variables de sortie sont données par défaut au pas de temps 30 minutes, réglable par l'utilisateur. Elles sont regroupées dans un unique fichier au format netCDF. Certaines sont spatialisées, d'autres non.

TABLE A.2 – Données de sortie de SoVegI

Nom de la variable	Description	Unité	Type
Is _w	courtes radiations incidentes	W m ⁻²	scalaire
T _a	température de l'air	°C	scalaire
Ca	concentration en CO ₂ atmosphérique	scalaire	
RH	humidité relative	%	scalaire
u	vitesse du vent	m s ⁻¹	scalaire
SolAng	angle soleil-zénith	rad	scalaire
Pa	pression atmosphérique	Pa	scalaire
R _{ni_sun}	radiation isothermal absorbée par la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
R _{ni_sha}	radiation isothermal absorbée par la partie ombragée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
R _{ni}	radiation isothermal totale absorbée la canopée	W m ⁻²	scalaire
R _{n_sun}	radiation nette absorbée par la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
R _{n_sha}	radiation nette absorbée par la partie ombragée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
R _n	radiation nette par la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
Q _{par_sun}	radiation PAR absorbée par la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
Q _{par_sha}	radiation PAR absorbée par la partie ombragée de la canopée	W m ⁻²	scalaire

Nom de la variable	Description	Unité	Type
Qpar	radiation PAR absorbée par la canopée	W m ⁻²	scalaire
Qsw_sun	radiation courtes longueur d'onde absorbée par la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
Qsw_sha	radiation courtes longueur d'onde absorbée par la partie ombragée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
Qsw	radiation courtes longueur d'onde absorbée par la canopée	W m ⁻²	scalaire
fsun	fraction de canopée ensoleillée	-	scalaire
fshd	fraction de canopée ombragée	-	scalaire
LAI_sun	LAI de la canopée ensoleillée	m ² m ⁻²	scalaire
LAI_shd	LAI de la canopée ombragée	m ² m ⁻²	scalaire
LAI	LAI de la canopée	m ² m ⁻²	scalaire
W_can	volume de pluie interceptée par la canopée	mm	scalaire
P_eff	pluie effective au sol	mm	scalaire
LE_wet	évaporation de l'eau stockée sur la canopée	W m ⁻²	scalaire
q_top_trunk	flux d'eau en haut du tronc	kg m ⁻² s ⁻¹	scalaire
q_top_soil	flux d'eau en haut du sol	kg m ⁻² s ⁻¹	scalaire
LE_sun	flux de chaleur latente de la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
LE_shd	flux de chaleur latente de la partie ombragée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
LE_can	flux de chaleur latente de la canopée	W m ⁻²	scalaire
H_sun	flux de chaleur sensible de la partie ensoleillée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
H_shd	flux de chaleur sensible de la partie ombragée de la canopée	W m ⁻²	scalaire
H_can	flux de chaleur sensible de la canopée	W m ⁻²	scalaire
GPP_sun	GPP de la partie ensoleillée de la canopée	mol m ⁻² s ⁻¹	scalaire

Nom de la variable	Description	Unité	Type
GPP_shd	GPP de la partie ombragée de la canopée	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	scalaire
GPP_can	GPP de la canopée	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	scalaire
Dt_sun	différence de température entre la surface de la feuille et l'air pour la partie ensoleillée de la canopée	K	scalaire
Dt_shd	différence de température entre la surface de la feuille et l'air pour la partie ombragée de la canopée	K	scalaire
Ci_sun	concentration interne en CO_2 de la partie ensoleillée de la canopée	mol mol^{-1}	scalaire
Ci_shd	concentration interne en CO_2 de la partie ombragée de la canopée	mol mol^{-1}	scalaire
Cs_sun	concentration en CO_2 à la surface de la partie ensoleillée de la canopée	mol mol^{-1}	scalaire
Cs_shd	concentration en CO_2 à la surface de la partie ombragée de la canopée	mol mol^{-1}	scalaire
An_sun	assimilation en CO_2 de la partie ensoleillée de la canopée	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	scalaire
An_shd	assimilation en CO_2 de la partie ombragée de la canopée	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	scalaire
Gs_sun	conductance stomatique de la partie ensoleillée de la canopée	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	scalaire
Gs_shd	conductance stomatique de la partie ombragée de la canopée	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	scalaire
Gh_sun	conductance de la chaleur pour la partie ensoleillée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Gh_shd	conductance de la chaleur pour la partie ombragée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Gr_sun	conductance radiative de la partie ensoleillée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Gr_shd	conductance radiative de la partie ombragée de la canopée	m s^{-1}	scalaire

Nom de la variable	Description	Unité	Type
Gw_sun	conductance totale pour l'eau de la partie ensoleillée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Gw_shd	conductance totale pour l'eau de la partie ombragée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Gc_sun	conductance totale pour le CO_2 de la partie ensoleillée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Gc_shd	conductance totale pour le CO_2 de la partie ombragée de la canopée	m s^{-1}	scalaire
Ds_sun	déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la partie ensoleillée de la canopée	Pa	scalaire
Ds_shd	déficit de pression de vapeur saturante à la surface de la partie ombragée de la canopée	Pa	scalaire
s_index	remplissage de la réserve utile du sol	-	scalaire
fsoil_sun	limitation non stomatique par la teneur en eau du sol pour la partie ensoleillée de la canopée	-	scalaire
fsoil_shd	limitation non stomatique par la teneur en eau du sol pour la partie ombragée de la canopée	-	scalaire
fleaf_sun	limitation stomatique par le potentiel hydrique foliaire pour la partie ensoleillée de la canopée	-	scalaire
fleaf_shd	limitation stomatique par le potentiel hydrique foliaire pour la partie ombragée de la canopée	-	scalaire
fleafpre_sun	limitation stomatique par le potentiel hydrique foliaire à l'aube pour la partie ensoleillée de la canopée	-	scalaire
fleafpre_shd	limitation stomatique par le potentiel hydrique foliaire à l'aube pour la partie ombragée de la canopée	-	scalaire
fvpd_sun	limitation stomatique par le VPD pour la partie ensoleillée de la canopée	-	scalaire
fvpd_shd	limitation stomatique par le VPD pour la partie ombragée de la canopée	-	scalaire

Nom de la variable	Description	Unité	Type
psi_top	pression hydrique en haut du tronc	m	scalaire
psi_l_sun	potentiel hydrique foliaire pour la partie ensoleillée de la canopée	m	scalaire
psi_l_shd	potentiel hydrique foliaire pour la partie ombragée de la canopée	m	scalaire
psi	potentiel hydrique dans le continuum	m	vecteur
k	conductivité hydraulique dans le continuum	m s^{-1}	vecteur
theta	teneur en eau dans le continuum	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$	vecteur
rwu	prélèvement racinaire	m s^{-1}	vecteur
Q_gw	recharge de nappe	m s^{-1}	scalaire
Q_sap	flux de sève à 1m de hauteur	m s^{-1}	scalaire

TABLE B.1 – Intervalle des valeurs utilisés pour les paramètres hydrauliques de SoVegI lors du cas synthétique

paramètre	valeur de référence	limite inférieure	limite supérieure
G_0	0.01	0.005	0.02
$\psi_{s,50}$	-2.0	-4.0	-1.0
$s_{s,50}$	1.05	0.85	4.25
$\theta_{sat,x}$	0.45	0.15	0.90
$\psi_{x,50}$	-3.0	-5.0	-1.5
$s_{x,50}$	3.0	1.0	9.0
k_{leaf}	$7 \cdot 10^5$	10^5	10^6
$K_{sat,x}$	0.05	0.005	0.01

B Supplément au chapitre 4

C Supplément au chapitre 5

TABLE C.1 – Intervalles de distribution des paramètres utilisés pour la calibration

Paramètre	Unité	Limite inférieur	Limite supérieur
G_0	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0.0001	0.01
a	-	2.0	6.0
b_p	MPa	-4.0	-1.5
a_p	MPa^{-1}	1.0	4.0
$V_{\text{max},0}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	40.0	150.0

TABLE C.2 – Paramètres utilisés dans SoVegI pour l’application sur le site de Hesse

Parameter	Family	Importance	Direct availability	Source
θ_{sat}	site specific (soil layer)	Medium	Yes	-
θ_{res}	site specific (soil layer)	Low	Yes	-
α	site specific (soil layer)	Medium	Yes	-
η	site specific (soil layer)	High	Yes	-
K_{sat}	site specific (soil layer)	High	Yes	-
r_0	biome specific (root system)	Medium	Yes	(van LIER et al., 2013 ; VOGEL et al., 2017)
R_{ld0}	site specific (root system)	Medium	No	(VOGEL et al., 2013, 2017)
r_{root}	biome specific (root system)	Medium	No	(VOGEL et al., 2017)
ψ_d	specie specific (root system / stem xylem)	Medium	No	(CHUANG et al., 2006 ; SILVA et al., 2022)
p	specie specific (root system / stem xylem)	Low	No	(CHUANG et al., 2006 ; SILVA et al., 2022)
$\theta_{sat,root/xylem}$	specie specific (root system / stem xylem)	Low	No	(CHUANG et al., 2006 ; SILVA et al., 2022)
a_p	specie specific (root system / stem xylem)	Medium	No	(CHOAT et al., 2012 ; SILVA et al., 2022)
b_p	specie specific (root system / stem xylem)	Medium	No	(CHOAT et al., 2012 ; SILVA et al., 2022)
$k_{sat,root/xylem}$	specie specific (root system / stem xylem)	Medium-High	No	(SILVA et al., 2022)
ξ	specie specific (canopy)	Low	Yes	(GOUDRIAAN, 1986 ; WANG & LEUNING, 1998)
ω_{par}	biome specific (canopy)	Low	Yes	(BONAN, 2019)
ω_{nir}	biome specific (canopy)	Low	Yes	(BONAN, 2019)
ϵ_{leaf}	biome specific (canopy)	Low	Yes	(BONAN, 2019)
ϵ_{soil}	biome specific (canopy)	Low	Yes	(BONAN, 2019)
G_0	biome specific (canopy)	Medium	Yes	(DUURSMA et al., 2019)
LAI_{max}	biome-site specific (canopy)	Medium	Yes	-
C_{max}	site specific (canopy)	High	No	-

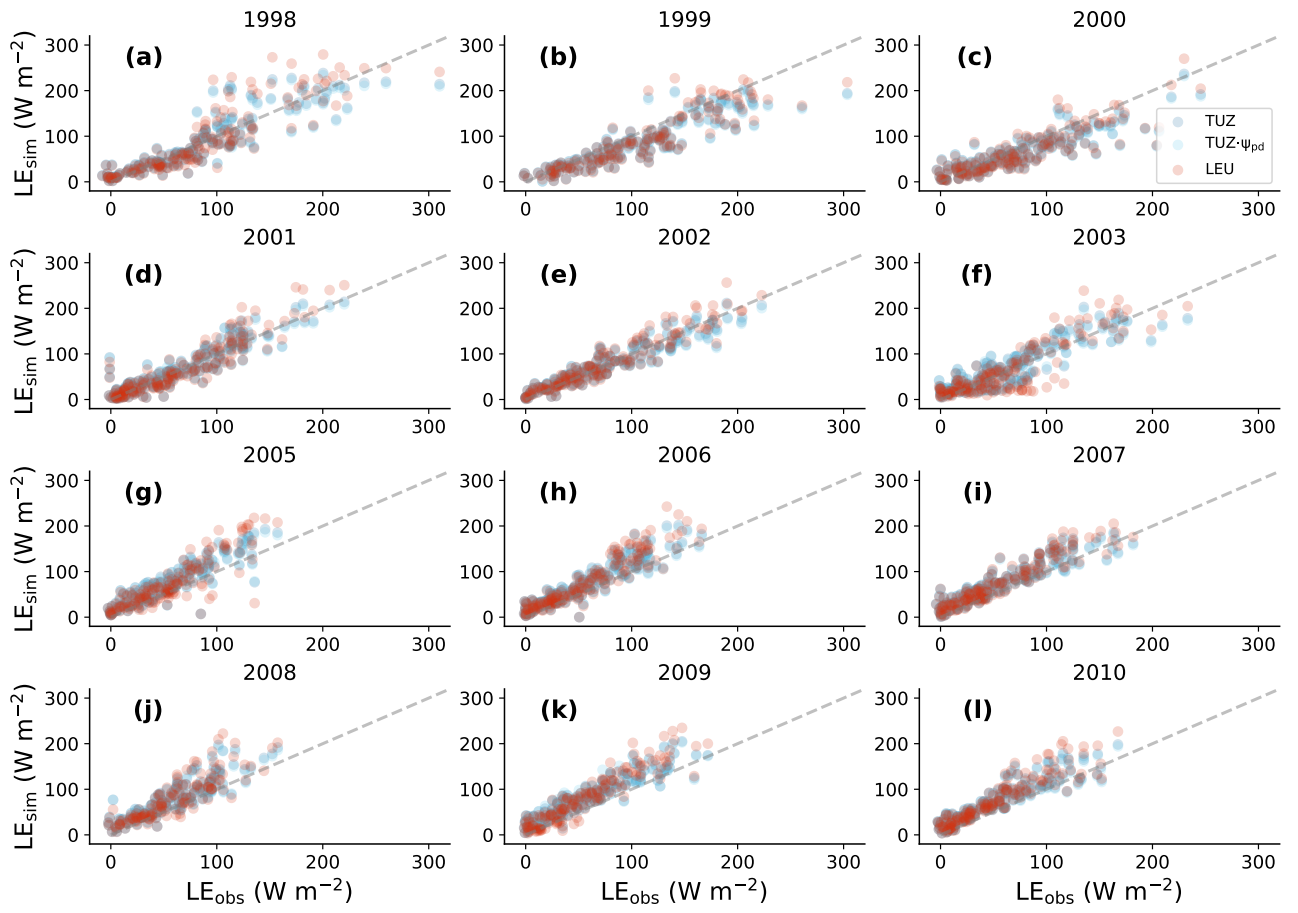


FIGURE C.1 – Comparaison du flux de chaleur latente (LE) journaliers simulés et observés sur la période végétative pour les années 1998 à 2010.

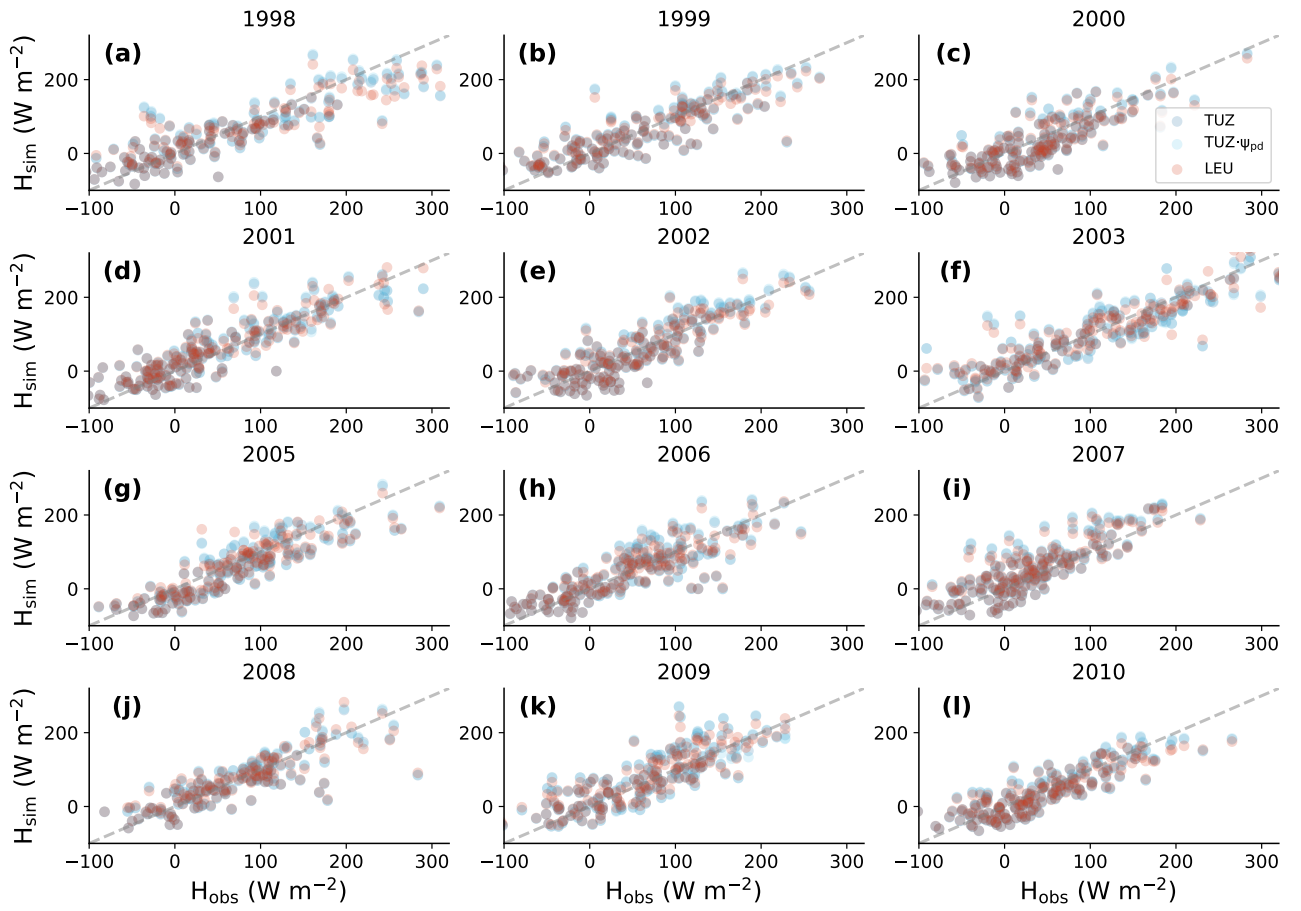


FIGURE C.2 – Comparaison des flux de chaleur sensibles (H) journaliers simulés et observés sur la période végétative pour les années 1998 à 2010.

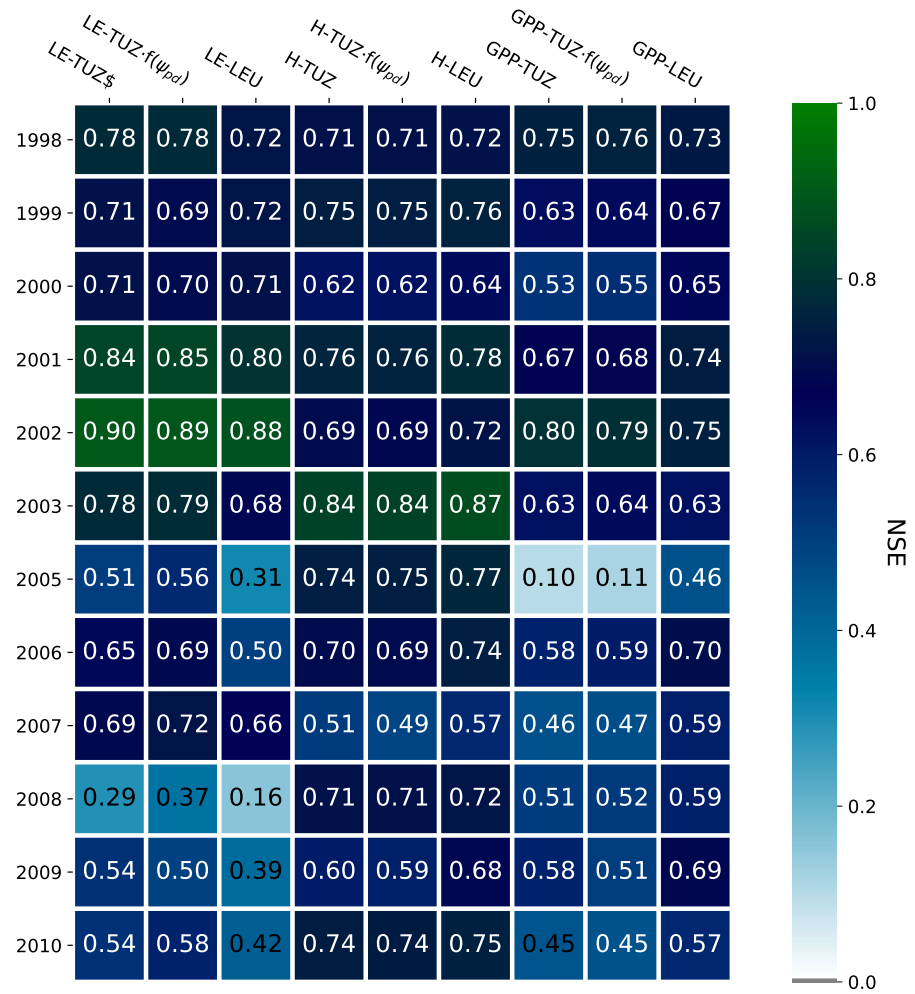


FIGURE C.3 – NSE pour la GPP, LE et H sur la période 1998-2010 pour les modèles TUZ, TUZ·f(ψ_{pd}) et LEU.

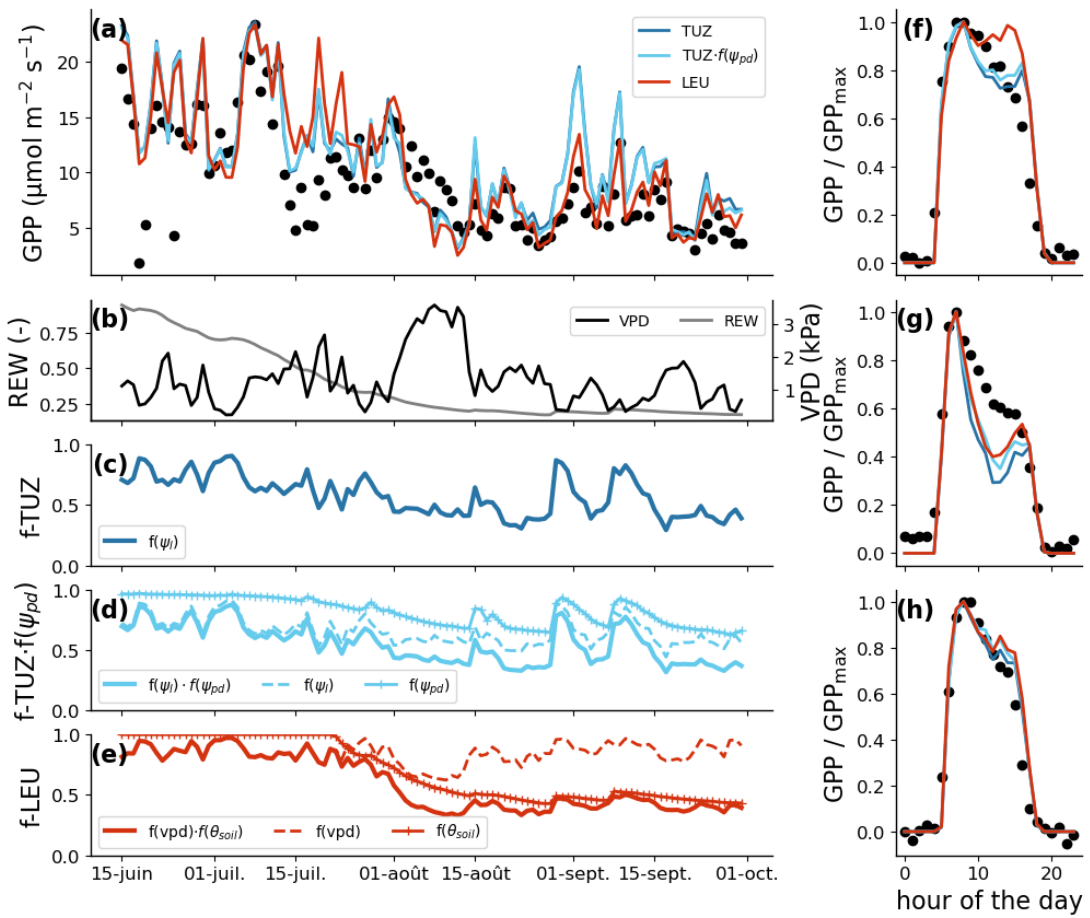


FIGURE C.4 – Figure 5.3 en augmentant la profondeur de sol à laquelle est sensible la fonction f dans le modèle de Leuning (équation 5.1) de telle sorte que θ_{soil} représente la teneur en eau moyenne sur toute la hauteur de la colonne de sol

D Liste des Figures

1	Cycle de l'eau	2
2	Étapes de développement d'un modèle.	5
1.1	Illustration des relations entre teneur en eau, saturation et potentiel hydrique pour différents types de sol	11
1.2	Illustration des parties hydrauliques de la plante	13
1.3	Exemple de courbe de vulnérabilité à la cavitation pour le chêne pédonculé (<i>Quercus robur</i>) et le chêne vert (<i>Quercus ilex</i>).	15
1.4	Variation de la conductance stomatique en réponse aux facteurs environnementaux.	17
1.5	Illustration des comportements isohydriques et anisohydriques de la conductance stomatique.	19
1.6	Schéma des différentes adaptations écophysiologiques de la végétation pendant un épisode de sécheresse.	21
1.7	Classification des modèles incluant une représentation de la végétation.	26
2.1	Description schématique des processus inclus dans SoVegI.	36
2.2	Schéma des différents rayonnements à l'échelle d'une tranche de canopée	42
2.3	Zoom sur les processus de la canopée.	50
2.4	Schéma de l'évolution annuelle du LAI dans SoVegI.	61
2.5	Schéma du modèle d'interception.	66
2.6	Discretisation numérique du continuum sol-plante-atmosphère.	71
2.7	Algorigramme de la résolution du transport hydraulique dans le modèle SoVegI.	78
2.8	Structure du modèle SoVegI.	79
3.1	Illustration du peuplement de la forêt de Hesse	84
3.2	Diagramme ombrothermique du site de Hesse	86
3.3	Diagramme ombrothermique du site de Hesse pour les années 1997 à 2011	87
3.4	Tour à flux et équipements de mesure	88
3.5	Flux de chaleur latente et GPP des années 2002 et 2003	89
3.6	Teneurs en eau dans le sol à différentes profondeurs pour les années 2002 et 2003	91
4.1	Comparaison des profils de pression FETCH et SOVEGI	97
4.2	Comparaison des prélèvements racinaires FETCH et SOVEGI	98
4.3	Radiations nettes pour les courtes longueur d'onde	101
4.4	Décomposition des radiations courte longueur d'onde	102
4.5	Radiations du modèle de canopée	105
4.6	Flux gazeux du modèle de canopée seul	106
4.7	Variables internes du modèle de canopée	107
4.8	forçage meteo pour le cas synthétique	110
4.9	Courbe d'assèchement, flux de chaleur latente et perte de conductivité hydraulique	113
4.10	Influence des différents paramètres hydrauliques sur la courbe d'assèchement	114
4.11	Influence de la discrétisation spatiale du sol et du tronc sur le potentiel hydrique au sommet du tronc et les temps de calcul de SoVegI	115
5.1	GPP journalier pour les années 1998-2010	125
5.2	Teneurs en eau dans le sol à différentes profondeurs sur la période 2002-2005	126
5.3	GPP et limitations de la conductance stomatique pour l'été 2003	128
5.4	critères de Nash-Sutcliffe pour GPP, LE et H sur la période 1998-2010	129
5.5	Flux de sève et potentiel hydrique foliaire pendant l'été 2003	130

5.6	PLC, ψ_{top} et transpiration pendant l'été 2003	131
5.7	groundwater recharge	132
C.1	LE journalier pour les années 1998-2010	170
C.2	H journalier pour les années 1998-2010	171
C.3	Critères de Nash pour les différents modèles, sur les différents variables	172
C.4	Figure 5.3 en augmentant la profondeur de sol à laquelle est sensible la fonction f dans le modèle de Leuning (équation 5.1) de telle sorte que θ_{soil} représente la teneur en eau moyenne sur toute la hauteur de la colonne de sol	173

E Liste des Tableaux

1.1	Exemples de propriétés de sols. D'après BEAR et CHENG (2010)	11
1.2	Synthèse des différents modèles existants.	32
2.1	Tableau des différents processus dans les différents compartiments du continuum sol-plante-atmosphère dans SoVegI.	37
2.2	Tableau des paramètres de la photosynthèse	59
3.1	LAI et phénologie mesurées sur le site FR-Hes	85
3.2	Paramètres des fonctions de Mualem et Van Genuchten utilisées pour le site FR-Hes.	86
4.1	Paramètres des modèles, intercomparaison FETCH / SoVegI	96
4.3	Paramètres optiques de la canopée	100
4.4	Paramètres du module de canopée sur le site de Hesse, année 2002	103
4.5	Paramètres hydrauliques du sol et de la plante du cas synthétique.	109
4.6	Synthèse des expériences sur cas synthétique.	111
5.1	Paramètres utilisés pour le cas de Hesse	123
A.1	Données d'entrée de SoVegI	161
A.2	Données de sortie de SoVegI	162
B.1	Intervalle des valeurs utilisés pour les paramètres hydrauliques de SoVegI lors du cas synthétique	167
C.1	Intervalle de distribution des paramètres utilisés dans l'exercice de calibration croisée	168
C.2	Paramètres utilisés dans SoVegI pour l'application sur le site de Hesse	169