



HAL
open science

Modélisation des effets de l’ozone atmosphérique sur le rendement d’une culture de blé

Lauriane Mousset

► **To cite this version:**

Lauriane Mousset. Modélisation des effets de l’ozone atmosphérique sur le rendement d’une culture de blé. Sciences de l’environnement. 2021. hal-04255062

HAL Id: hal-04255062

<https://hal.inrae.fr/hal-04255062>

Submitted on 23 Oct 2023

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

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



**Rapport de stage : Modélisation des effets de l'ozone
atmosphérique sur le rendement d'une culture de blé**

Stage effectué du 17/05/2021 au 17/08/2021

par Lauriane MOUSSET

Maîtres de stage :

Raia-Silvia MASSAD et Jean-François CASTELL

Enseignante référente :

Marie-Odile BANCAL

Remerciements

Je remercie chaleureusement mes maîtres de stage, Raia et Jean-François, pour leurs conseils et l'aide apportée pour mieux comprendre et appréhender le sujet. Un grand merci pour vos relectures, votre aide pour comprendre des portions de code ou bien des équations. J'ai beaucoup apprécié le fait de travailler à vos côtés.

Je remercie également Marie-Odile pour ses précieux conseils et sa participation à nos réunions d'avancée du stage. Merci d'avoir accepté de superviser ce stage pour AgroParisTech.

Je remercie enfin toute l'équipe Eco&Phy de l'unité EcoSys dans laquelle j'ai effectué mon stage pour leur accueil. Merci pour vos réponses à mes questions et la convivialité de nos repas tout au long de mon stage!

Résumé

Résumé

L'objet de ce stage était d'améliorer la prise en compte des effets de l'ozone sur le rendement du blé dans le modèle CERES en se basant sur les travaux de LEBARD, 2005. Ce travail a pris tout d'abord la forme d'une revue bibliographique des différents modèles et articles traitant du sujet de l'impact de l'ozone sur les cultures. L'ozone affecte les plantes par trois grands mécanismes : la photosynthèse, la conductance stomatique et la sénescence foliaire. L'ozone a également un effet sur l'allocation du carbone dans la plante mais celui-ci est moins connu. Après avoir mis à jour les équations du modèle CERES-O3, le travail a consisté dans un second temps à développer un modèle d'impact de l'ozone sur le rendement du blé au moyen du langage de programmation R.

Mots clés : ozone - blé - rendement - modèle de Farquhar - modélisation - CERES

Abstract

The goal of this internship was to improve how the effects of ozone on wheat yields are taken into account in the CERES model based on the work of LEBARD, 2005. This work first took the form of a literature review of the various models and articles dealing with the subject of the impact of ozone on crops. Ozone affects plants through three main mechanisms : photosynthesis, stomatal conductance and leaf senescence. Ozone also affects carbon allocation in plants, but this phenomenon is less known. After updating the equations of the CERES-O3 model, the work then consisted in developing a model of this impact on wheat yield using the programming language R.

Keywords : ozone - wheat - yield - Farquhar's model - modelisation - CERES

Table des matières

Introduction	5
1 Impact de l’ozone sur les cultures	7
Impact de l’ozone sur les cultures	7
1.1 Impact de l’ozone sur la photosynthèse	7
1.1.1 Observations dans la littérature	7
1.1.2 Prise en compte dans le modèle CERES-O3	10
1.1.3 Modélisation au moyen d’autres modèles et comparaison	15
1.2 Impact de l’ozone sur la conductance stomatique	18
1.2.1 Observations dans la littérature	18
1.2.2 Prise en compte dans le modèle CERES-O3	19
1.2.3 Une modélisation basée sur le modèle de Jarvis : un modèle proposé par L. Emberson et modèle DO_3SE	20
1.2.4 Modélisation au moyen du modèle ORCHIDEE	22
1.3 Impact de l’ozone sur la sénescence foliaire	24
1.3.1 Observations dans la littérature	24
1.3.2 Modélisation dans le modèle CERES-O3	25
1.3.3 Modélisation au moyen d’autres modèles	26
2 Mise en place d’un modèle avec R	28
2.1 Structure du modèle d’impact de l’ozone sur le rendement du blé	28
2.2 Résultats de simulation	28
3 Conclusion	30
Bibliographie	33
4 Annexes	34
4.1 Liste des abréviations et variables	34
4.2 Liste des figures	35
4.3 Liste des équations	36
4.4 Code R	38

Introduction

La concentration en ozone (O_3) dans l'air augmente depuis le début du XIXe siècle à cause des activités industrielles humaines. En effet, l'ozone est un polluant secondaire qui est produit à partir de précurseurs gazeux (oxydes d'azote (NO_x), composés organiques volatils (COV)) qui sont principalement issus des activités industrielles. Ces précurseurs vont entraîner la réaction au sein des basses couches de l'atmosphère (troposphère) entre une molécule de dioxygène (O_2) et un atome d'oxygène (O). La réaction de dissociation des NO_x est rendue possible par le rayonnement solaire : la pollution en ozone augmente donc lorsque le rayonnement augmente.

L'ozone est produit au niveau troposphérique : il est donc facilement déplacé par les vents. Les zones périurbaines ou rurales sont donc souvent exposées à de fortes concentrations d'ozone atmosphériques, notamment lors des épisodes de canicule. Dans cette situation, la concentration en ozone reste élevée durant plusieurs jours. L'exposition à l'ozone peut donc prendre différentes formes : une exposition systématique durant plusieurs jours ou bien des pics d'exposition à l'ozone. Les pics correspondent à des expositions à des concentrations supérieures à $120g/m^3$, souvent brèves (entre huit heures et quelques jours), tandis qu'une exposition systématique peut-être de l'ordre d'une concentration de $30g/m^3$ par exemple. Puisqu'il s'agit d'une molécule très oxydante, elle est rapidement réduite au sein de l'atmosphère.

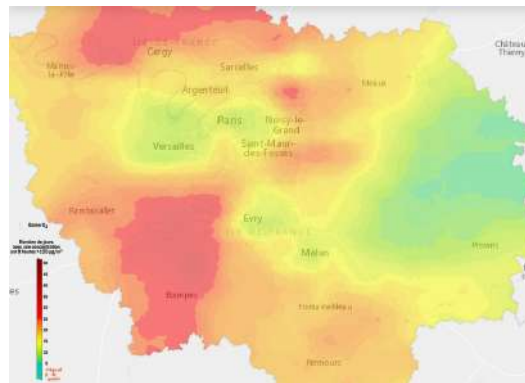


Fig. 1 – Exposition de l'île de France à l'ozone en 2019 (AIRPARIF, 2021)

Ce polluant atmosphérique possède des propriétés très oxydantes, ce qui entraîne des risques pour la santé humaine ou bien pour les cultures. Airparif, un organisme mesurant la pollution en Île de France mesure la pollution à l'ozone comme une exposition à des concentrations d'ozone supérieures à $120g/m^3$ (soit $60ppb$) pendant plus de huit heures. Sur la figure figure 1 on peut voir la pollution à l'ozone en Île de France en 2019. Dans le rapport de l'INERIS de 2005, on estime à 40 000 le nombre de décès évitables liés à la pollution atmosphérique. Selon ce même rapport, l'ozone représente environ 1% de ces décès.

L'ozone possède un caractère phytotoxique très élevé, ce qui conduit à des dégâts très importants sur la végétation. Il inhibe la photosynthèse, affecte la conductance stomatique et entraîne une accélération de la sénescence. On observe notamment des nécroses sur les cultures, mais ces

dégâts sont également visibles en zone forestière (L. EMBERSON, 2020 ; Lisa D. EMBERSON et al., 2018 ; FISCUS, BOOKER et BURKEY, 2005 ; HAVÉ, 2013 ; LEBARD, 2005 ; VERBEKE, 2015 ; DUMONT et al., 2013) Ces processus adviennent par la formation de dérivés réactifs de l'oxygène (ROS) qui vont oxyder les plantes. A concentration élevée, cela provoque des dégâts foliaires. L'impact de l'exposition des plantes à l'ozone advient donc à plusieurs échelles : de la cellule via les ROS, de l'organe, de la plante ainsi que de la communauté et de l'écosystème.(SAXENA et al., 2018). Cela mène entre autres à une diminution importante du rendement des grandes cultures : environ 15% pour le blé (CASTELL, 2016 ; LEBARD, 2005).

Il est donc intéressant d'étudier ce phénomène afin de mieux le comprendre et ainsi de pouvoir mieux le modéliser et prévoir les impacts de l'ozone sur les cultures. Le projet RECAPS (Interactions et REtroactions entre changements Climatiques et pollutions de l'Air : impact des Pratiques agricoles visant à augmenter le stockage du carbone du Sol à l'échelle de la France) est coordonné par Raia Silvia-Massad et Pauline Buysse. Il cherche à étudier l'impact de la pollution atmosphérique, et plus particulièrement de la pollution en ozone sur les cultures, leur bilan carbone ainsi que leurs capacités à stocker du carbone dans le sol. Le service écosystémique de stockage du carbone rendu par les sols agricoles est difficile à mesurer et à valoriser.(WALTER et al., 2015) Ainsi, l'impact économique de la pollution en ozone passe majoritairement par son impact sur la production de biomasse et donc le rendement.(CASTELL, 2016) Puisqu'il n'y a pas de valorisation monétaire du stockage du carbone dans le sol, l'impact économique concernant le stockage du carbone n'est pas encore connu.

Cette modélisation peut être faite à différentes échelles spatiales (parcelle, département, région, globale. . .). Suivant ce choix, les modèles utilisés seront légèrement différents dans leur traitement des impacts de l'ozone. Un modèle global privilégie le fait de minimiser les paramètres, ce qui le rend moins précis. Un modèle à l'échelle de la parcelle aura une approche plus précise. On utilise en économie des fonctions d'impact afin de modéliser et de prévoir les variations de rendement dues à l'ozone par exemple. Selon la précision souhaitée, le modèle utilisé peut être utilisé à une échelle différente.

L'échelle temporelle utilisée est l'échelle journalière. En effet, les processus biologiques et chimiques ont lieu sur des temps très courts. Les pics de pollution d'ozone ont lieu sur des temps relativement courts : l'utilisation du pas de temps horaire permet donc de modéliser l'impact de l'ozone avec une précision importante. Le principal processus affecté par l'ozone est la photosynthèse et celle-ci varie au cours de la journée du fait par exemple de la variation du rayonnement, de la température, de la disponibilité en nutriments azotés et du stress hydrique.(SUPER, VILÀ-GUERAU DE ARELLANO et KROL, 2015)

Nous pouvons donc nous demander : quel est l'impact de l'ozone sur les cultures, leur rendement, le stockage du carbone dans le sol et comment peut-on le modéliser ? Nous verrons dans un premier temps une revue bibliographique sur les effets de l'ozone sur les cultures puis nous présenterons le modèle proposé.

1 Impact de l'ozone sur les cultures

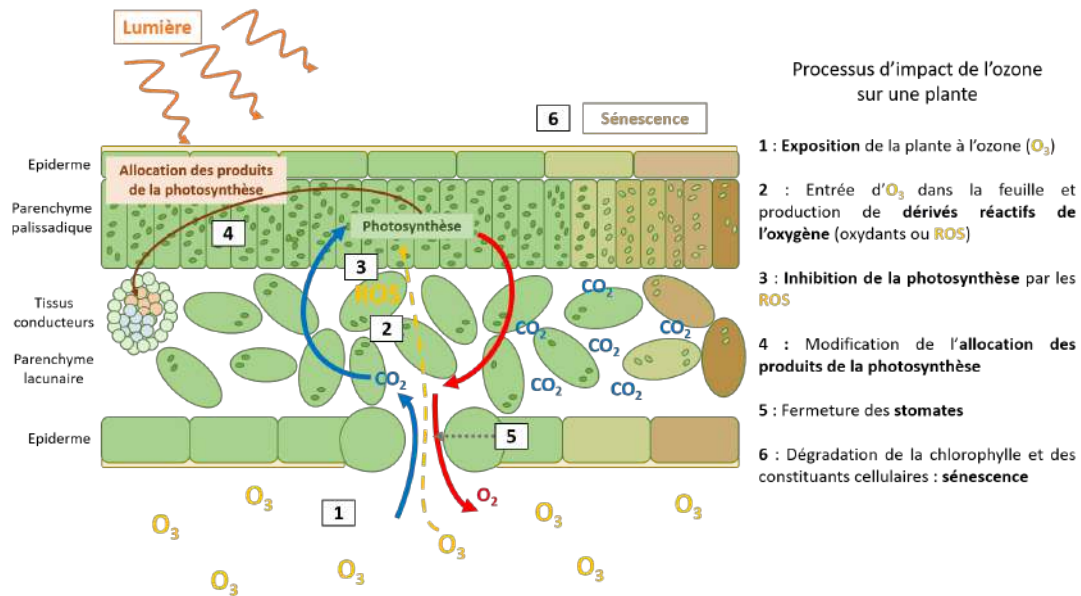


Fig. 2 – Processus d'altération des plantes par l'ozone

L'ozone affecte les plantes à différents niveaux. Il a un potentiel électrochimique de +2,075 eV : il s'agit d'un oxydant très fort. Il altère le fonctionnement des cellules comme on peut le voir sur la figure 2. L'entrée d'ozone dans les feuilles entraîne la production d'espèces réactives de l'oxygène (ROS). Ces ROS vont être en partie détoxifiées grâce aux antioxydants présents dans la feuille (ascorbate, peroxydases ...) (DUMONT, 2013). Les ROS vont altérer les cellules du mésophylle et donc être à l'origine de l'inhibition de la photosynthèse. Cela entraîne ensuite une allocation différente des produits de la photosynthèse au sein de la plante. (LEBARD, 2005 ; VERBEKE, 2015) Elles vont également affecter les cellules stomatiques et ainsi entraîner une diminution de la conductance stomatique. Enfin, les ROS vont également entraîner une accélération de la sénescence foliaire sur les plantes.

Nous verrons successivement l'impact de l'ozone sur la photosynthèse, la conductance stomatique et la sénescence et la manière dont cela est modélisé dans le modèle CERES-O3 ainsi que dans les autres modèles.

1.1 Impact de l'ozone sur la photosynthèse

1.1.1 Observations dans la littérature

La photosynthèse est le processus biochimique par lequel les plantes produisent du glucose grâce à l'énergie lumineuse. La réaction a lieu entre le CO_2 atmosphérique qui est réduit et l'eau qui est oxydée. L'enzyme qui permet cette réaction est la ribulose-1,5-diphosphate carboxylase/oxygénase ou RubisCO. La photosynthèse a lieu à l'intérieur des cellules chlorophylliennes de la feuille. Le CO_2 atmosphérique, réactif nécessaire à la photosynthèse, entre

dans la feuille au travers des stomates. On appelle le degré d'ouverture de ceux-ci la conductance : elle joue le rôle de régulateur des échanges gazeux.

Afin de modéliser l'assimilation du carbone on utilise le modèle de Farquhar. Ce modèle repose sur trois hypothèses (FARQUHAR, S. von CAEMMERER et BERRY, 1980 ; Susanne von CAEMMERER, 2000).

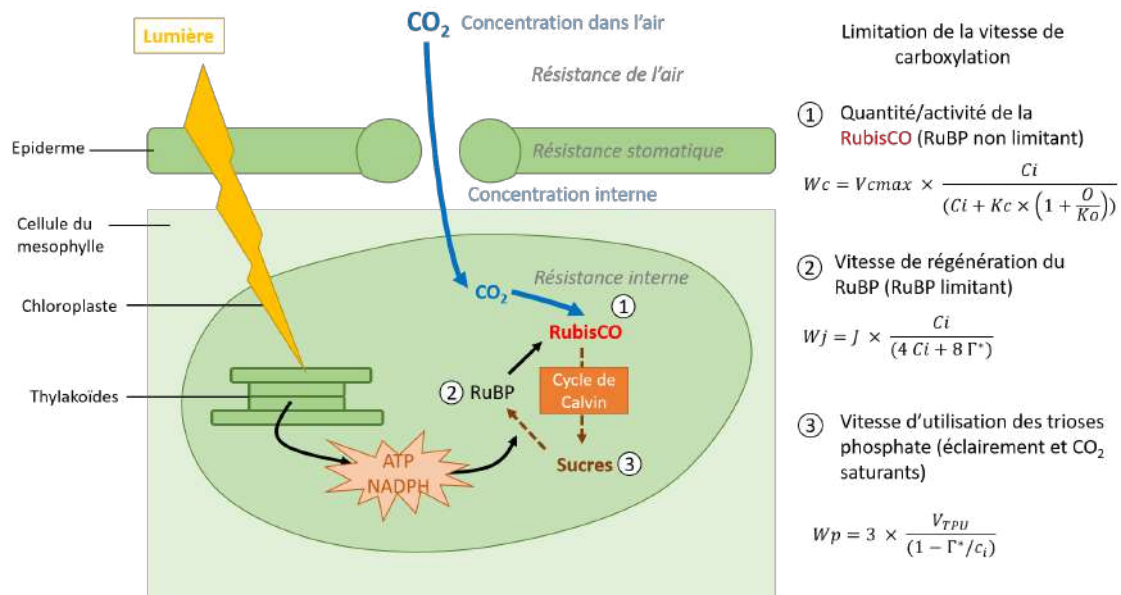


Fig. 3 – Limitation de la vitesse de carboxylation dans le modèle de Farquhar, schéma d'après S. Lebard (LEBARD, 2005)

Mesure de la photosynthèse par l'assimilation nette de CO₂ par la feuille

$$A_n = V_c \times \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - R_d \quad (1)$$

avec A_n l'assimilation nette de CO₂, V_c la vitesse de carboxylation, C_i la concentration interne en CO₂ dans la feuille et R_d la respiration mitochondriale. Γ^* est la concentration de CO₂ limite pour laquelle il y a une compensation exacte du CO₂ relâché par la photorespiration par les processus de carboxylation et d'oxygénation. (VERBEKE, 2015)

Trois facteurs peuvent limiter la vitesse de carboxylation

On voit sur la figure 3 que la vitesse de carboxylation peut être limitée par la quantité ou l'activité de la protéine RubisCO, par la vitesse de régénération du ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) ou bien la vitesse d'utilisation des trioses phosphate (TPU) .

L'assimilation est déterminée par le minimum des vitesses de carboxylation

$$A_n = \min\{W_c; W_j; W_p\} \times \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - Rd \quad (2)$$

Les modèles se fondent donc sur un calcul de la vitesse maximale de carboxylation en distinguant les situations où le RuBP est limitant ou ne l'est pas afin de connaître le facteur limitant dans la vitesse maximale de carboxylation. Dès lors, on peut estimer l'assimilation horaire de CO_2 par la plante avec l'équation 2.

On cherche donc à comprendre et quantifier l'impact de l'ozone sur les différents paramètres pouvant limiter la photosynthèse.

L'ozone affecte la photosynthèse de différentes manières. Tout d'abord, l'exposition à l'ozone affecte la quantité de RubisCO ainsi que son activité spécifique (FISCUS, BOOKER et BURKEY, 2005 ; LEBARD, 2005). On observe que dans les feuilles de plants de blé exposés à l'ozone, la quantité de RubisCO diminue ainsi que son activité. Il semblerait que la qualité de la RubisCO ne soit pas altérée de manière significative par l'ozone (LEBARD, 2005 ; OJANPERA, PATSIKKA et YLARANTA, 1998 ; OIJEN et al., 2004). L'ozone entraîne donc une diminution de l'activité de cette protéine, ce qui mène à une diminution de la photosynthèse et de la quantité de carbone assimilée par les cultures.

D'autre part, la vitesse de transport des électrons est également affectée par l'ozone, ce qui a un impact direct sur le rendement photosynthétique maximum des photosystèmes II (PSII). Cette diminution de la vitesse de transport des électrons est mesurée à l'aide du rapport F_v/F_m . Il s'agit du rapport entre la fluorescence variable (différence entre l'état de fluorescence maximale et l'état initial) et la fluorescence maximale. Il permet d'estimer l'efficacité des photosystèmes II qui se trouvent dans les chloroplastes des cellules végétales. (BOURRIÉ, 2007). Les PSII absorbent les photons au niveau de l'antenne collectrice constituée de pigments photosynthétiques jusqu'au centre réactionnel. A partir de là, le centre réactionnel formé d'un dimère de chlorophylle A s'oxyde. L'électron libéré est ensuite transporté par une chaîne d'accepteurs d'électrons. Ainsi le rapport F_v/F_m traduit l'efficacité de la conversion photochimique, et donc une diminution de ce rapport montre une diminution de la vitesse de transport des électrons.

On n'observe pas dans la littérature un impact de l'ozone sur la vitesse de régénération des trioses phosphate. L'impact de l'ozone sur la photosynthèse a donc principalement lieu sur deux aspects : la vitesse de carboxylation de la RubisCO, qui est liée à la quantité de RubisCO présente dans les cellules ainsi qu'à son activité, et la vitesse de transport des électrons. Ces deux aspects font partie de ceux qui sont pris en compte dans le modèle de photosynthèse de Farquhar présenté ci-dessus (FARQUHAR, S. von CAEMMERER et BERRY, 1980 ; Susanne von CAEMMERER, 2000). Puisque les principaux paramètres sur lesquels l'ozone a un impact sont

pris en compte dans ce modèle, c'est ce modèle qui est utilisé pour simuler l'effet de l'ozone sur la photosynthèse.

Afin de quantifier l'impact de l'ozone sur la photosynthèse, il est nécessaire de le mesurer ainsi que l'exposition des plantes à ce polluant secondaire. Pour modéliser au mieux l'effet de l'ozone sur un couvert végétal, on utilise un modèle de flux. Pour cela, on distingue l'ozone extérieur dont la concentration est connue de l'ozone entrant dans la feuille par le biais des stomates. Nous verrons dans la section suivante l'impact de l'ozone sur l'ouverture stomatique. On distingue donc deux indicateurs. L'AOT40 (Accumulated ozone exposure over a threshold of 40ppb) est un indicateur basé sur les concentrations en polluants. Le PODy (Phytotoxic Ozone dose above a constant threshold flux of Y nmol/m²) est un indicateur basé par le flux de polluant absorbé par les plantes et la capacité de celle-ci à détoxifier ce flux entrant. (ANAV et al., 2016 ; GRÜNHAGE et al., 2012)

Ces indicateurs sont calculés de la manière suivante :

$$AOT40 = \sum_{i=1}^n ([O_3]_i - 40) \text{ lorsque } [O_3]_i > 40 \text{ ppb et } Rg > 50 W.m^{-2} \quad (3)$$

$$PODy = \sum_{i=1}^n ((F_{O_3})_i - y) \text{ quand } F_{O_3} > y \quad (4)$$

On choisit généralement un flux seuil de détoxification y entre 0 et 10 nmol.m⁻².s⁻¹ (GRÜNHAGE et al., 2012). Le PODy ou bien tout autre indicateur basé sur les flux réels d'ozone sont généralement préférés à l'AOT40 car ils permettent d'avoir une mesure biologique plus pertinente de l'ozone dommageable au sein de la plante. (OSBORNE et al., 2019) Cela permet également de modéliser des motifs d'exposition à l'ozone différents (pics, concentration de fond).

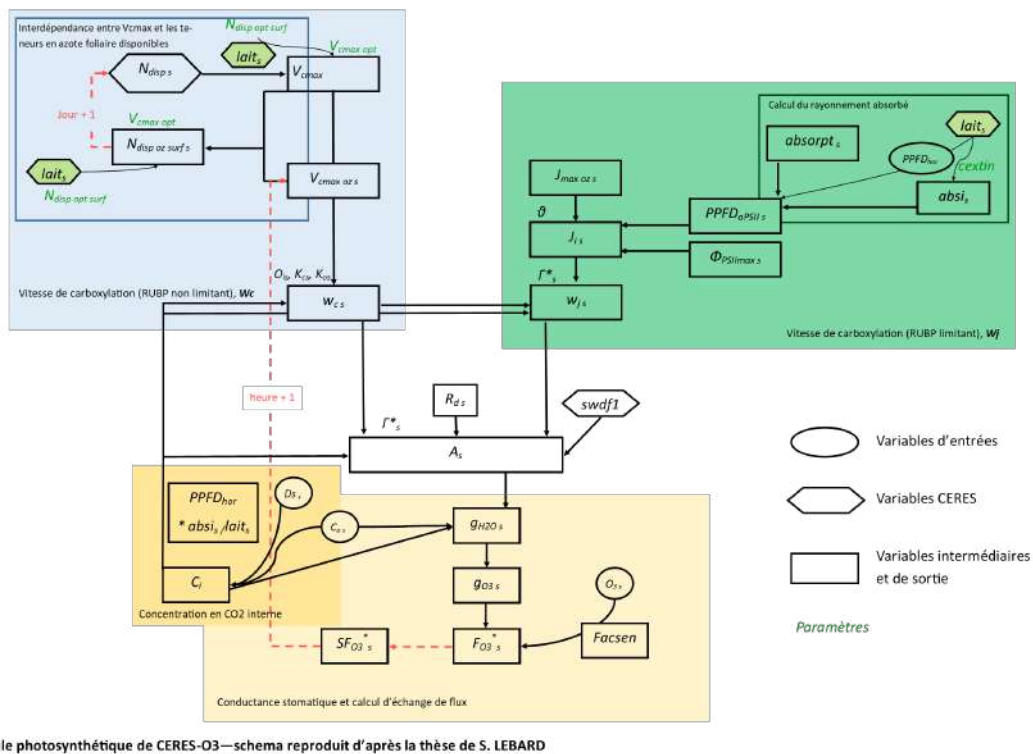
Ces indicateurs sont généralement utilisés dans le cas de modèles fonctionnant à plus large échelle afin de de modéliser l'impact de l'ozone.

1.1.2 Prise en compte dans le modèle CERES-O3

Le modèle CERES (Crop-Environment REsources Synthesis) est un modèle de culture développé par des écophysiologistes et des pédologues afin de modéliser la croissance d'une culture. Il se situe entre un modèle à l'échelle de la parcelle et un modèle à l'échelle régionale. Il a particulièrement été développé au sein de l'unité de recherche Environnement et Grandes Cultures, à l'INRA de Grignon, ce qui a permis l'établissement de module pour des nouvelles cultures (maïs, tournesol, trèfle ...). (MASSAD et GABRIELLE, 2012)

A ce modèle a été ajouté un module afin de prendre en compte et de modéliser l'effet de l'ozone sur le rendement du blé. Ces travaux ont été menés dans le cadre de la thèse de S. Lebard, encadrée par J-F. Castell et R. Roche (LEBARD, 2005). Le modèle de photosynthèse utilisé dans CERES-O3 est celui de Farquhar. Il fonctionne au pas de temps horaire, ce qui permet une précision importante. On distingue la situation où le RuBP est limitant de celle où il ne l'est pas. L'ozone influe sur ces paramètres. La Figure 2 présente les modèles utilisés. Ce modèle s'inspire en partie du modèle proposé par Ewert et Porter en 2000. (EWERT et PORTER, 2000)

Sur la figure 4 on voit comment sont organisés les différents modules de CERES-O3 les uns par rapport aux autres.



Module photosynthétique de CERES-O3—schema reproduit d'après la thèse de S. LEBARD

Fig. 4 – Modélisation de l'impact de l'ozone dans le modèle CERES d'après S. LEBARD (LEBARD, 2005)

Vitesse maximale de carboxylation lorsque le RuBP est limitant W_j

$$W_{j_s} = \frac{J_{i_s} \times C_{i_s}}{4 \times C_{i_s} + 8 \times \Gamma_{s^*}} \quad (5)$$

Avec J_{i_s} la vitesse de transport des électrons dans la couche s ($\mu\text{mol}/\text{m}^2$ feuille/s), C_{i_s} la concentration en CO_2 à l'intérieur de la feuille (μmol de CO_2 /mol) et Γ_{s^*} le point de compensation pour le CO_2 en l'absence de respiration mitochondriale (en μmol de CO_2 /mol). L'impact de l'ozone dans la modélisation de la vitesse de carboxylation maximale est donc pris

en compte au travers de la diminution de la vitesse de transport des électrons Ji_s .

La vitesse de transport des électrons est modélisée de manière empirique par l'équation suivante :

$$\theta \times Ji^2 - Ji \times (I_2 + Jmax) + I_2 \times Jmax = 0 \quad (6)$$

On a θ un facteur de courbure empirique sans dimension, I_2 le rayonnement utile absorbé par les PSII (en $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ de feuille/s), $Jmax$ la vitesse maximale de transport des électrons (en $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ feuille/s) et J la vitesse de transport des électrons (en $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ feuille/s).

En résolvant cette équation on obtient donc l'équation suivante pour la vitesse de transport des électrons J :

$$Ji = \frac{I_2 + Jmax - \sqrt{(I_2 + Jmax)^2 - 4 \times \theta \times I_2 \times Jmax}}{2 \times \theta} \quad (7)$$

Les courbes obtenues par Farquhar sur la figure 5 montrant la vitesse de transport des électrons en fonction du rayonnement utile absorbé semblent bien avoir un profil parabolique. Dans CERES-O3 on utilise les variables $\Phi_{PSII_{max_s}}$ le rendement photosynthétique maximal du photosystème II pour la strate s sans dimension et $PPFD_{aPSII_s}$ le rayonnement utile à la photosynthèse absorbé par les photosystèmes II dans les feuilles de la strate s (en $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ de feuille/s) afin de calculer I_2 .

On obtient donc l'équation suivante qui permet ensuite de calculer la vitesse maximale de carboxylation dans le cas où le RuBP est limitant :

$$Ji_s = \frac{\Phi_{PSII_{max_s}} \times PPFD_{aPSII_s} + Jmax_{oz_s}}{2 \times \theta} - \frac{\sqrt{(\Phi_{PSII_{max_s}} \times PPFD_{aPSII_s} + Jmax_{oz_s})^2 - 4 \times \theta \times \Phi_{PSII_{max_s}} \times PPFD_{aPSII_s} \times Jmax_{oz_s}}}{2 \times \theta} \quad (8)$$

Vitesse maximale de carboxylation lorsque le RuBP n'est pas limitant W_c

Dans cette situation ce sont l'activité ainsi que la quantité de le RubisCO qui sont limitantes. En effet, cette protéine catalyse la fixation du carbone (activité carboxylase) mais également une activité catalyse d'une réaction d'oxygénation (oxygénase).

La vitesse maximale de carboxylation dépend donc de la concentration en substrats de la protéine dans la feuille (O_2 et CO_2) ainsi que de l'activité de la protéine vis-à-vis de ces substrats. Pour cela, on utilise les constantes cinétiques de Michaëlis respectivement pour le CO_2 (Kc_s) et pour l' O_2 (Ko_s) (en $\mu\text{mol}/\text{mol}$).

Cela nous permet d'obtenir la relation suivante :

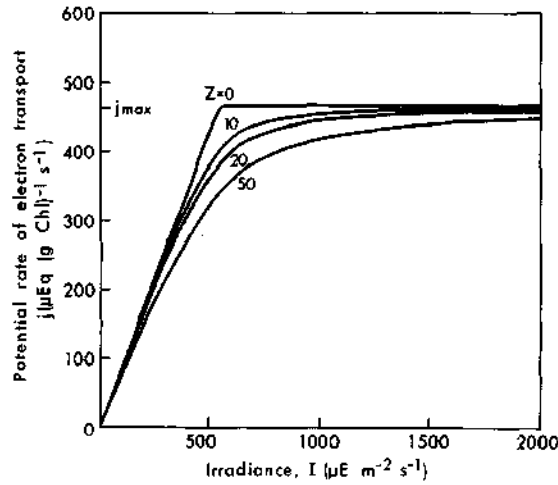


Fig. 11. Potential electron transport rate, j , versus irradiance, as calculated from Eq. (A2) in Appendix 1, after converting from an area basis $J(\mu\text{Eq m}^{-2} \text{s}^{-1})$ to a chlorophyll basis, j , by dividing by the superficial chlorophyll content, $\rho (=0.45 \text{ g Chl m}^{-2})$. The maximum potential rate, j_{max} , depends on temperature which is 25 C here; it is reached less abruptly as the parameter Z increases

Fig. 5 – Vitesse de transport des électrons en fonction du rayonnement utile absorbé par les photosystèmes II (FARQUHAR, S. von CAEMMERER et BERRY, 1980)

$$W_{C_s} = \frac{V_{cmax_{oz_s}} \times C_{i_s}}{C_{i_s} + K_{C_s} \times \left(1 + \frac{O_{i_s}}{K_{O_s}}\right)} \quad (9)$$

avec $V_{cmax_{oz_s}}$ la vitesse maximale de carboxylation dans la strate s ($\mu\text{mol/m}^2$ feuille/s) et O_{i_s} la concentration en O_2 dans la plante (en $\mu\text{mol/mol}$).

L'impact de l'ozone est donc cette fois-ci pris en compte majoritairement par son impact sur la valeur de $V_{cmax_{oz_s}}$. Il est cependant difficile d'attribuer l'effet de l'ozone uniquement à V_{cmax} ou à J_{max} car les processus de carboxylation et de transferts d'électrons sont très irrégulés. Dans ce modèle, on simplifie les calculs en en faisant deux situations distinctes mais ce n'est pas forcément ce qui est le plus précis. Cette vitesse est modélisée par le minimum entre la valeur de la vitesse de carboxylation maximale en situation sans ozone au sein d'une strate et la différence entre la vitesse de carboxylation maximale sans ozone et la variation de vitesse de carboxylation induite par la présence d'ozone :

$$V_{cmax_{oz_s}} = \min\{V_{cmax_s}; V_{cmax_s} - \Delta V_{cmax_{oz_s}}\} \quad (10)$$

On modélise de la manière suivante la réduction de $V_{cmax_{oz_s}}$ due au cumul d'ozone ab-

sorbé :

$$\Delta V_{cmax_{oz_s}} = Ki \times 10^{-3} \times SF_{O_{3_s}^*} \quad (11)$$

Avec Ki le coefficient d'impact de l'ozone (en s^{-1}) et $SF_{O_{3_s}^*}$ les flux d'ozone dommageables absorbés (en $mmol/m^2$). Ainsi, plus le flux d'ozone dommageable absorbé est important, plus la vitesse maximale de carboxylation est réduite et donc de la même manière l'assimilation du CO_2 par la photosynthèse.

On utilise dans cette modélisation le cumul des flux d'ozone dommageable absorbés. Celui-ci est calculé à partir du flux d'ozone dommageable absorbé calculé de la manière suivante :

$$F_{O_{3_s}^*} = (O_{3_s} - Kd \times Facsen_s) \times g_{O_{3_s}} \times 10^{-12} \quad (12)$$

Kd est le coefficient de détoxification. Or plus la sénescence est avancée, plus la détoxification sera faible : on modélise cet aspect par le produit $Kd \times Facsen_s$. Afin de faire apparaître un flux, on multiplie l'exposition à l'ozone dommageable par la conductance stomatique pour l'ozone $g_{O_{3_s}}$ (en $\mu mol/m^2/s$). On obtient alors le cumul des flux d'ozone dommageable par le calcul suivant :

$$SF_{O_{3_s}^*} = SF_{O_{3_s}^*} + F_{O_{3_s}^*} \times 3600 \quad (13)$$

A partir de cette modélisation de la vitesse maximale de carboxylation dans les deux situations, on peut calculer l'assimilation nette de carbone par les plantes (en $\mu mol/m^2$ feuille/s) et donc la photosynthèse :

$$A_s = \min\{W_{c_s}, W_{j_s}\} \times swdf1 \times \left(1 - \frac{\Gamma_s^*}{C_{i_s}}\right) - Rd_s \quad (14)$$

La variable $swdf1$ est un coefficient adimensionnel interne du modèle CERES qui modélise l'indice stress hydrique sur les processus de la photosynthèse. Rd_s modélise la respiration mitochondriale de la strate s et dépend de la respiration mitochondriale optimale, de l'azote disponible au sein de la strate s , de l'indice de surface foliaire de la strate s et de la teneur en azote optimale pour la feuille.

1.1.3 Modélisation au moyen d'autres modèles et comparaison

Dans le modèle ORCHIDEE (Verbeke, 2015)

Le modèle ORCHIDEE est un modèle global de végétation : au contraire du modèle CERES-O3 il ne travaille pas à l'échelle de la parcelle agricole mais à l'échelle de la planète entière. Il est intéressant de s'y

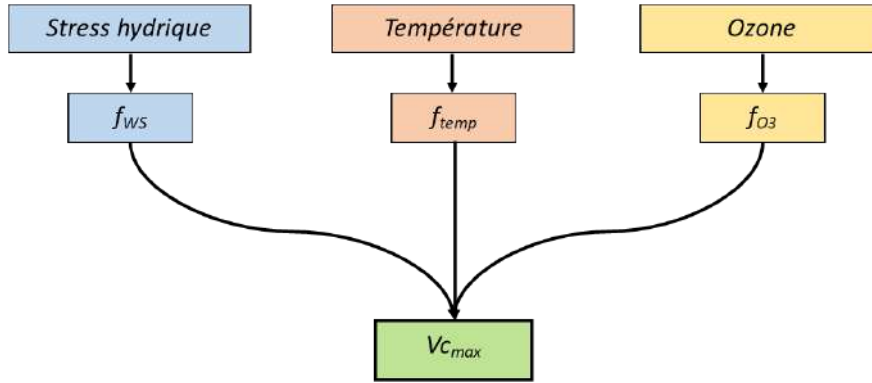


Fig. 6 – Calcul de la vitesse maximale de carboxylation dans le modèle ORCHIDEE(VERBEKE, 2015)

Tout comme le modèle CERES O3, ORCHIDEE utilise le modèle de Farquhar (FARQUHAR, S. von CAEMMERER et BERRY, 1980) afin de modéliser la photosynthèse. L'effet de l'ozone va être pris en compte sur les paramètres V_{max} et J_{max} du modèle de Farquhar au travers d'une fonction de stress de l'ozone f_{O_3} .

Cette manière de prendre en compte le stress est celle qui est utilisée dans ORCHIDEE dans toutes les situations : une fonction de stress permet de faire varier les paramètres en fonction du stress lié à la température (f_{temp}) ou en fonction du stress hydrique (f_{ws}). Le modèle proposé afin de prendre en compte l'ozone dans ORCHIDEE est très proche de celui proposé dans CERES-O3. La principale amélioration proposée est l'utilisation d'une fonction d'impact de l'ozone fondée sur le *PODy*.

Afin de modéliser ce stress, ce sont les mêmes hypothèses que dans l'équation (41) présente dans le modèle CERES et présentée ci-dessus sont utilisées. Le modèle ORCHIDEE n'utilise pas de modèle de stratification du couvert végétal (la variable s utilisée dans le modèle CERES-O3). Afin de calculer la variation de vitesse due à une trop forte exposition à l'ozone, on utilise la même approche : on calcule l'intégrale du flux d'ozone effectif jusqu'au temps i qui nous intéresse et on le multiplie par un coefficient d'impact qui est spécifique au type de couvert (ici, une culture).

On peut donc modéliser l'impact de l'ozone par le système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \frac{\delta f_{O_3}(t)}{\delta t} = -Kd \times FO3^*(t) \times f_{O_3}(t) \\ f_{O_3}(0) = 1 \end{cases} \quad (15)$$

Dans l'équation (46) , on fait le produit du flux dommageable d'ozone par la fonction de stress vis-à-vis de l'ozone f_{O3} . Cela rend compte que du fait que les effets de l'ozone sur la plante sont limités par le métabolisme de la plante elle-même. Affaiblie, la plante réagira moins :l'ozone a donc un facteur autolimitant. (VERBEKE, 2015)

Lorsque l'on intègre l'équation (46) on obtient la relation suivante pour la fonction réponse du stress causé par l'ozone f_{O3} à l'instant i :

$$f_{O3}^i = f_{O3}^{(i-1)} - f_{O3}^{(i-1)} \times \beta \times FO3^*(t) \times \Delta t \quad (16)$$

Dans le modèle ORCHIDEE, afin de prendre en l'accumulation de l'ozone on utilise ensuite le POD durant un certain temps (ANAV et al., 2016 ; VERBEKE, 2015) :

$$POD(t) = \int_{emergence}^i (g_{sto}[O3])dt \approx \sum_{emergence}^i \int FO3^* \times \Delta t \quad (17)$$

Dans le modèle ORCHIDEE, il a été choisi d'utiliser le POD comme indicateur de l'exposition à l'ozone. Pour CERES, c'est un également un indicateur basé sur le flux qui a été utilisé, mais le seuil de détoxification (correspondant pour ORCHIDEE à la variable POD_{crit}) dépend du facteur de sénescence. On peut alors modéliser le stress oxydatif causé par l'ozone sur la photosynthèse par l'équation suivante :

$$f_{O3}^i = f_{O3}^{i-1} - f_{O3}^{i-1} \times \beta \times (PODy(i) - POD_{crit}) \times FO3^*(i) \times \Delta t \quad (18)$$

La vitesse de carboxylation maximale à chaque temps i est donc pondérée à la fois par le stress hydrique, le stress lié à la température et le stress de l'ozone f_{O3}^i .

On peut donc écrire l'équation suivante afin de modéliser la vitesse maximale de carboxylation de la RubisCO dans le modèle ORCHIDEE. A chaque instant on peut calculer celle ci ainsi :

$$Vcmaxoz = Vcmax \times f_{O3} \quad (19)$$

En injectant cette valeur de la vitesse maximale de carboxylation dans l'équation d'assimilation du carbone par la photosynthèse (1) on modélise l'impact de l'ozone sur la photosynthèse.

Comparaison avec le modèle CERES-O3 et proposition

Les modèles CERES et ORCHIDEE prennent en compte l'impact de l'ozone sur la photosynthèse de la même manière. Il y a tout d'abord un calcul de la vitesse maximale de carboxylation de la RubisCO qui est effectué. Pour cela, LEBARD, 2005 utilise dans CERES-O3 le modèle de Farquhar (FARQUHAR, S. von CAEMMERER et BERRY, 1980). Or, on observe dans les mesures que le rapport $\frac{V_{cmax}}{J_{max}}$ est constant, ce qui signifie que si on connaît J_{max} on peut en déduire V_{cmax} et vice-versa. (CASTELL, communication personnelle)

Dans ORCHIDEE, le choix a donc été fait de ne modéliser que la vitesse maximale de carboxylation V_{cmax} , par le biais d'une fonction d'impact de l'ozone. De plus, cette fonction d'impact repose sur l'utilisation des flux d'ozone afin de prendre en compte uniquement l'impact de l'ozone dommageable. Dans CERES-O3, cette prise en compte se fait au moyen du cumul des flux d'ozone dommageable effectif $SF_{O_3^*}$ tandis que le modèle ORCHIDEE utilise le $PODy$.

Les équations proposées pour CERES-O3 sont plus adaptées à une modélisation à l'échelle de la parcelle : en effet, celles-ci prennent en compte davantage de paramètres tels que la température foliaire T_f ou bien la concentration en CO_2 à l'intérieur de la feuille. Cependant, une comparaison des résultats obtenus dans les deux situations pourrait être intéressante, permettant de simplifier le modèle si besoin.

1.2 Impact de l'ozone sur la conductance stomatique

1.2.1 Observations dans la littérature

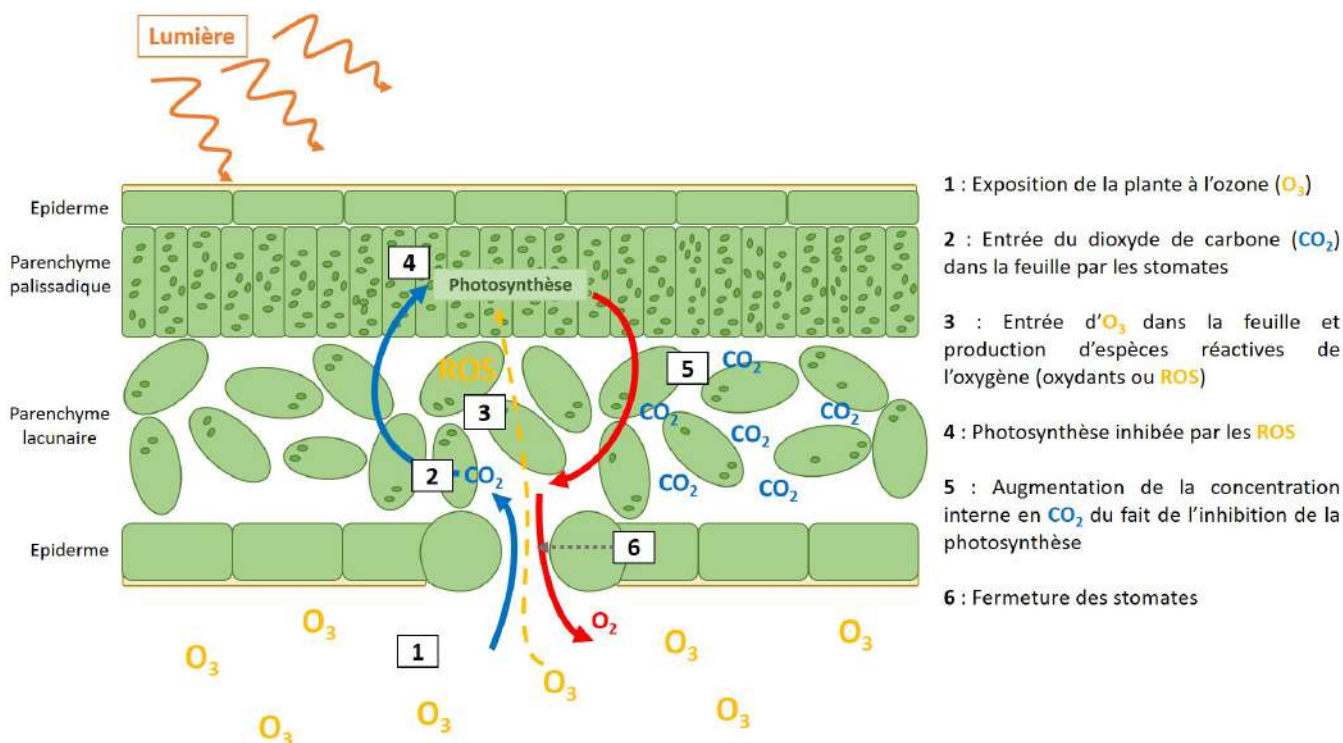


Fig. 7 – Impacts de l'ozone sur l'ouverture stomatique

Lorsque les plantes sont exposées à l'ozone, on observe une diminution de la conductance stomatique. Cette diminution de la conductance stomatique n'est pas un effet direct dû à l'exposition de la plante à l'ozone mais la conséquence d'un mécanisme de régulation.

A court terme, l'effet induit par l'ozone sur la conductance stomatique est donc une réduction de celle-ci afin d'assurer une protection de la feuille. Sur la figure 7 on voit que l'inhibition de la photosynthèse liée au flux d'ozone entrant entraîne une augmentation de la concentration interne en CO_2 . Les stomates se ferment alors pour réguler la concentration interne en CO_2 . Super et al. ont observé une augmentation de 40% de la résistance stomatique liée à une forte exposition à l'ozone. Cette fermeture permet de limiter l'entrée d'ozone dans la feuille, et donc de limiter la formation de ROS et de dommages liés à l'ozone. (SUPER, VILÀ-GUERAU DE ARELLANO et KROL, 2015)

A long terme, on observe que lorsqu'une plante est exposée à un flux d'ozone important, il se produit un effet antagoniste au premier effet observé sur les stomates. Parmi les dérivés réactifs de l'oxygène produits par l'entrée d'ozone dans la feuille, il y a du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) qui entraîne une augmentation de la concentration en ions Ca^{2+} dans les cellules. (FISCUS, BOOKER et BURKEY, 2005) Cela entraîne une entrée d'ions Ca^{2+} également dans les cellules de garde, ce qui provoque l'entrée d'eau et donc la turgescence des cellules de gardes, maintenant alors les stomates en position ouverte. Ainsi, le peroxyde d'hydrogène endommage les cellules de garde

qui contrôlent l'ouverture ou la fermeture des stomates.

On observe un effet de dérèglement stomatique sur d'autres espèces, en particulier sur les arbres comme le peuplier.(BAGARD, 2008) En particulier, il peut y avoir un ralentissement de l'ouverture ou bien de la fermeture des stomates en fonction d'autres paramètres environnementaux (lumière bleue, déficit de pression de vapeur, concentration en CO_2 ...) (DUMONT et al., 2013; DUMONT, 2013)

La conductance stomatique est un sujet qui a été beaucoup traité et modélisé car elle dépend de beaucoup de facteurs (température, stress hydrique, concentration interne en CO_2 ...). Il y a donc plusieurs modèles qui permettent de la modéliser qui prennent plus ou moins ces paramètres en compte.

La prise en compte de l'impact de l'ozone dans ces modèles peut se faire selon différentes manières. Certains modèles utilisent l'approche proposée par Jarvis (L D EMBERSON et al., 2000; HAYES et BANGOR, 2017; MILLS et al., 2011; PLEIJEL et al., 2007; OSBORNE et al., 2019). Ce modèle consiste à estimer la conductance stomatique en multipliant la conductance maximale par un certain nombre de facteurs environnementaux ou physiologiques de la plante (déficit de pression de vapeur d'eau, température, âge ...) (JARVIS, 1976). Ces modèles ne prennent alors pas en compte un effet direct de l'ozone sur la conductance stomatique. Il existe cependant des corrélations entre les facteurs environnementaux et l'exposition à l'ozone, par exemple pour le déficit de pression de vapeur (L D EMBERSON et al., 2000).

D'autres modèles prennent en compte un impact indirect via l'assimilation du carbone lié à la photosynthèse. (VERBEKE, 2015; LEBARD, 2005) Ces modèles mécanistes sont proches de la réalité physiologique de la plante. Cependant d'après Clifton et al., la justesse des estimations effectuées par ces modèles est incertaine. (CLIFTON et al., 2020) L'impact de l'ozone sur la conductance stomatique de la plante est alors appliqué de manière indirecte par l'effet de l'exposition à l'ozone de la plante sur l'assimilation nette de carbone via la photosynthèse.

Nous présenterons par la suite quatre modèles de conductance stomatique :deux qui modélisent la conductance grâce à l'assimilation nette de carbone (les modèles CERES-O3 et ORCHIDEE) et deux qui se fondent sur le modèle de Jarvis.

1.2.2 Prise en compte dans le modèle CERES-O3

La conductance stomatique pour l'eau dans le modèle CERES est calculée d'après le modèle de conductance proposé par Leuning et al.(1990)(LEUNING, 1990). La conductance stomatique pour le CO_2 ainsi que pour celle l'eau sont considérées comme identiques dans ce modèle. Afin de les calculer on utilise la relation suivante :

$$g_{H_2O} = \frac{A_s \times 1,64 \times 10^6}{C a_s - C i_s} \quad (20)$$

Avec g_{H_2O} la conductance stomatique en $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ feuille/s, A_s l'assimilation du carbone

par la strate s en $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ feuille/s et C_{a_s} et C_{i_s} les concentrations en CO_2 dans l'air et dans la plante. Le facteur 1,64 est obtenu en faisant le ratio des coefficients de diffusion du CO_2 et de l'eau dans l'air. Il permet donc de rendre compte de la diffusivité du CO_2 dans l'air. Ce calcul est fait strate foliaire par strate foliaire afin de rendre compte de la pénétration de l'ozone au sein du couvert végétal.

On fixe un seuil minimal de conductance de $g_{H_2O_{min}} = 10^4 \text{ mol}/\text{m}^2$ feuille/s : si par le calcul, la conductance modélisée est plus faible que ce seuil, c'est ce seuil que l'on retient.

Pour modéliser la conductance stomatique pour l'ozone on divise la conductance stomatique pour le CO_2 par le coefficient de diffusivité de l'ozone dans l'air, 1,67 (LEBARD, 2005). On a donc :

$$g_{O_3} = \frac{g_{H_2O}}{1,67} \quad (21)$$

Dans ce modèle, la prise en compte de l'impact de l'ozone se fait via l'assimilation nette du carbone, ce qui rend compte de la réalité physiologique : la diminution de la conductance stomatique est un effet secondaire de l'exposition des plantes à l'ozone.

1.2.3 Une modélisation basée sur le modèle de Jarvis : un modèle proposé par L. Emberson et modèle DO_3SE

Lisa Emberson propose un modèle afin de modéliser les flux d'ozone à travers l'Europe (L D EMBERSON et al., 2000) . Ce modèle prend en compte l'impact de la phénologie, du flux radiatif solaire, de la température, du déficit hydrique du sol et du déficit en vapeur dans l'atmosphère sur la conductance stomatique. Pour cela, des équations concernant chacun de ces points ont été proposées. Le modèle proposé est fondé sur le modèle de Jarvis (JARVIS, 1976). Ce modèle ne prend pas directement en compte l'impact de l'ozone sur la conductance stomatique mais les travaux de Emberson et al montrent que certaines variables environnementales étudiées (le déficit en vapeur dans l'atmosphère par exemple) sont fortement corrélées avec des fortes concentrations d'ozone.

On modélise la conductance stomatique de la manière suivante :

$$g_s = g_{max} \times g_{pot} \times \max\{g_{min}; g_{light} \times g_{temp} \times g_{VPD} \times g_{SWP}\} \quad (22)$$

Avec :

- g_{pot} la valeur maximale de la conductance dépendant de la phénologie de la plante dont on cherche à modéliser la conductance stomatique
- g_{light} la valeur de la conductance lorsque le flux radiatif solaire est limitant. On la calcule de la manière suivante : $g_{light} = 1 - e^{(light_a \times PFD)}$

La variable $light_a$ est un paramètre spécifique de l'espèce permettant de décrire la réaction de celle-ci par rapport au rayonnement incident

- g_{temp} la valeur de la conductance lorsque la température foliaire est limitante. Elle est calculée de la manière suivante : $g_{temp} = 1 - \left(\frac{(T - T_{opt})}{T_{opt} - T_{min}} \right)^2$
- g_{VPD} la valeur de la conductance lorsque le déficit de pression de vapeur est limitant. Elle est calculée de la manière suivante : $g_{VPD} = \min \left\{ 1; \left(1 - g_{min} \times \frac{(VPD_{min} - VPD)}{(VPD_{min} - VPD_{max})} \right) + g_{min} \right\}$
On a VPD le déficit de pression de vapeur exprimé en kPa. Les valeurs VPD_{min} et VPD_{max} correspondent aux seuils de déficit de pression de vapeur en cas de fermeture et d'ouverture maximale du stomate.
- g_{SWP} la valeur de conductance lorsque le déficit d'eau dans le sol est limitant. Elle est calculée de la même manière que g_{VPD} : $g_{SWP} = \min \left\{ 1; \left(1 - g_{min} \times \frac{(SWP_{min} - SWP)}{(SWP_{min} - SWP_{max})} \right) + g_{min} \right\}$
- g_{min} la valeur de la conductance stomatique minimale durant toute la période d'éclairement

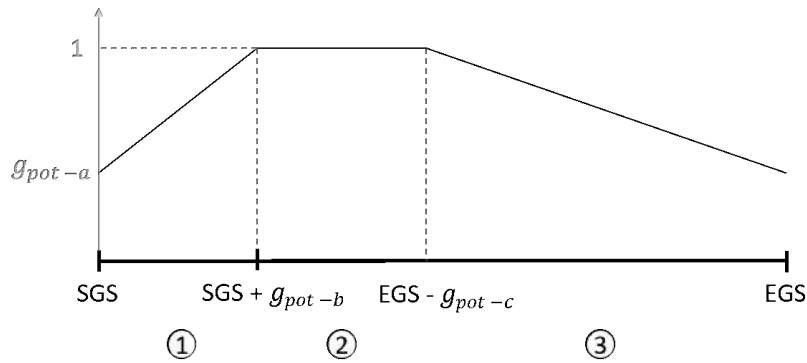


Fig. 8 – : Conductance stomatique maximale en fonction de la phénologie de la plante (L D EMBERSON et al., 2000)

Toutes ces valeurs de la conductance sont exprimées en $\text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ pour la surface foliaire totale. On calcule la valeur maximale de la conductance grâce aux valeurs suivantes : ces valeurs dépendent de la date (yd), de la date de début de croissance (SGS) et de la date de fin de croissance (EGS).

$$g_{pot} = (1 - g_{pot-a}) \times \frac{(yd - SGS)}{g_{pot-b}} + g_{pot-a} \quad \text{dans la situation 1} \quad (23)$$

$$g_{pot} = 1 \quad \text{dans la situation 2} \quad (24)$$

$$g_{pot} = (1 - g_{pot-a}) \times \frac{(EGS - yd)}{g_{pot-c}} + g_{pot-a} \quad \text{dans la situation 3} \quad (25)$$

A partir de ces équations de modélisation de la conductance stomatique, on peut déduire le flux d'ozone en utilisant la relation suivante :

$$FO_3 = GO_3 \times [O_3] \quad (26)$$

avec $GO_3 = \frac{1}{r_a + r_b + r_s}$ la conductance stomatique spécifique de l'espèce à l'ozone.

Dans ce modèle on a r_a la résistance de l'atmosphère, r_b la résistance de la couche limite de la feuille et r_s la résistance stomatique spécifique de l'espèce. Il s'agit de l'inverse de la conductance stomatique modélisée à l'équation (53).

Dans ce modèle, l'ozone n'impacte pas directement la conductance stomatique mais le modèle permet de prédire les flux d'ozone au sein de la plante.

Le modèle *DO₃SE* (Deposition of Ozone for Stomatal Exchange) est un modèle de dépôt d'ozone permettant d'estimer la conductance stomatique des plantes à l'ozone g_s en fonction de leur exposition à ce polluant (HAYES et BANGOR, 2017; MILLS et al., 2011; OSBORNE et al., 2019). Il est très proche du modèle proposé par Emberson et al. en 2000 auquel il ajoute une fonction dépendant de l'ozone permettant de prendre davantage en compte l'effet de l'exposition à l'ozone.

Le calcul de la conductance stomatique se fait de la manière suivante :

$$g_s = g_{max} \times \min(f_{phen}, f_{O_3}) \times f_{light} \times \max(f_{min}, (f_{temp} \times f_{VPD} \times f_{SWP})) \quad (27)$$

Où les différents paramètres $f_{phen}, f_{O_3}, f_{light}, f_{min}, f_{temp}, f_{VPD}$ et f_{SWP} sont des facteurs représentant l'influence de la phénologie, de l'ozone, du PAR, de la température, du déficit de pression de vapeur et du potentiel hydrique du sol. Ainsi, ce modèle prend davantage en compte l'impact de l'ozone que le précédent en intégrant un paramètre directement lié à l'influence de l'ozone sur la conductance stomatique.

Dans cette situation, l'influence de l'ozone est calculée de la manière suivante :

$$f_{O_3} = \left(1 + \left(\frac{POD_0^8}{14} \right) \right)^{-1} \quad (28)$$

Avec POD_0 la dose phytotoxique d'ozone accumulée depuis le début de la période d'exposition à l'ozone. Ce modèle est donc basé sur le modèle de Jarvis et fait intervenir de manière directe l'influence de l'ozone sur les feuilles (HAYES et BANGOR, 2017; OSBORNE et al., 2019).

1.2.4 Modélisation au moyen du modèle ORCHIDEE

Dans ORCHIDEE le modèle de conductance stomatique utilisé dépend de l'humidité relative afin de tenir compte de son effet sur la conductance stomatique. La relation décrite dans

l'équation (51) est ensuite utilisée afin de déterminer la concentration interne en CO_2 de la feuille.

$$g_{s_{H_2O}} = m \times \left(\frac{A_s \times H_r}{C_a} \right) + b \quad (29)$$

Avec m et b des coefficients empiriques qui diffèrent suivant le type fonctionnel du couvert végétal étudié. H_r est l'humidité relative en %. Ce modèle rend donc également compte de l'impact indirect de l'ozone sur la conductance stomatique en faisant intervenir l'assimilation nette de dioxyde de carbone.

La conductance stomatique vis-à-vis d'un gaz est ensuite calculée en faisant le produit entre la conductance stomatique pour l'eau et la diffusivité de ce gaz dans l'air, comme ce qui est fait dans le modèle CERES.

1.3 Impact de l'ozone sur la sénescence foliaire

1.3.1 Observations dans la littérature

La sénescence correspond aux différentes étapes précédant pour une plante la mort d'un organe. Plusieurs processus ont lieu au cours de la sénescence. On peut tout d'abord diviser celle-ci en deux phases : une phase réversible lors de laquelle les dégâts peuvent être réparés suivie d'une phase irréversible. La première manifestation de la sénescence est la dégradation des pigments chlorophylliens. Ce sont ensuite les constituants cellulaires qui sont dégradés au cours d'une remobilisation des composés azotés dans la cellule. Ce sont tout d'abord les protéines du stroma chloroplastique qui sont affectées, essentiellement la RubisCO. Puisque celle-ci est dégradée, son activité ainsi que sa quantité diminuent. Les protéines se trouvant dans les membranes des thylakoïdes sont elles aussi dégradées par la suite. On observe alors une accumulation de ROS dans les cellules ce qui accélère encore davantage la sénescence foliaire. (SLIMANE, 2010 ; LEBARD, 2005 ; VERBEKE, 2015)

On observe sur les plants de blé exposés à l'ozone que ceux-ci vont être sujets plus rapidement à de la sénescence. Cette sénescence permet d'estimer l'indice de surface foliaire d'une culture. Il s'agit d'un élément très important dans un modèle de culture. En effet, connaître le LAI ainsi que son état de sénescence permet d'estimer la surface foliaire et donc de modéliser l'assimilation du carbone par la plante.

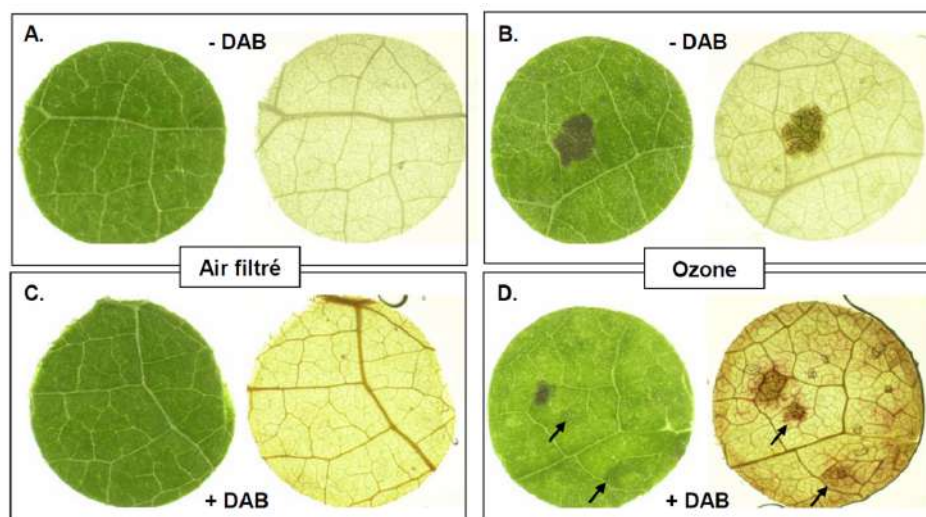


Fig. 9 – Effet de l'exposition à l'ozone sur la sénescence foliaire chez le peuplier (*Populus x canescens*) après 35 jours de fumigation à l'ozone (A, C : témoins, B,D : fumigation à l'ozone (35ppb)), photographies issues de la thèse de M. Bagard (BAGARD, 2008)

Les observations en champ ainsi qu'en chambre montrent que l'ozone entraîne un jaunissement des feuilles ainsi que des tâches, ce qui indique une sénescence prématurée. Cette sénescence est liée à la dégradation des pigments chlorophylliens. Cet effet est mis en évidence sur les photographies de la figure 9.

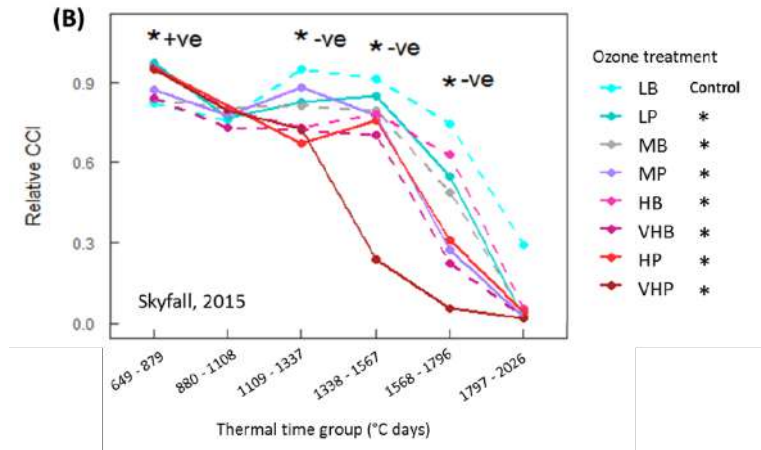


Fig. 10 – Indice moyen de contenu en chlorophylle des feuilles de blé de la variété *Skyfall* en fonction de groupes thermiques(en °jour) (OSBORNE et al., 2019)

La sénescence eût également être mesurée comme une réduction de la teneur en chlorophylle des plantes. On observe sur la figure 10 qu'il y a une forte diminution au cours du temps de la teneur en chlorophylle et que celle-ci est particulièrement marquée pour les plantes soumises à des expositions à l'ozone très élevées.

On observe que la durée de la sénescence varie en fonction de l'exposition à l'ozone des plantes. Ewert et Porter prédisent dans leurs travaux que la durée de sénescence d'une feuille représente environ 30% de sa durée totale de vie, tandis que dans certaines situations d'exposition très forte des plantes à l'ozone avec des variétés précises, la part de la sénescence sur la durée totale de vie de la feuille peut être de 76.7% (EWERT et PORTER, 2000).

La sénescence est donc un événement faisant intervenir beaucoup de facteurs, c'est pourquoi la modélisation de celle-ci est difficile.

1.3.2 Modélisation dans le modèle CERES-O3

Dans le modèle CERES-O3, le LAI est une donnée d'entrée du modèle qui est produite au moyen du modèle CERES. L'ozone n'a donc pas d'impact direct sur le LAI, en revanche on le modélise au moyen d'un facteur de sénescence sans dimension, *Facsen*.

La prise en compte de l'ozone dans le modèle se fait donc au moyen du facteur de sénescence qui est calculé avec l'équation suivante :

$$Facsen = \frac{V_{cmax}}{V_{cmaxopt}} \quad (30)$$

Il s'agit de la variation de vitesse maximale de carboxylation par rapport à la vitesse maximale de carboxylation lorsque la teneur en azote foliaire est optimale. Une variation de l'équation

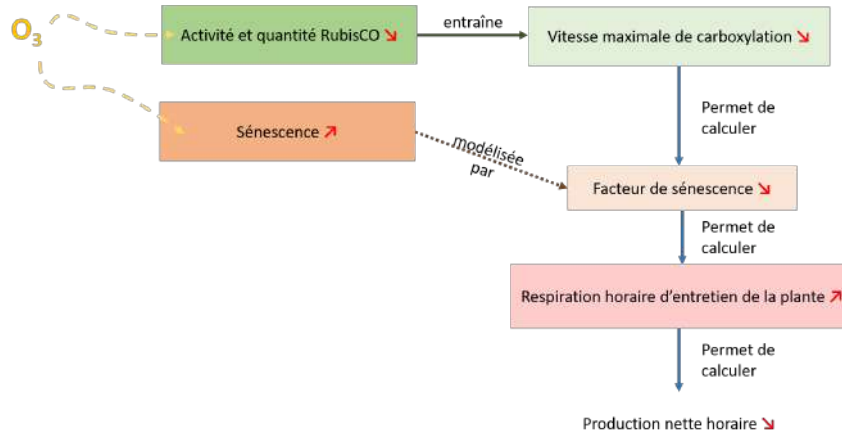


Fig. 11 – Impact de l’ozone sur la sénescence foliaire et modélisation dans le modèle CERES-O3

61 pourrait être :

$$Facsen = \frac{Vcmax_{oz}}{Vcmax_{opt}} \quad (31)$$

Celle ci permettrait de prendre davantage en compte l’effet de l’ozone dans la sénescence et donc de mieux modéliser celle-ci. Dans le modèle proposé dans la partie suivante, nous essaierons de voir l’effet de cette modification sur l’assimilation du CO_2 .

1.3.3 Modélisation au moyen d’autres modèles

Dans le modèle ORCHIDEE, Thomas Verbeke utilise le modèle de sénescence qui est proposé par Krinner auquel il ajoute l’effet spécifique de l’ozone. (VERBEKE, 2015 ; KRINNER et al., 2005)

Le modèle de sénescence utilisé dans ORCHIDEE cherche à prendre en compte au maximum les origines multiples de la sénescence. Pour cela, Thomas Verbeke utilise un modèle de sénescence utilisant la fois la sénescence climatique dûe aux stress hydriques et thermiques et la sénescence physiologique liée au vieillissement de la feuille.

La sénescence climatique est modélisée de la manière suivante :

$$\Delta B_{clim} = B \times \frac{\Delta t}{\tau_f} \quad (32)$$

A chaque pas de temps, on prélève une certaine quantité de biomasse de la biomasse totale de la feuille. D’autre part, on modélise également la sénescence physiologique liée au vieillissement naturel de la feuille de la manière suivante :

$$\Delta B_{phys} = B \times \min \left(0,99; \frac{\Delta t}{\alpha_{crit}} \times \alpha_{rel}^4 \right) \quad (33)$$

avec la variable $\alpha_{rel} = \frac{\alpha_{feuille}}{\alpha_{crit}}$. On a $\alpha_{feuille}$ l'âge réel de la feuille et α_{crit} l'âge critique dépendant du type fonctionnel de la plante et de la durée moyenne de vie des feuilles. Pour le blé, cette valeur est fixée à environ 120 jours. (VERBEKE, 2015)

Ces deux sénescences sont alors additionnées l'une à l'autre et les feuilles perdent une certaine quantité de biomasse de cette manière.

2 Mise en place d'un modèle avec R

2.1 Structure du modèle d'impact de l'ozone sur le rendement du blé

L'objectif initial du stage était de reprendre le modèle de culture CERES et le module de prise en compte de l'ozone proposé par Stéphanie Lebard dans sa thèse et de mettre à jour les équations à l'aide d'un travail bibliographique. (LEBARD, 2005 ; MASSAD et GABRIELLE, 2012). Ce travail a finalement été fait sous la forme d'un programme fonctionnant séparément du modèle CERES qui pourra être utilisé par la suite dans le but de modéliser le stockage du carbone par le sol en fonction de la pollution atmosphérique en ozone.

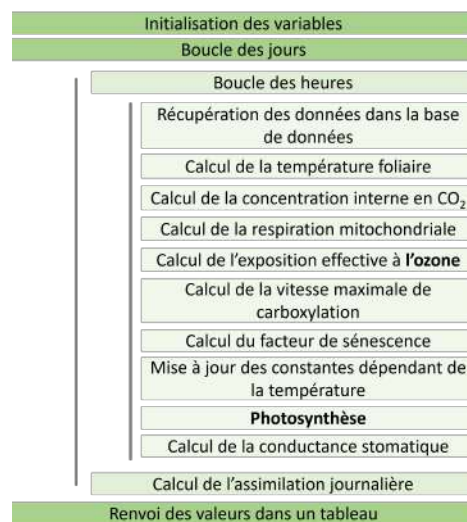


Fig. 12 – Organigramme de la fonction principale du modèle d'impact de l'ozone sur le rendement

Le modèle est donc une mise en application des équations proposées par Stéphanie Lebard dans sa thèse. Il est constitué de deux boucles imbriquées : une pour les jours car le calcul de la production de biomasse se fait à l'échelle horaire dans CERES et une boucle horaire (LEBARD, 2005). Ces deux boucles permettent de modéliser l'impact de l'ozone de manière assez précise. Ce modèle a donc pour échelle celle de la parcelle agricole ou bien de la région. Si on voulait le généraliser, on pourrait utiliser une fonction d'impact de l'ozone comme c'est fait pour le modèle ORCHIDEE (VERBEKE, 2015). La figure 12 montre l'organisation de la fonction principale du modèle codé avec R.

2.2 Résultats de simulation

Les données utilisées pour la modélisation sont les données issues du site de mesures ICOS pour une culture de blé entre le 17 octobre 2008 et le 31 juillet 2009.

Les résultats présentés ici ne sont pas vraiment cohérents avec ce qui est attendu, du fait d'une fonction d'assimilation qui ne rend pas correctement compte de l'assimilation du carbone

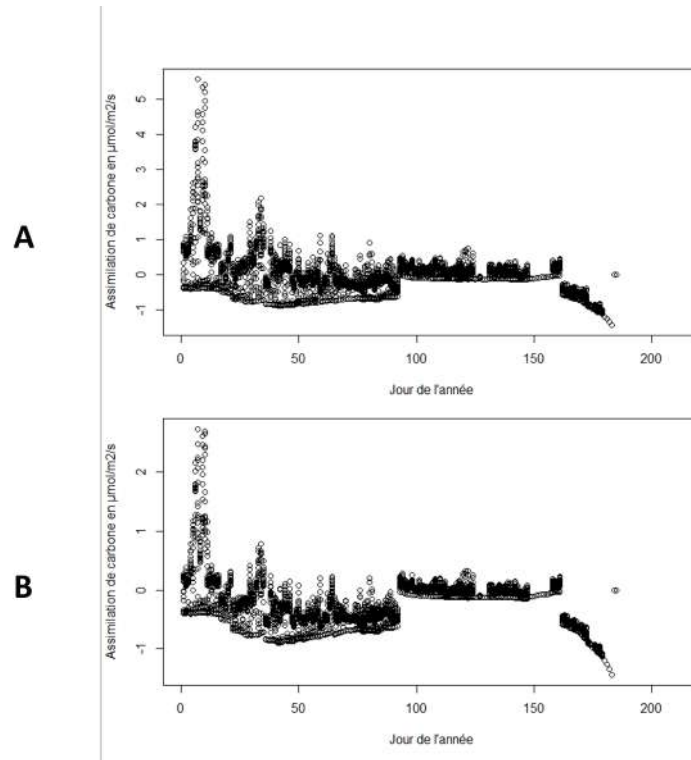


Fig. 13 – Assimilation de carbone au cours de l’année entre le 1er janvier et le 31 juillet 2009 (A : concentration d’ozone de 30ppb au dessous du seuil de toxicité, B : concentration d’ozone de 100ppb, au dessus du seuil de toxicité)

par les plantes. Ce qu’il faudrait régler est la sur-représentation de la respiration mitochondriale des plantes par rapport à la sous-représentation de la photosynthèse (et de l’impact de la vitesse de carboxylation). Ce problème de modélisation mène à des assimilations de carbone atmosphérique faibles, de l’ordre de 2 à $5 \mu\text{mol de } C/m^2/s$, tandis que d’après les articles que j’ai lu, l’assimilation nette de carbone est de l’ordre de 15 à $30 \mu\text{mol de } C/m^2/s$ environ.

Malgré des valeurs d’assimilation aberrantes, on se rend compte sur la figure 13 que l’ozone a tout de même un impact important, réduisant de presque de moitié l’assimilation du carbone par les plantes.

Il serait maintenant intéressant de retravailler le code afin de déterminer d’où viennent les problèmes dans le modèle de Farquhar. Cela permettra alors d’observer les résultats des modélisation avec les équations liées à l’impact direct de l’ozone (flux d’ozone dommageable, facteur de sénescence lié à l’ozone, diminution de la vitesse maximale de carboxylation). Dès lors, il serait possible de réaliser ces graphes pour différentes concentrations atmosphériques d’ozone auxquelles les plantes seraient exposées : on pourrait comparer l’impact de différentes concentrations d’ozone, ainsi que l’impact de pics d’ozone à certains moments comparé à une exposition constante.

3 Conclusion

Ce stage a donc consisté d'une part à la revue bibliographique du sujet et des principaux apports ayant été effectués depuis la thèse de Stéphanie Lebard sur l'"Analyse et modélisation au moyen du modèle CERES de la réponse d'un couvert de blé à l'ozone".

L'ozone affecte donc les plantes au travers de trois grands phénomènes. Tout d'abord, les espèces réactives de l'oxygène oxydent certaines protéines comme la RubisCO, réduisant à la fois son activité ainsi que sa quantité. Dès lors, la photosynthèse est diminuée et donc la quantité de carbone atmosphérique assimilée par la plante également. Cela entraîne une diminution d'environ 25 à 30% du rendement (CASTELL, 2016 ; LEBARD, 2005 ; VERBEKE, 2015 ; EWERT et PORTER, 2000 ; REN et al., 2007). L'accumulation de dioxyde de carbone au sein des feuilles ainsi que l'oxydation des cellules de garde par les ROS entraînent un dérèglement de l'ouverture des stomates et donc une modification de la conductance stomatique. Ces processus affectent alors la plante de manière durable, déclenchant une sénescence prématurée des feuilles. Cependant, l'impact direct de l'ozone sur la sénescence, bien qu'étudié dans de nombreuses publications (LEBARD, 2005 ; OSBORNE et al., 2019 ; BAGARD, 2008 ; DUMONT, 2013) est difficile à modéliser. C'est principalement dû à son caractère multifactoriel.

De plus, l'ozone va entraîner chez les plantes une réallocation des sucres et donc modifier le stockage du carbone atmosphérique par celles-ci. En particulier, cela a un impact sur le stockage du carbone dans le sol. Ce sujet n'a pas pu être particulièrement traité du fait d'un manque de temps, mais il serait intéressant de modéliser cela et de comparer les résultats obtenus avec ceux de ICP Végétation (HARMENS et MILLS, 2012).

La modélisation a été une partie plus difficile, du fait des problèmes que j'ai rencontré dans la modélisation de Farquhar. Je n'ai donc pas réussi à obtenir les résultats souhaités. Cependant, j'ai trouvé cette partie de mon travail très intéressante, bien que particulièrement frustrante. Malgré les pistes que j'ai explorées, je ne suis pas encore parvenue à avoir des résultats cohérents avec les articles que j'avais lus.

Cette première expérience dans le monde de la recherche m'a permis de le découvrir réellement. J'ai beaucoup aimé l'autonomie avec laquelle j'ai pu travailler, tout en pouvant m'adresser à mes maîtres de stage en cas d'interrogation lors de nos réunions hebdomadaires. C'était très enrichissant également de pouvoir parler avec mes collègues : chercheurs, ingénieurs de recherche, stagiaires, doctorants, post-doctorants, techniciens ... Cela m'a permis de découvrir plusieurs métiers et parcours et ainsi de réfléchir à mes choix de parcours professionnel. L'équipe était très dynamique et accueillante, et j'ai eu plaisir à travailler au sein du laboratoire INRAE EcoSys lors de mon stage ingénieur de deuxième année.

Bibliographie

- AIRPARIF (2021). *Airparif*. fr. URL : <https://www.airparif.asso.fr> (visité le 06/08/2021).
- ANAV, Alessandro et al. (avr. 2016). “Comparing concentration-based (AOT40) and stomatal uptake (PODY) metrics for ozone risk assessment to European forests”. en. In : *Global Change Biology* 22.4, p. 1608-1627. ISSN : 13541013. DOI : 10.1111/gcb.13138. URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.13138> (visité le 15/06/2021).
- BAGARD, Matthieu (2008). “Impact de l’ozone sur les processus photosynthétiques et photo-respiratoires du peuplier (*Populus x canescens* [Aiton] Sm.) au cours du développement foliaire : Aspects écophysiologicals et cellulaires”. fr. Thèse de doct.
- BOURRIÉ, Bruno (2007). “La fluorescence chlorophyllienne comme outil de diagnostic”. fr. In : p. 11.
- CAEMMERER, Susanne von (2000). *Biochemical models of leaf photosynthesis*. eng. Techniques in plant sciences 2. Collingwood : CSIRO Publishing. ISBN : 978-0-643-06379-2.
- CASTELL, Jean-François (2016). “Impacts de l’ozone sur l’agriculture et les forêts et estimation des coûts économiques”. fr. In : *POLLUTION ATMOSPHERIQUE*, p. 11.
- CLIFTON, Olivia E. et al. (mar. 2020). “Dry deposition of ozone over land : processes, measurement, and modelling”. en. In : *Reviews of Geophysics* 58.1. ISSN : 8755-1209, 1944-9208. DOI : 10.1029/2019RG000670. URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1029/2019RG000670> (visité le 25/05/2021).
- DUMONT, Jennifer (2013). “Rôle de la régulation stomatique et de la capacité de détoxification foliaire dans l’estimation d’un seuil de risque à l’ozone pour la végétation”. Thèse de doct.
- DUMONT, Jennifer et al. (fév. 2013). “Effects of ozone on stomatal responses to environmental parameters (blue light, red light, CO₂ and vapour pressure deficit) in three *Populus deltoides* × *Populus nigra* genotypes”. en. In : *Environmental Pollution* 173, p. 85-96. ISSN : 02697491. DOI : 10.1016/j.envpol.2012.09.026. URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0269749112004368> (visité le 06/07/2021).
- EMBERSON, L D et al. (2000). “Modelling stomatal ozone flux across Europe”. en. In : *Environmental Pollution*, p. 11.
- EMBERSON, Lisa (oct. 2020). “Effects of ozone on agriculture, forests and grasslands”. en. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 378.2183, p. 20190327. ISSN : 1364-503X, 1471-2962. DOI : 10.1098/rsta.2019.0327. URL : <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsta.2019.0327> (visité le 25/05/2021).
- EMBERSON, Lisa D. et al. (oct. 2018). “Ozone effects on crops and consideration in crop models”. en. In : *European Journal of Agronomy* 100, p. 19-34. ISSN : 11610301. DOI : 10.1016/j.eja.2018.06.002. URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030118301606> (visité le 25/05/2021).
- EWERT, Frank et John R. PORTER (oct. 2000). “Ozone effects on wheat in relation to CO₂ : modelling short-term and long-term responses of leaf photosynthesis and leaf duration”. en. In : *Global Change Biology* 6.7, p. 735-750. ISSN : 13541013. DOI : 10.1046/j.1365-2486.

- 2000.00351.x. URL : <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2000.00351.x> (visité le 04/06/2021).
- FARQUHAR, G. D., S. von CAEMMERER et J. A. BERRY (juin 1980). "A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species". en. In : *Planta* 149.1, p. 78-90. ISSN : 0032-0935, 1432-2048. DOI : 10.1007/BF00386231. URL : <http://link.springer.com/10.1007/BF00386231> (visité le 26/05/2021).
- FISCUS, Edwin L., Fitzgerald L. BOOKER et Kent O. BURKEY (août 2005). "Crop responses to ozone : uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning". en. In : *Plant, Cell and Environment* 28.8, p. 997-1011. ISSN : 0140-7791, 1365-3040. DOI : 10.1111/j.1365-3040.2005.01349.x. URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2005.01349.x> (visité le 02/07/2021).
- GRÜNHAGE, Ludger et al. (juin 2012). "Updated stomatal flux and flux-effect models for wheat for quantifying effects of ozone on grain yield, grain mass and protein yield". en. In : *Environmental Pollution* 165, p. 147-157. ISSN : 02697491. DOI : 10.1016/j.envpol.2012.02.026. URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0269749112000991> (visité le 07/07/2021).
- HARMENS, Harry et Gina MILLS (2012). "Ozone Pollution : Impacts on carbon sequestration in Europe". en. In : p. 90.
- HAVÉ, Marien (2013). "Effets de l'ozone troposphérique sur le blé tendre (*Triticum aestivum*L.) : caractérisation des activités endoprotéolytiques vacuolaires et du niveau d'oxydation des protéines dans la feuille drapeau". fr. Thèse de doct. Paris Est.
- HAYES, F et CEH BANGOR (2017). "Mapping critical levels for vegetation". en. In : p. 67.
- JARVIS, P.G. (fév. 1976). "The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field". en. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 273.927, p. 593-610. ISSN : 0080-4622, 2054-0280. DOI : 10.1098/rstb.1976.0035. URL : <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.1976.0035> (visité le 20/07/2021).
- KRINNER, G. et al. (mar. 2005). "A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system : DVGM FOR COUPLED CLIMATE STUDIES". en. In : *Global Biogeochemical Cycles* 19.1. ISSN : 08866236. DOI : 10.1029/2003GB002199. URL : <http://doi.wiley.com/10.1029/2003GB002199> (visité le 18/06/2021).
- LEBARD, Stéphanie (2005). "Analyse et modélisation au moyen du modèle CERES de la réponse d'un couvert de blé à l'ozone : application à l'évaluation des pertes de rendement à l'échelle régionale". Thèse de doct.
- LEUNING, R (1990). "Modelling Stomatal Behaviour and Photosynthesis of *Eucalyptus grandis*". en. In : *Functional Plant Biology* 17.2, p. 159. ISSN : 1445-4408. DOI : 10.1071/PP9900159. URL : <http://www.publish.csiro.au/?paper=PP9900159> (visité le 09/07/2021).
- MASSAD, Rea et Benoît GABRIELLE (2012). *Formation CERES-EGC*. en.

- MILLS, Gina et al. (sept. 2011). “New stomatal flux-based critical levels for ozone effects on vegetation”. en. In : *Atmospheric Environment* 45.28, p. 5064-5068. ISSN : 13522310. DOI : 10.1016/j.atmosenv.2011.06.009. URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1352231011006029> (visité le 07/06/2021).
- OIJEN, M. van et al. (nov. 2004). “Simple equations for dynamic models of the effects of CO₂ and O₃ on light-use efficiency and growth of crops”. en. In : *Ecological Modelling* 179.1, p. 39-60. ISSN : 03043800. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2004.05.002. URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S030438000400256X> (visité le 16/06/2021).
- OJANPERA, Katinka, Eija PATSIKKA et Toivo YLARANTA (mar. 1998). “Effects of low ozone exposure of spring wheat on net CO₂ uptake, Rubisco, leaf senescence and grain filling”. en. In : *New Phytologist* 138.3, p. 451-460. ISSN : 0028-646X, 1469-8137. DOI : 10.1046/j.1469-8137.1998.00120.x. URL : <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1469-8137.1998.00120.x> (visité le 04/06/2021).
- OSBORNE, Stephanie et al. (avr. 2019). “New insights into leaf physiological responses to ozone for use in crop modelling”. en. In : *Plants* 8.4, p. 84. ISSN : 2223-7747. DOI : 10.3390/plants8040084. URL : <https://www.mdpi.com/2223-7747/8/4/84> (visité le 05/07/2021).
- PLEIJEL, H. et al. (mai 2007). “Ozone risk assessment for agricultural crops in Europe : Further development of stomatal flux and flux-response relationships for European wheat and potato”. en. In : *Atmospheric Environment* 41.14, p. 3022-3040. ISSN : 13522310. DOI : 10.1016/j.atmosenv.2006.12.002. URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1352231006012271> (visité le 11/06/2021).
- REN, Wei et al. (nov. 2007). “Effects of tropospheric ozone pollution on net primary productivity and carbon storage in terrestrial ecosystems of China”. en. In : *Journal of Geophysical Research* 112.D22, D22S09. ISSN : 0148-0227. DOI : 10.1029/2007JD008521. URL : <http://doi.wiley.com/10.1029/2007JD008521> (visité le 03/06/2021).
- SAXENA, Pallavi et al. (2018). “Impacts of tropospheric ozone on plant metabolism – a review”. en. In : p. 7.
- SLIMANE, Rym Ben (2010). “Effets de la septoriose foliaire sur la sénescence et les flux d’azote pendant le remplissage des grains chez le blé tendre”. fr. Thèse de doct.
- SUPER, Ingrid, Jordi VILÀ-GUERAU DE ARELLANO et Maarten C. KROL (juil. 2015). “Cumulative ozone effect on canopy stomatal resistance and the impact on boundary layer dynamics and CO₂ assimilation at the diurnal scale : A case study for grassland in the Netherlands : Ozone Effect on Stomatal Resistance”. en. In : *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences* 120.7, p. 1348-1365. ISSN : 21698953. DOI : 10.1002/2015JG002996. URL : <http://doi.wiley.com/10.1002/2015JG002996> (visité le 03/06/2021).
- VERBEKE, Thomas (juin 2015). “Développement et quantification des impacts de l’ozone sur la biosphère continentale dans un modèle global de végétation”. fr. Thèse de doct.
- WALTER, Christian et al. (2015). “Les services écosystémiques des sols : du concept à sa valorisation”. fr. In : p. 19.

4 Annexes

4.1 Liste des abréviations et variables

Liste des symboles

CO_2 dioxyde de carbone

F_m Fluorescence maximale

F_v Fluorescence variable

O_3 ozone

AOT40 Accumulated ozone exposure over a threshold of 40ppb

COV composés organiques volatils

NOx oxydes d'azote

PODy Phytotoxic Ozone dose above a constant threshold flux of Y nmol/m²

ppb partie par milliard

PSII photosystème II

ROS dérivé réactif de l'oxygène (Reactive Oxygen Species)

RubisCO ribulose-1,5-diphosphate carboxylase/oxygénase

RuBP ribulose-1,5-bisphosphate

TPU vitesse d'utilisation des trioses phosphate

4.2 Liste des figures

Table des figures

1	Exposition de l'île de France à l'ozone en 2019 (AIRPARIF, 2021)	5
2	Processus d'altération des plantes par l'ozone	7
3	Limitation de la vitesse de carboxylation dans le modèle de Farquhar, schéma d'après S. Lebard (LEBARD, 2005)	8
4	Modélisation de l'impact de l'ozone dans le modèle CERES d'après S. LEBARD (LEBARD, 2005)	11
5	Vitesse de transport des électrons en fonction du rayonnement utile absorbé par les photosystèmes II(FARQUHAR, S. von CAEMMERER et BERRY, 1980)	13
6	Calcul de la vitesse maximale de carboxylation dans le modèle ORCHIDEE(VERBEKE, 2015)	15
7	Impacts de l'ozone sur l'ouverture stomatique	18
8	: Conductance stomatique maximale en fonction de la phénologie de la plante (L D EMBERSON et al., 2000)	21
9	Effet de l'exposition à l'ozone sur la sénescence foliaire chez le peuplier (<i>Populus x canescens</i>) après 35 jours de fumigation à l'ozone (A, C : témoins, B,D : fumigation à l'ozone (35ppb)), photographies issues de la thèse de M. Bagard (BAGARD, 2008) . . .	24
10	Indice moyen de contenu en chlorophylle des feuilles de blé de la variété <i>Skyfall</i> en fonction de groupes thermiques(en °jour) (OSBORNE et al., 2019)	25
11	Impact de l'ozone sur la sénescence foliaire et modélisation dans le modèle CERES-O3	26
12	Organigramme de la fonction principale du modèle d'impact de l'ozone sur le rendement	28
13	Assimilation de carbone au cours de l'année entre le 1er janvier et le 31 juillet 2009 (A : concentration d'ozone de 30ppb au dessous du seuil de toxicité, B : concentration d'ozone de 100ppb, au dessus du seuil de toxicité)	29

4.3 Liste des équations

Liste des équations utilisées dans le document dans l'ordre d'apparition de celles-ci.

$$A_n = Vc \times \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - Rd \quad (34)$$

$$A_n = \min\{Wc; Wj; Wp\} \times \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - Rd \quad (35)$$

$$Wj_s = \frac{Ji_s \times Ci_s}{4 \times Ci_s + 8 \times \Gamma_{s^*}} \quad (36)$$

$$\theta \times Ji^2 - Ji \times (I_2 + Jmax) + I_2 \times Jmax = 0 \quad (37)$$

$$Ji = \frac{I_2 + Jmax - \sqrt{(I_2 + Jmax)^2 - 4 \times \theta \times I_2 \times Jmax}}{2 \times \theta} \quad (38)$$

$$Ji_s = \frac{\Phi_{PSII_{maxs}} \times PPF_{D_{aPSII_s}} + Jmax_{oz_s}}{2 \times \theta} - \frac{\sqrt{(\Phi_{PSII_{maxs}} \times PPF_{D_{aPSII_s}} + Jmax_{oz_s})^2 - 4 \times \theta \times \Phi_{PSII_{maxs}} \times PPF_{D_{aPSII_s}} \times Jmax_{oz_s}}}{2 \times \theta} \quad (39)$$

$$Wc_s = \frac{Vc_{max_{oz_s}} \times Ci_s}{Ci_s + Kc_s \times \left(1 + \frac{O_{i_s}}{K_{O_s}}\right)} \quad (40)$$

$$Vc_{max_{oz_s}} = \min\{Vc_{max_s}; Vc_{max_s} - \Delta Vc_{max_{oz_s}}\} \quad (41)$$

$$\Delta Vc_{max_{oz_s}} = Ki \times 10^{-3} \times SF_{O_3^*} \quad (42)$$

$$FO_{3s}^* = (O_{3s} - Kd \times Facsen_s) \times g_{O_{3s}} \times 10^{-12} \quad (43)$$

$$SF_{O_{3s}^*} = SF_{O_{3s}^*} + FO_{3s}^* \times 3600 \quad (44)$$

$$A_s = \min\{Wc_s, Wj_s\} \times swdf1 \times \left(1 - \frac{\Gamma_s^*}{C_{i_s}}\right) - Rd_s \quad (45)$$

$$\begin{cases} \frac{\delta f_{O_3}(t)}{\delta t} = -Kd \times FO_{3^*}(t) \times f_{O_3}(t) \\ f_{O_3}(0) = 1 \end{cases} \quad (46)$$

$$f_{O_3}^i = f_{O_3}^{(i-1)} - f_{O_3}^{(i-1)} \times \beta \times FO_{3^*}(t) \times \Delta t \quad (47)$$

$$POD(t) = \int_{emergence}^i (g_{sto}[O_3]) dt \approx \sum_{emergence}^i \int FO_3^* \times \Delta t \quad (48)$$

$$f_{O_3}^i = f_{O_3}^{i-1} - f_{O_3}^{i-1} \times \beta \times (PODy(i) - POD_{crit}) \times FO_3^*(i) \times \Delta t \quad (49)$$

$$Vcmax_{oz} = Vcmax \times f_{O_3} \quad (50)$$

$$g_{H_2O} = \frac{A_s \times 1,64 \times 10^6}{C a_s - C i_s} \quad (51)$$

$$g_{O_3} = \frac{g_{H_2O}}{1,67} \quad (52)$$

$$g_s = g_{max} \times g_{pot} \times \max\{g_{min}; g_{light} \times g_{temp} \times g_{VPD} \times g_{SWP}\} \quad (53)$$

$$g_{pot} = (1 - g_{pot-a}) \times \frac{(yd - SGS)}{g_{pot-b}} + g_{pot-a} \quad \text{dans la situation 1} \quad (54)$$

$$g_{pot} = 1 \quad \text{dans la situation 2} \quad (55)$$

$$g_{pot} = (1 - g_{pot-a}) \times \frac{(EGS - yd)}{g_{pot-c}} + g_{pot-a} \quad \text{dans la situation 3} \quad (56)$$

$$FO_3 = GO_3 \times [O_3] \quad (57)$$

$$g_s = g_{max} \times \min(f_{phen}, f_{O_3}) \times f_{light} \times \max(f_{min}, (f_{temp} \times f_{VPD} \times f_{SWP})) \quad (58)$$

$$f_{O_3} = \left(1 + \left(\frac{POD_0^8}{14}\right)\right)^{-1} \quad (59)$$

$$g_{s_{H_2O}} = m \times \left(\frac{A_s \times H_r}{C_a}\right) + b \quad (60)$$

$$Facsen = \frac{Vcmax}{Vcmax_{opt}} \quad (61)$$

$$Facsen = \frac{Vcmax_{oz}}{Vcmax_{opt}} \quad (62)$$

$$\Delta B_{clim} = B \times \frac{\Delta t}{\tau_f} \quad (63)$$

$$\Delta B_{phys} = B \times \min\left(0,99; \frac{\Delta t}{\alpha_{crit}} \times \alpha_{rel}^4\right) \quad (64)$$

4.4 Code R

Voici le lien pour accéder à la dernière version du code :
<https://seafiler.agroparistech.fr/d/49320ff62f2f41f09617/>