

Mesure et modelisation des variations saisonnieres du bilan de carbone d'un jeune noyer (*Juglans regia L.*)

A. Kajji¹, F.A Daudet², A. Lacoïnte² et P. Archer²

- 1. INRA C.R.R.A Meknès, Unité de Recherche Agronomie et Physiologie Végétale -50000 - Meknès - Maroc.*
- 2. Unité associée Bioclimatologie - PIAF (INRA - Université Blaise Pascal), INRA, Centre de Clermont-Ferrand - Theix, domaine de Crouelle, F-63039 Clermont-Ferrand Cedex 02, France.*

Résumé

Les variations journalières des échanges gazeux de jeunes noyers (Juglans regia L.cv. LARA) ont été étudiées durant toute la saison de végétation. Des modèles pour l'assimilation nette, la respiration nocturne aérienne et la respiration racinaire ont été élaborés dans le but d'avoir des données continues de ces différentes composantes. Les variations journalières d'assimilation nette sont expliquées à l'aide d'un modèle multiplicatif qui fait intervenir le rayonnement, la surface foliaire et le vieillissement foliaire. Ce dernier conduit à une diminution rapide de l'efficacité photosynthétique des arbres peu après l'obtention de la surface foliaire maximale. La respiration nocturne aérienne augmente avec la température depuis le débourrement jusqu'à fin juillet et se stabilise jusqu'à la chute des feuilles. Les autres composantes du bilan de carbone sont également modélisées. Les pertes de la respiration aérienne nocturne augmentent depuis le débourrement jusqu'à fin juillet puis se stabilisent jusqu'à la chute des feuilles. La respiration racinaire est du même ordre de grandeur que la respiration aérienne nocturne durant la saison de végétation.

Mots clés : Noyer, *Juglans regia*, modélisation, assimilation nette, respiration, bilan de carbone

ملخص

تم في هذا البحث دراسة التغيرات الموسمية للتبادل الغازي خلال فصل النمو الخضري عند شجرة الجوز صنف (*Juglans regia* L.cv. LARA) وهكذا تم الربط بين مجموعة من المقومات كالتمثيل الضوئي والتنفس الهوائي وتنفس الجذور من أجل الحصول على معطيات متتابعة لهذه العناصر. ولقد توصلنا في هذا البحث إلى معرفة التغيرات اليومية للتمثيل الضوئي بواسطة إنشاء نموذج تكراري يعتمد على عامل الأشعة وتقدم عمر الورقة ومساحتها. و أباتت التجارب أن تقدم عمر الورقة يسبب انخفاضا سريعا لعملية التركيب الضوئي قبل الحصول على أكبر مساحة ورقية كما لوحظ أن التنفس الهوائي الليلي يتزايد منذ بداية تفتح البراعم حتى نهاية شهر يوليو ومن ثم يستقر حتى سقوط الأوراق.

الكلمات المفتاحية : الجوز، *Juglans regia*، التمثيل الكربوني، التنفس، التوازن الكربوني.

Abstract

*The daily fluxes of gas exchange of young branched walnut trees (*Juglans regia* L.cv. LARA) have been investigated over the whole season. Models for net assimilation, aboveground night respiration and root respiration are proposed for the purpose of obtaining continuous data of these components. The daily variations in net assimilation are explained through a multiplicative model involving radiation, leaf area and leaf ageing. The leaf ageing induced a rapid decrease in photosynthetic efficiency soon after the maximal leaf area has been reached. The other components of the carbon balance are also modelled. Similar to net assimilation, the night respiratory losses of the aboveground part increased from budbreak until late July and remained nearly unchanged until leaf fall, in the same way as leaf surface area. Root respiration is of the same magnitude as aboveground respiration over most of the season.*

Key words : walnut - *Juglans regia*, modelisation, net assimilation, respiration, carbon balance

Introduction

La conduite des vergers destinés à la production de fruits ou de bois est complexe. En effet, le fonctionnement écophysologique de la couronne des arbres dépend de nombreux gradients environnementaux tels que la lumière, la température, la vitesse du vent. Ces gradients sont susceptibles d'être modifiés par des choix techniques comme la densité de plantation, la taille, la présence ou non d'espèces associées. Les différences de fonctionnement physiologique ainsi induites se répercutent sur la morphogenèse des arbres et sur l'importance de l'assimilation carbonée. Toutefois, il est difficile dans un système complexe d'évaluer l'effet de chaque facteur. Le travail du présent article contribue à mieux connaître les relations entre flux d'assimilats au cours d'une saison de végétation et l'effet des principaux facteurs environnementaux sur une espèce pérenne, le noyer.

Le noyer (*Juglans regia* L.) est une espèce à double fin (production fruitière et de bois précieux) parmi les plus intéressantes en agroforesterie et elle fait l'objet de nombreux travaux (Germain et al., 1997). Certains résultats relatifs aux échanges gazeux et au devenir des assimilats ont déjà été publiés (Kajji, 1992, Kajji et al. 1993, Lacoïnte et al. 1995).

La respiration des organes pérennes aériens représente un des postes les moins connus du bilan de carbone des arbres. Des mesures directes comme celles effectuées par Yokota et al. (1994), Yokota et Hagihara (1996) sur *Chamaeciparus obtusa* ou par Barden (1974, 1977), Auger (1978) sur pommier, ont montré qu'elle correspond annuellement à une proportion importante de la matière sèche présente dans l'arbre. La respiration souterraine est également peu connue à cause notamment des difficultés de mesure sur l'appareil racinaire in situ et de la respiration du sol (Warembourg, 1977). L'établissement d'un bilan de carbone au cours d'une saison de végétation suppose avoir toutes les données journalières des différentes composantes de ce bilan. Or, ceci s'est révélé impossible par mesure directe. Il a donc fallu évaluer les données manquantes, tant pour l'assimilation nette journalière que pour la respiration. Cette évaluation repose sur l'établissement d'un modèle construit et testé à partir des données disponibles et utilisé pour reconstituer les mesures manquantes à partir des relevés météorologiques. La modélisation des flux de carbone de la partie aérienne a fait l'objet d'autres travaux (Sinoquet et al., 2001) sur jeunes noyers (*Juglans regia* Cv LARA).

Matériel et méthodes

Les arbres étudiés sont des noyers (*Juglans regia* L.) de la variété LARA. Ils sont plantés, sous forme de scions d'un an greffés à environ 15 cm du sol, dans des conteneurs de 200 litres. Le substrat est composé de tourbe et de terre de Limagne argilo-calcaire (1 : 2 ; v : v). Chaque année 20g de NH_4NO_3 sont apportés. Les arbres sont cultivés en conditions naturelles. L'irrigation des arbres est automatique. Ils sont arrosés jusqu'à ce que l'eau de drainage tombe sur un capteur d'humidité placé sous le bac entraînant la fermeture du circuit et l'arrêt de l'irrigation. Dès que le capteur est sec, le circuit s'ouvre et l'irrigation reprend. A la plantation, chaque scion est taillé à 60 cm du sol. Trois à cinq branches latérales sont développées.

La mesure des échanges gazeux est basée sur la détermination de variations de concentration en CO₂ dans un volume ventilé renfermant le matériel végétal.

Les échanges gazeux de la plante avec son environnement ont été mesurés de manière continue du début du printemps à la chute des feuilles en utilisant deux chambres individuelles. Chaque chambre est constituée de deux compartiments, un pour la partie aérienne et l'autre pour le système souterrain. Pour les échanges gazeux de la partie aérienne, les taux de CO₂ sont mesurés par l'analyseur de gaz par absorption d'infra rouge utilisé sur le mode différentiel. La technique de mesure des échanges gazeux utilisée est décrite dans les travaux de DAUDET (1987) et citée dans KAJJI et al., (1996). Pour la respiration souterraine, les mesures de respiration souterraine ont consisté à déterminer les variations de la concentration de CO₂ de l'air entre l'entrée et la sortie du compartiment souterrain. La respiration racinaire a été déduite de la respiration du sol nu due aux microorganismes du sol.

Résultats

Modèle de l'assimilation nette

Le principe des efficacités multiplicatives (Monteith 1972) couramment utilisé pour un couvert homogène et continu a été appliqué au jeune arbre isolé pour déterminer les facteurs de l'assimilation nette diurne (AND)

$$AND = e_i \times e_b \times PAR_i \text{ g (CO}_2\text{)}$$

Avec :

AND : assimilation nette diurne (en g de CO₂/j)

PAR_i : rayonnement photosynthétique actif incident (en Joules/cm²)

e_i : efficacité d'interception de l'arbre pour ce rayonnement (sans dimension)

e_b : efficacité de conversion photosynthétique (g CO₂/Joule)

Dans cette expression l'assimilation nette diurne apparaît comme le résultat de la conversion en énergie chimique ou métabolique avec un rendement e_b, de l'énergie radiative e_i * PAR_i absorbé par l'arbre.

Rayonnement solaire incident

Le rayonnement global journalier RG est mesuré à une station météorologique située à 2 km du site d'expérimentation. Il constitue le facteur climatique le plus important pour expliquer la variabilité de l'assimilation nette. Le PAR incident pouvait être mis sous la forme:

$$PAR_i = k_1 \times k_2 \times SF_{max} \times RG$$

Avec :

PARi : rayonnement photosynthétique actif incident (en Joule/cm²)

RG : rayonnement global (en Joule/cm²)

k1 : facteur de conversion entre RG et PAR (0.48)

k2 : facteur de forme caractéristique de l'arbre étudié, sa valeur est inconnue mais on suppose qu'elle est constante.

SFmax : surface foliaire maximale de l'arbre en m²

Mis sous cette forme le PAR incident apparaît comme le rayonnement PAR qui aurait atteint l'arbre si sa surface foliaire avait été en permanence égale à sa valeur maximale.

L'efficacité d'interception est définie par: e_i

$$e_i = \text{PARa} / \text{PARi}$$

avec :

PARa : rayonnement utile à la photosynthèse absorbé par la plante (en Joule/cm²)

e_i dépend, à priori, des propriétés optiques des feuilles (réflectance, transmittance) et de la surface foliaire présente. S'agissant d'un arbre jeune, nous avons considéré que l'ombrage mutuel des feuilles était suffisamment faible pour considérer l'interception comme proportionnelle à la surface foliaire actuelle (SF).

$$e_i = \text{SF} / \text{SFMAX}$$

Efficienc de conversion : e_b

Elle est définie par le rapport entre l'assimilation nette diurne et le rayonnement utile absorbé

$$e_b = \text{AND} / \text{PARa}$$

Cette efficacité varie avec le rayonnement RG, car la photosynthèse présente un plateau de saturation quand le rayonnement augmente. Par ailleurs, e_b qui traduit l'efficacité photosynthétique de l'arbre dépend de facteurs physiologiques (âge) et sans doute aussi des facteurs climatiques mesurés (température moyenne de l'air Ta, hygrométrie HR, température mini et maxi).

Ces différentes fonctions agissent de façon multiplicative sur e_b de sorte que nous écrivons :

$$e_b = f(\text{RG}) \times g(\text{âge}) \times h(\text{Ta}, \text{HR}, \text{Min}, \text{Max})$$

En définitive, la prise en compte des hypothèses ci-dessus permet d'écrire l'assimilation nette diurne sous la forme suivante :

$$\text{AND} = k1 \times k2 \times \text{RG} \cdot f(\text{RG}) \times g(\text{âge}) \times h(\text{Ta}, \text{HR}, \text{Min}, \text{Max})$$

Les fonctions $g(\text{âge})$ et $h(\text{Ta}, \text{HR}, \text{Min}, \text{Max})$ représentent l'effet de divers facteurs limitants sur la photosynthèse.

Détermination des différentes fonctions introduites dans le modèle

Le modèle multiplicatif ci-dessus contient des fonctions inconnues. Dans un premier temps, leur forme approximative sera définie puis dans un deuxième temps les paramètres dont elles dépendent seront précisés en effectuant une régression non linéaire (estimation par les moindres carrés).

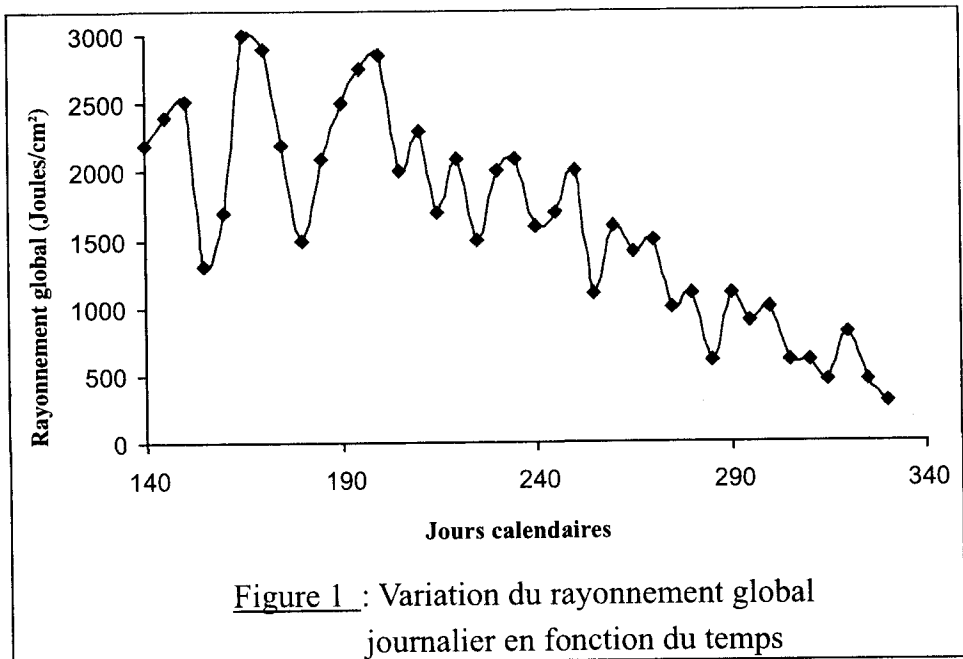
• Fonction de rayonnement : $F(RG)$

La figure 1 représente les différentes valeurs observées de l'assimilation nette diurne (AND) en fonction de RG. L'hypothèse que les points les plus hauts du nuage expérimental n'ont pas d'autres facteurs limitant que le rayonnement a été vérifiée. La courbe enveloppe est alors une approximation de la fonction recherchée $k \times F(RG)$ telle qu'elle a été définie. L'allure de cette courbe en branche d'hyperbole est en accord avec les observations de Daudet (communication personnelle).

La fonction $k \times F(RG)$ peut s'écrire sous la forme :

$$k \times F(RG) = k' \times RG / (RG + b)$$

A ce stade, une première estimation des paramètres k' et b de cette expression est fournie. Ils serviront de valeurs initiales pour l'ajustement définitif du modèle multiplicatif complet par régression non linéaire.



• Fonction de l'âge : g (jour)

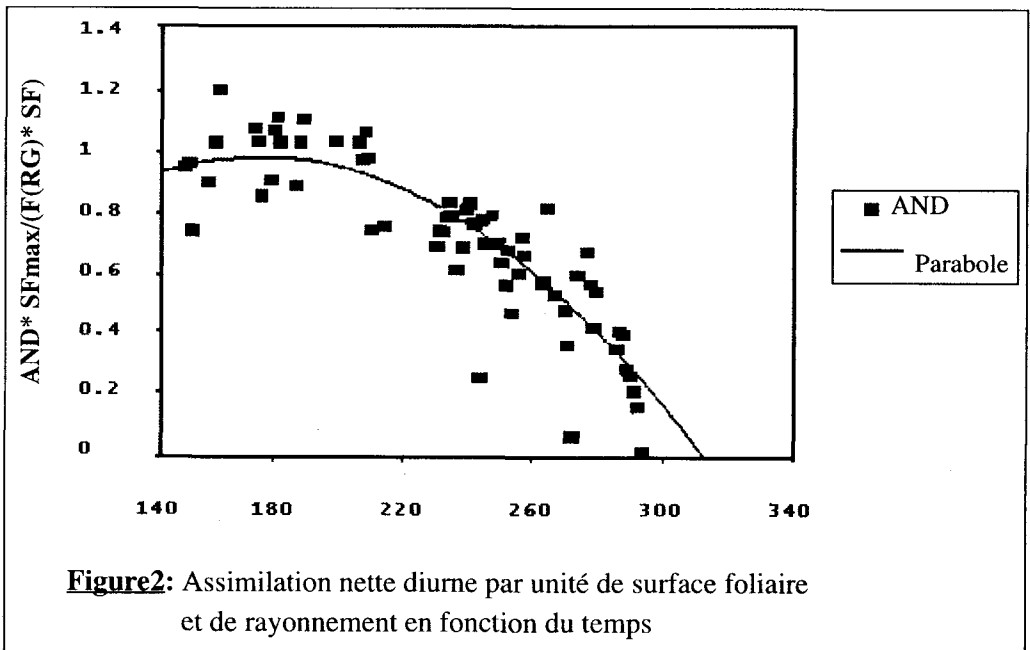
La figure 2 laisse apparaître un gradient de l'assimilation nette par unité de rayonnement global et par m^2 de feuilles en fonction du temps. Sur cette figure on peut observer à partir du jour 180 une diminution de l'assimilation nette en fonction du temps. Ce phénomène est le résultat d'une diminution de l'efficacité due à l'âge.

Après avoir déterminé la fonction $F(RG)$ on peut facilement faire apparaître l'effet de l'âge si on représente $AND \times SF_{max} / F(RG)$ en fonction du jour calendaire. On constate que les points expérimentaux suggèrent une courbe présentant un maximum que l'on pourrait traduire au niveau de l'arbre entier par la conjugaison des effets mentionnés dans la bibliographie :

- mise en place de la fonction photosynthétique lors de l'ontogenèse foliaire (branche croissante) ;
- altération progressive de cette fonction par suite du vieillissement foliaire (branche décroissante).

La fonction de l'âge se présente sous la forme d'une parabole d'équation :

$$g(\text{jour}) = 1 - a (\text{jour} - c)^2$$



Cette expression prend la valeur maximale 1 pour le jour c . Une première estimation des paramètres fournit $a = 0.00005$ et $c = 180$.

Modèle empirique de respiration souterraine

Les mesures effectuées sur le compartiment souterrain ont montré que l'intensité de la respiration est fortement corrélée à la température du sol (coefficient de corrélation = 0.91). Un ajustement exponentiel est en fait plus satisfaisant et conduit à la relation suivante :

$$\text{Log (RespSout)} = 0.086 \times \text{Tsol} + 1.0116$$

Le coefficient de corrélation obtenu est de 0.93.

Les valeurs de respiration du compartiment souterrain ont ainsi pu être estimées à partir de l'équation :

$$\text{Resp Sout} = \exp (0.086 \times \text{Tsol} + 1.00116)$$

ou encore

$$\text{Resp Sout} = 2.75 \times \exp (0.086 \times \text{Tsol})$$

DISCUSSION

Variation du modèle d'assimilation nette avec la date calendaire

Une fois éliminés les effets du rayonnement et de la surface d'interception, l'efficacité d'assimilation varie en fonction de la date calendaire selon une fonction grossièrement parabolique: elle augmente avec le temps jusqu'à la fin juin puis décroît. En première analyse, le facteur explicatif de cette variation serait l'âge physiologique des feuilles, l'efficacité de conversion augmentant lors de l'ontogénèse foliaire puis diminuant au cours de la maturation et de la sénescence.

A l'échelle de la feuille, l'efficacité maximale est observée peu avant la pleine expansion du limbe sur pommier (Kennedy et Johnson, 1981). La partie croissante de la courbe obtenue est ainsi conforme aux résultats de ces auteurs. La seconde partie de la courbe indique une diminution de l'efficacité avec l'âge. Les résultats trouvés dans la bibliographie sont à ce sujet variables, certains auteurs ont trouvé que l'efficacité présente un plateau puis décline fortement au début de l'automne avec la sénescence sur jeunes noyers, alors que cette décroissance est signalée plus précocement et survient un peu après la pleine expansion foliaire dans d'autres travaux de Gordon et Larson, 1968 sur *Pinus resinosa*; Kennedy et Johnson, (1981 sur pommier; Barigah, (1991) sur peuplier.

Modèle de respiration racinaire

Etant donné que l'humidité du sol a été maintenue à un taux voisin de la capacité au champ, le seul facteur climatique pris en compte est la température du sol comme il apparaît dans la relation ci-dessous :

$$I_{resp} = 2.75 \times \exp(0.086 \times T_{sol})$$

I_{resp} : intensité respiratoire (en grammes par jour)

T_{sol} : température du sol (en °C).

Cependant, la respiration du sol sans les racines présente globalement une faible corrélation avec la température ($R^2 = 0.56$). L'examen plus détaillé des points expérimentaux révèle une organisation non aléatoire qui pourrait refléter une évolution saisonnière de l'effet de la température. Il est possible que la microflore du sol nu, qui regroupe un ensemble d'espèces aux réponses respiratoires sans doute différentes, ait évolué quantitativement et qualitativement. La réponse respiratoire à la température de cet ensemble pourrait donc ne pas être une exponentielle unique mais dépendre de paramètres divers évoluant avec le temps, ce qui expliquerait que l'on n'aboutisse pas à une fonction simple et univoque.

Conclusion

L'étude des échanges gazeux des compartiments aérien et souterrain a conduit à l'élaboration de modèles semi-empiriques grâce auxquels il a été possible de reconstituer avec une assez bonne fiabilité les données manquantes. Nous avons ainsi pu établir un bilan complet des entrées et des sorties de CO_2 chez un arbre témoin au cours de son cycle végétatif.

Le modèle d'assimilation retenu, outre l'intérêt d'être maniable, présente l'avantage d'être assez conforme aux connaissances actuelles. L'intérêt principal de ces mesures et de la modélisation est de donner une image dynamique à l'échelle du temps fine des flux de carbone échangés entre l'arbre et son environnement. La bonne concordance observée entre les deux évaluations indépendantes du bilan de matière sèche (l'une déduite des échanges gazeux, l'autre de la mesure directe de la croissance de l'arbre) valide a posteriori la méthodologie de mesure des échanges gazeux ainsi que la modélisation qui a pu en être tirée.

Les premières comparaisons interannuelles montrent que la forme générale du modèle est sans doute stable mais que des phénomènes de vieillissement sont susceptibles de varier de façon importante d'une année à l'autre. La généralisation du modèle suppose donc une étude plus précise du déterminisme climatique du vieillissement foliaire.

Références bibliographiques

- Auger S. (1978). *Photosynthèse et respiration du pommier: cycle annuel en conditions naturelles et au laboratoire. Univ des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse (Dr. sp.c.), Ecologie végétale, 1978/06/29. Faculté des sciences, Montpellier, 99p + ann.*
- Barden J.A. (1974). *Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and growth of young apple trees as influenced by light regime. J. am. Soc. Hort. Sci., 99, (6), 547-551.*
- Barden J.A. (1977). *Apple tree growth, net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight as affected by continuous and intermittent shade. J. am. Soc. hort. Sci., 102, (4), 391-394.*
- Barigah T.S. (1991). *Etude du bilan carboné de deux clones de peupliers à croissance contrastée. Université de Paris-Sud, Thèse (Dr. Es Sci.), 1991/05/31. Faculté des sciences, Orsay, (FRA), 128 p. + ann.*
- Daudet F.A. (1987). *Un système simple pour la mesure in situ des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. Agronomie 7 : 133-139.*
- Germain E., Lespinasse J.M., Delort F., Reynet P., Dumartin J.M. (1997). *Noix : conduite de nouvelles variétés. Fruits et Légumes, (FRA) 158 : 43-45.*
- Gordon J.C., Larson P.R. (1968). *Seasonal course of photosynthesis, respiration and distribution of ¹⁴C in young Pinus resinosa trees as related to wood formation. Plant Physiol., 43 : 1617-1624.*
- Kajji A., Lacointe A., Daudet F.A., Maillard P., Archer P. (1990). *Carbon economy of a young walnut tree. Acta Horticulturae. 284: 223-232.*
- Kajji A., (1992). *Gestion du carbone chez le jeune noyer. Doctorat ès science, Université Blaise Pascal. INRA, Laboratoire de Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier, Clermont-Ferrand, (France), 77p + ann.*
- Kajji A., Lacointe A., Daudet F.A., Archer P., Frossard J.S. (1993). *An experimental system for the quantitative ¹⁴C-labelling of whole trees in situ. Ann. Sci. For. (50) : 309-318.*
- Kajji A., Lacointe A., Daudet F.A., Archer P. (1996). *Etablissement d'un bilan de carbone chez le noyer par mesure des échanges gazeux. Al Awamia. 95: 65-76.*
- Kennedy R.A., Johnson D. (1981). *Changes in photosynthetic characteristics during leaf development in apple. Photosynth. Res., 2, (3) : 213-223.*
- Lacointe A., Kajji A., Daudet F.A., Archer P., Frossard J.S. (1995). *Seasonal variation of photosynthetic carbon flow rate into young walnut and its partitioning among the plant organs and functions. J. Plant. Physiol, 146, (3), 222 - 230.*
- Monteith J.L., (1972). *Principles of environmental Physics., Edward Arnold. London.*
- Robelin M., Mauget J.C. (1977). *Comportement photosynthétique du noyer (Juglans regia). Premières observations sur un couvert continu obtenu à partir d'un semis haute densité. Ann. Agron, 28, (6), 583 - 597.*

Sinoquet H., Le Roux X., Adam B., Améglio T. et Daudet F.A. (2001). RATP : a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies : application to an isolated tree crown. *Plant. Cell and Envir.* 24 : 395 – 406.

Warembourg F., (1977). *Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées par C14*. Thèse d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 154 pp. + biblio.

Yokota T., Ogawa K., Hagihara A. (1994). Dependence of the overground respiration of hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*). *Tree physiol.* 109: 177-184.

Yokota T., Hagihara A., (1996). Changes in the relationship between tree size and aboveground respiration in field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees over three years. *Tree physiol*, 18 : 37-43.