



PARAMETRISATION D'UN MODELE DE PHOTOSYNTHESE FOLIAIRE POUR LE CLONE 1-41 D'EUCALYPTUS PF1 EN PLANTATION AU CONGO

L. MOUNDZEO^{4/1}, Y. NOUVELLON¹, D. NGANGA², J.N.MARIEN¹, D. EPRON³

1-Unité de Recherche sur la productivité des plantations industrielles (UR2PI-CIRAD)

2-Université Marien Ngouabi Brazzaville – Congo

3-Université de Nancy I -France

4-Centre de Recherches Agronomiques de Loudima (CRAL-DGRST)

RESUME

L'objectif de cette étude est d'estimer les principaux paramètres du modèle de Farquhar et al., (1980) pour le clone 1-41 de E.PF1 à partir de courbes A/Ci (Assimilation vs concentration intercellulaire en CO₂) obtenues avec un système de mesure fonctionnant en circuit ouvert (analyseur CO₂/H₂O Licor 6400).

Des mesures d'échange gazeux ont également été effectuées avec un système fonctionnant en circuit fermé (Licor 6200) pour la validation du modèle de photosynthèse. A température de référence de 25°C, le rendement quantique, le facteur de spécificité de la rubisco et les constantes de Michaëlis pour la carboxylation et l'oxygénation étant respectivement fixés à 0,307 mol mol⁻¹, 2456, 40,5 P_a et 27840 P_a, les valeurs de la capacité maximale de transport d'électrons J_{max} sont estimées à 181,7 μmolm⁻²s⁻¹, 168,6 μmolm⁻²s⁻¹ et 142 μmolm⁻²s⁻¹ pour des feuilles échantillonnées à l'extérieur de la couronne des arbres, en position intermédiaire, ou à l'intérieur de la couronne. Les valeurs correspondantes de la vitesse maximale de carboxylation V_{max} sont estimées à 132,5 μmolm⁻²s⁻¹, 119,4 μmolm⁻²s⁻¹ et 96,9 μmolm⁻²s⁻¹. Celles de la respiration à l'obscurité R_d sont respectivement à 1,34 μmolm⁻²s⁻¹, 0,84 μmolm⁻²s⁻¹ et 0,43 μmol m⁻²s⁻¹.

Ces résultats obtenus confirment la capacité de ce modèle à produire des estimations réalistes de photosynthèse à partir des variables micro météorologiques et ouvrent des perspectives intéressantes, en particulier pour la simulation de la photosynthèse du couvert.

ABSTRACT

Aim of this studying is to estimate the mains parameters of Farquhar and al., (1980) for the clone 1-41 E.PF1 from A/C_i curves (assimilation vs partial pressure of CO₂ intercellular air space) obtained with a system measurement functioning in open circuit (analyzer CO₂/H₂O Licor 6200) for the validation of the photosynthesis model.

At the reference temperature of 25°C, the quantum yield, the specific factor for rubisco and Michaëlis constants of rubisco for carboxylation and oxygenation being respectively fixed to 0,307 mol mol⁻¹; 2456; 40,5 P_a and 27840 P_a, Values of maximal capacity of electron transport J_{max} are estimated at 181,7 μmolm⁻²s⁻¹, 168 μmolm⁻²s⁻¹ and 142 μmolm⁻²s⁻¹ for leaves sampled to the exterior of the crown of the trees, in intermediate position or inside the crown. Values correspondantes of the maximal kinetic of carboxylation V_{max} are estimated at 132,5 μmolm⁻²s⁻¹, 119,4 μmolm⁻²s⁻¹ and 96,9 μmolm⁻²s⁻¹. Those of respiration in darkness R_d are respectively to 1,34 μmolm⁻²s⁻¹, 0,84 μmolm⁻²s⁻¹ and 0,43 μmolm⁻²s⁻¹.

These obtained results confirm the capacity of this model to produce photosynthesis realist estimations from micrometeorological variables and open interesting perspectives, especially for the canopy photosynthesis simulations.

Mots clés : Modèles de photosynthèse ; Courbes A/C_i ; Clone 1-41 EPP1 ; Productivité ; Congo.

Key words: Photosynthesis models; A/C_i curves; Clone 1-41 EPP1; Productivity; Congo.

INTRODUCTION

Actuellement, la modélisation permet de plus en plus d'estimer la production des plantations de *Eucalyptus* (Reed *et al.*, 2002).

Ces modèles sont très utilisés dans la gestion des plantations industrielles (Kallarackal et Somen, 1997 ; Battaglia et Sand, 1998) et comprennent de nombreux modules qui interagissent étroitement entre eux (Mc Murtrie *et al.*, 1990a). Parmi les principaux processus simulés de manière plus ou moins mécaniste par ces modules, l'on note : l'extinction du rayonnement solaire dans la canopée, les flux d'énergie entre le couvert végétal et son environnement, l'évapotranspiration, les flux d'eau dans le sol (percolation et extraction racinaire), la photosynthèse et les allocations d'hydrates de carbone vers les différents compartiments de la plante (feuilles, tronc, branches et racines) et la respiration.

La précision des simulations dépend fortement de la précision avec laquelle la valeur des différents paramètres du modèle est connue (Battaglia et sand, 1998 ; Nouvellon *et al.*, 2000). Ainsi une estimation précise des différents paramètres du modèle constitue un préalable nécessaire à l'obtention de bonnes prédictions de la production et de la consommation en eau des plantations.

La photosynthèse est le processus par lequel la plante fixe le carbone atmosphérique pour élaborer les hydrates de carbonés nécessaires à la production de biomasse. Il s'agit donc d'un processus clef qu'il convient de simuler avec précision en fonction des conditions environnementales (éclairage, température et humidité de l'air, état hydrique du sol et de la plante), des capacités photosynthétiques des feuilles, de l'indice foliaire et de l'architecture du couvert (Baldocchi *et al.*, 2001).

Le modèle de Farquhar *et al.* (1980) qui s'appuie sur les principaux mécanismes biochimiques de la photosynthèse foliaire chez les plantes en C₃, est probablement le plus complet et opérationnel (Von Caemmerer et Farquhar, 1981 ; Harley *et al.*, 1992 ; Leroux *et al.*, 1999 ; Leroux *et al.*, 2001 ; Dreyer *et al.*, 2001). Couplé à un modèle de conductance

stomatique (Jarvis, 1976 ; Ball *et al.*, 1987), il permet de simuler la photosynthèse foliaire en fonction du rayonnement incident, de la température foliaire, du stress hydrique et de la concentration atmosphérique en CO₂ au voisinage de la feuille. De plus, différentes approches ont été proposées pour l'appliquer à l'échelle du couvert (De Pury et Farquhar, 1997). Ces avantages expliquent qu'il soit actuellement très utilisé pour estimer la photosynthèse du couvert dans les modèles de production (McMurtrie *et al.*, 1992).

Les principaux paramètres de ce modèle sont la vitesse maximale de carboxylation V_{max} , la capacité maximale de transport d'électrons, J_{max} et la respiration mitochondriale, R_d . L'objectif de cette étude est d'estimer ces paramètres pour le clone *E.PF1 1-41*, afin de disposer d'un outil (modèle de photosynthèse paramétré) pour estimer l'activité photosynthétique et la productivité de ce clone le plus répandu sur le massif.

MATERIEL ET METHODES

Caractéristiques du site d'étude

Les plantations d'*Eucalyptus* couvrent le front atlantique du Congo sur une bande de 30 km à 4° de latitude Sud et 12° de longitude Est.

L'étude s'est effectuée dans une parcelle d'*Eucalyptus* de Hinda (4°25'S, 12°E et 80 m), d'une densité de 700 pieds/ha.

Les travaux de Samba-Kimbata (1978) précisent que le climat de ce site est bas congolais avec des humidités atmosphériques autour de 85 %, une pluviométrie de l'ordre de 1200 mm et des températures qui avoisinent 25°C. On y note pour le régime pluviométrique, un caractère bimodal et une saison sèche entre mai et septembre.

Les sols sont essentiellement ferrallitiques, fortement désaturés et appauvris (FAO, 1998). Ces sols acides sont caractérisés par une homogénéité dans la couleur (gris à la surface et ocre en profondeur), une texture sableuse à sablo-argileuse, une structure particulière, un état chimique pauvre et une capacité faible de rétention de l'eau (Barthes, 1995).

Ce site bénéficie d'une tour de 22 mètres de haut sur laquelle sont placés les capteurs de flux de carbone, d'eau et d'énergie.

Matériel végétal

Cette étude concerne un des clones les plus productifs de l'hybride naturel *Eucalyptus PF1* (clone 1-41). Cet hybride *E.PF1* proviendrait d'un croisement entre *Eucalyptus alba* (arbre mère) avec un groupe de *Eucalyptus* hybrides mal identifiés (arbre père), comprenant *E. grandis*, *E. robusta*, *E. urophylla* et *E. botryoides* (Bouvet, 1995).

Description du modèle de Farquhar

Le modèle proposé par Farquhar et al. (1980) décrit les principaux processus biochimiques et photochimiques impliqués dans la photosynthèse et calcule l'assimilation photosynthétique A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) en fonction de l'éclairement, de la température de la feuille, et des concentrations en O_2 et CO_2 au niveau des sites de carboxylation. Ce modèle est basé sur l'hypothèse que l'assimilation est limitée soit par le flux photosynthétique d'électrons nécessaire à la régénération du RuBP, soit par

la quantité et le niveau d'activation de la Rubisco lorsque les concentrations en RuBP sont saturantes.

Calcul de l'assimilation à concentration saturante de RuB

Les cycles de réduction photosynthétique du carbone (Photosynthetic Carbon Reduction, PCR), et l'oxydation du carbone par photorespiration (Photorespiratory carbon Oxidation, PCO) sont liés par une enzyme commune, la Rubisco.

Dans le cycle PCO, quand l'enzyme catalyse la réaction du RuBP avec une mole d' O_2 , 0,5 mole de CO_2 est libérée (voir Figure 1), d'où:

$$A = V_c - 0.5 V_o - R_d = (1 - 0.5 f) V_c - R_d$$

Dans cette équation (Eq 1), R_d est la respiration mitochondriale ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), V_c est la vitesse de carboxylation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), V_o est la vitesse d'oxygénation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), et f est le rapport V_o/V_c . Les vitesses V_c et V_o peuvent être calculées selon les 2 équations ci-dessous (Farquhar, 1979):

$$V_c = V_{c\max} \frac{C}{C + K_c(1 + 0/K_o)} \cdot \frac{R}{R + K'_r} = V_{c\max} \frac{C/K_c}{1 + C/K_c + 0/K_o} \cdot \frac{R/K'_r}{1 + R/K'_r} \quad \text{Eq. 2a}$$

et

$$V_o = V_{o\max} \frac{O}{O + K_o(1 + C/K_c)} \cdot \frac{R}{R + K'_r} = V_{o\max} \frac{O/K_o}{1 + C/K_c + O/K_o} \cdot \frac{R/K'_r}{1 + R/K'_r} \quad \text{Eq. 2b}$$

$V_{c\max}$ et $V_{o\max}$ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) sont les vitesses maximales pour la carboxylation et l'oxygénation du RuBP, C (Pa) et O (Pa) sont les pressions partielles pour le CO_2 et l' O_2 en équilibre avec leurs concentrations dissoutes dans les chloroplastes. K_c (Pa) et K_o (Pa) sont

les constantes de Michaelis-Menten pour les réactions de carboxylation et d'oxygénation.

R est la concentration de RuP2 libre (non lié) et K'_r est la constante effective de Michaelis-Menten pour le RuP2.

A partir de ces 2 équations, on peut calculer le rapport ϕ entre l'oxygénation et la

carboxylation:

$$f = \frac{V_o}{V_c} = \frac{V_{o \max}}{V_{c \max}} \cdot \frac{O / K_o}{C / K_c} \quad \text{Eq. 3}$$

Ce rapport f peut être exprimé en fonction du

facteur de spécificité de la Rubisco t défini par:

$$t = \frac{V_{c \max}}{V_{o \max}} \frac{K_o}{K_c} = \frac{\frac{V_c}{V_o}}{\frac{C}{O}} = \frac{f}{\frac{C}{O}} \quad \text{Eq. 4}$$

d'où :

$$f = \frac{O}{t C}, \quad \text{Eq. 5}$$

et donc

$$A = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i} \right) V_c - R_d \quad \text{Eq. 6}$$

Pour des concentrations saturantes de RuBP,

$$\begin{cases} \frac{R}{R + K'_r} \rightarrow 1 \\ d'où V_c \rightarrow W_c = V_{c \max} \frac{C}{C + K_c (1 + O / K_o)} \end{cases} \quad \text{Eq. 7}$$

Dans ces conditions, l'assimilation peut donc

être calculée selon:

$$A = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i} \right) W_c - R_d = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i} \right) \left(\frac{V_{c \max} C}{C + K_c (1 + O / K_o)} \right) - R_d \quad \text{Eq. 8}$$

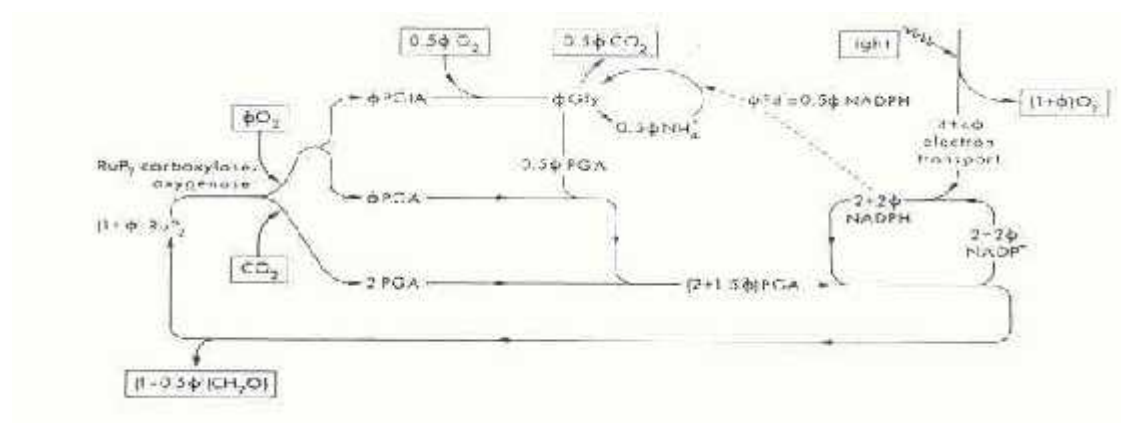


Figure 1 : Représentation simplifiée des cycles de réduction photosynthétique du carbone (PCR), d'oxydation du carbone par photorespiration (PCO), et du cycle de régénération du NADPH par le flux photosynthétique d'électrons (Farquhar et al., 1980)

Calcul de l'assimilation lorsque la régénération du RuBP est limitante

La régénération du RuBP à partir de 2 molécules de PGA nécessite du pouvoir réducteur fourni par le NADPH, devant lui même être régénéré grâce au flux d'électrons produit au niveau des photosystèmes. Lorsque ce flux d'électrons est insuffisant pour satisfaire la demande (par exemple en condition de faible éclaircissement), la concentration en RuBP diminue, limitant ainsi la vitesse de carboxylation.

Le calcul de la vitesse de carboxylation lorsque la photosynthèse est limitée par la régénération du RUBP se base donc sur :

niveau des photosystèmes ; ii) une estimation de la quantité d'électrons consommé pour chaque carboxylation réalisée:

Chaque carboxylation produit 2 molécules d'acide phosphoglycérique (PGA). Chaque PGA est d'abord phosphorylée puis réduite, ce qui nécessite une molécule d'ATP et une molécule de NADPH.

Chaque oxygénation produit une molécule de PGA et une de phosphoglycolate. La molécule de phosphoglycolate produit à son tour 0,5 molécule de PGA.

La vitesse de production du PGA est donc:

$$P_{PGA} = 2 V_c + 1.5 V_o \quad \text{Eq. 9}$$

Les évènements qui suivent l'oxygénation d'une mole de RuP2 incluent la libération puis la refixation de 0,5 mol d'ammoniac, une séquence qui nécessite l'utilisation de 2 Fd⁻ (ferredoxine réduite) par

NH₄⁺. Le cycle PCO a donc un coût additionnel de 0,5 NADPH pour chaque 0,5 NH₄⁺ refixé. Ainsi, la consommation de NADPH, C_{NADPH} peut être calculée selon:

$$C_{NADPH} = (2 V_c + 1.5 V_o) + 0.5 V_o = (2 + 2f) V_c \quad \text{Eq. 10}$$

d'où:

$$V_c = \frac{C_{NADPH}}{(2 + 2f)} \quad \text{Eq. 11}$$

Comme 2 moles d'électrons sont nécessaires pour la production d'1 mole de NADPH, un flux d'électrons J (exprimé en μmol d'électrons m^{-2} de feuille s^{-1}) de

$2(2+2f)V_c$ est donc nécessaire pour répondre à la consommation de NADPH. La vitesse maximale de carboxylation permise par le flux d'électrons est donc:

$$W_j = \frac{J}{2(2 + 2f)} = \frac{J C}{4(C + O/t)} \quad \text{Eq. 12}$$

Comme un photon doit être absorbé par chacun des photosystèmes pour faire passer un électron du niveau de l'H₂O à celui du NADP⁺,

il s'en suit que le flux potentiel d'électrons J peut être calculé en fonction du flux de photons photosynthétiquement actifs I (μmol de photons m^{-2} de feuille s^{-1}) selon:

$$J = 0.5 a (1 - f) I \quad \text{Eq. 13}$$

où a représente l'absorptance de la feuille (fraction de photons incidents absorbés par la feuille, le reste des photons étant soit transmis soit réfléchis par la feuille), et f représente la fraction de photons absorbés non utilisée pour la production du flux photosynthétique d'électrons (photons perdus par fluorescence,

ou absorbés par des tissus autres que les antennes collectrices). La fraction f est minimale lorsque l'éclairement est faible (f tend vers $f_{\min}$ lorsque I tend vers zéro), et augmente avec l'éclairement, de sorte que J n'est pas relié linéairement à I , mais tend vers une valeur asymptotique $J_{\max}$ pour des éclaircements importants. Ainsi J est souvent calculé selon (Smith, 1937) :

$$J = \frac{a I}{\left(1 + \frac{a^2 I^2}{J_{\max}^2}\right)^{1/2}}, \quad \text{Eq. 14}$$

où $J_{\max}$ (μmol d'électrons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) représente la capacité maximale de transport d'électrons, et α (mol d'électrons mol^{-1} de photons incidents) est le rendement lumineux apparent pour des

éclaircements proches de zéro ($\alpha = a (0,5 - 0,5 * f_{\min})$).

Ainsi, lorsque l'assimilation est limitée par la régénération du RuBP, elle peut être calculée selon:

$$A = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i}\right) W_j - R_d = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i}\right) \left(\frac{J C}{4 (C + O/t)}\right) - R_d = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i}\right) \left(\frac{\frac{a I}{\left(1 + \frac{a^2 I^2}{J_{\max}^2}\right)^{1/2}} C}{4 (C + O/t)}\right) - R_d \quad \text{Eq. 15}$$

L'assimilation photosynthétique se produit, soit en condition de RuBP saturant, soit

en condition de RuBP limitant ; d'où:

$$A = \left(1 - \frac{0.5 O}{t C_i} \right) \min (W_c, W_j) - R_d \quad \text{Eq. 16}$$

Dans cette équation, min signifie le minimum de: on calcule donc séparément W_c

(Eq. 7) et W_j (Eq. 12), et on retient la valeur minimale pour le calcul de A.

Paramètres du modèle de Farquhar

Il ressort de ces équations que les principaux paramètres du modèle de Farquhar sont V_{cmax} , J_{max} , R_d , K_o , K_c , t et a . Tous ces paramètres à l'exception d' a varient en

fonction de la température de la feuille. L'effet de la température sur R_d , K_o , K_c , t est généralement calculé selon (e.g. Medlyn *et al.*, 2002):

$$P(T) = P(T_{ref}) \cdot \exp \left[\frac{\Delta H_a}{R T_{ref}} \left(1 - \frac{T_{ref}}{T} \right) \right] \quad \text{Eq. 17}$$

où $P(T)$ est la valeur du paramètre à la température T (K), et $P(T_{ref})$ est la valeur du paramètre à une température de référence (25°C, soit 298.16 K), ΔH_a (J mol⁻¹) est l'énergie d'activation, R est la constante des gaz parfaits (8,3143 J K⁻¹ mol⁻¹).

Les effets de la température sur V_{cmax} et J_{max} sont décrits par une équation similaire, qui inclue cependant un terme pour prendre en compte les processus de désactivation qui se produisent au delà de l'optimum de température (Leuning *et al.*, 1997; Dreyer *et al.*, 2001):

$$P(T) = P(T_{ref}) \cdot \frac{\exp \left[\frac{\Delta H_a}{R T_{ref}} \left(1 - \frac{T_{ref}}{T} \right) \right]}{1 + \exp \left[\frac{\Delta S T - \Delta H_d}{R T} \right]} \left\{ 1 + \exp \left[\frac{\Delta S T_{ref} - \Delta H_d}{R T_{ref}} \right] \right\} \quad \text{Eq. 18}$$

où ΔS (J K⁻¹ mol⁻¹) est l'entropie, et ΔH_d (J mol⁻¹) est l'énergie de désactivation du

paramètre en question. Dériver cette équation nous permet d'estimer la température optimale pour un paramètre donné:

$$T_{opt} = \frac{\Delta H_d}{\Delta S - R \ln \left[\frac{\Delta H_a}{(\Delta H_d - \Delta H_a)} \right]} \quad \text{Eq. 19}$$

DH_a représente le taux d'accroissement exponentiel de la fonction en dessous de l'optimum, tandis que DH_d traduit la vitesse de décroissance de la fonction au delà de l'optimum de température.

En ce qui concerne les paramètres K_o , K_c , t , leur valeur à température de référence (25°C) et leur courbe de réponse à la température sont mesurées soit *in vitro*, soit *in vivo* grâce à de nouvelles techniques. Comme ils reflètent des propriétés intrinsèques de la Rubisco, ils sont généralement considérés comme peu variables d'une espèce à l'autre. La valeur estimée des paramètres peut cependant varier légèrement suivant les auteurs et méthodes d'estimation (e.g. Dreyer *et al.*, 2001; Medlyn *et al.*, 2002). Comme le signalent Medlyn *et al.* (2002), les fonctions obtenues récemment par Bernacchi *et al.* (2001) sont sans doute les plus appropriées car elles ont été obtenues *in vivo*, donc sans destruction de la feuille, et sont donc les plus susceptibles de refléter précisément l'activité au sein de la feuille. Dans la suite de notre étude, nous utiliserons donc ces fonctions pour simuler la photosynthèse des *Eucalyptus PF1 1-41*. Ces courbes de réponse à la température obtenues par Bernacchi *et al.* (2001) présentent des valeurs estimées des paramètres qui sont reportées dans le tableau I.

Dispositif expérimental

Deux systèmes de photosynthèse (Li-6200 ; Li-6400, Inc., Lincoln, USA) ont permis d'effectuer des mesures d'échange gazeux foliaire.

Pour des raisons d'accès au houppier, des arbres placés autour de la tour Eddy corrélation ont été sélectionnés pour ces mesures. Ces arbres dont le houppier est subdivisé en trois niveaux et trois catégories de feuilles échantillonnées de la périphérie à l'intérieur de la couronne, sont très représentatifs de la parcelle de *Eucalyptus* avec des classes de hauteur et de circonférence

comprises entre 14,9-17,5 m et 40,4 - 45,5 cm pendant la période d'étude.

En juin 2003, des mesures ont été réalisées avec le Licor 6400 sur un nombre restreint de feuilles pour obtenir des courbes A/C_i destinées à calibrer le modèle de Farquhar. De telles courbes ne peuvent être facilement obtenues avec le Licor 6200 du fait de l'impossibilité de faire varier les concentrations en CO_2 sur une large gamme.

Les feuilles utilisées pour l'obtention des courbes A/C_i ont été choisies dans la partie supérieure du houppier (la zone du houppier qui reçoit le plus de lumière et qui est ainsi susceptible de contribuer le plus à la photosynthèse du couvert). Du fait de leur position respective, ces feuilles sont exposées à différents climats lumineux (plus de lumière vers la périphérie de la couronne), et n'ont pas le même âge (l'âge est plus avancé vers le centre de la couronne).

Une courbe A/C_i est obtenue en plaçant la feuille en condition d'éclairement saturant ($1600 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), puis en faisant varier la concentration en CO_2 dans la chambre de mesure (C_a), de manière à obtenir différentes concentrations en CO_2 dans les espaces intercellulaires (C_i); la première mesure effectuée à éclairciment nul a pour but d'estimer la respiration mitochondriale.

La température dans la chambre est fixée à une température légèrement supérieure à la température ambiante et l'humidité relative est régulée de manière à éviter tout risque de condensation dans l'analyseur, tout en permettant une bonne ouverture des stomates.

Lorsque la série de mesure est terminée, la feuille est prélevée et ramenée au laboratoire pour mesurer sa surface spécifique (surface foliaire par unité de masse sèche de feuille) et la teneur en N, en vue d'établir des corrélations entre ces paramètres et ceux du modèle de Farquhar.

Entre mai et octobre 2001, les mesures effectuées avec le Licor 6200 ont été réalisées sur un grand nombre de feuilles sélectionnées à différentes positions dans la canopée (partie supérieure, moyenne et inférieure de la périphérie à l'intérieur de la couronne), et à différents moments de la journée afin d'obtenir des mesures dans différentes conditions d'éclairement, de température et d'humidité relative.

Lorsque la série de mesure est terminée, la feuille est prélevée et ramenée au laboratoire pour l'estimation de la surface foliaire.

Ces 500 observations faites avec le Licor 6200, constituent une base de données pour la validation du modèle de Farquhar.

Tableau I : Valeurs estimées à température de référence (25°C) des paramètres K_c , K_o , t et des énergies d'activation, désactivation et d'entropie des paramètres de modèle de Farquhar et al., (1980) pour E .

Paramètres	Unités	Valeurs estimées	Source
K_c (25°C)	Pa	40,5	Bernacchi et al, 2001
$DH_a(K_c)$	J mol ⁻¹	79430	Bernacchi et al.2001
K_o (25°C)	Pa	27840	Bernacchi et al.2001
$DH_a(K_o)$	J mol ⁻¹	36380	Bernacchi et al.2001
t (25°C)	-	2456	Bernacchi et al, 2001
$DH_a(t)$	J mol ⁻¹	-37830	Bernacchi et al, 2001
$DH_a(R_d)$	J mol ⁻¹	53791	Kirschbaum et Farquhar 1984
$DH_a(V_{cmax})$	J mol ⁻¹	60790	Kirschbaum et Farquhar 1984
$DH_d(V_{cmax})$	J mol ⁻¹	200000	Kirschbaum et Farquhar 1984
$DS(V_{cmax})$	J molm ⁻¹ K ⁻¹	636	Kirschbaum et Farquhar 1984
$DH_a(J_{max})$	J mol ⁻¹	43790	Kirschbaum et Farquhar 1984
$DH_d(J_{max})$	J mol ⁻¹	200000	Kirschbaum et Farquhar 1984
$DS(J_{max})$	J mol ⁻¹ K ⁻¹	644	Kirschbaum et Farquhar 1984

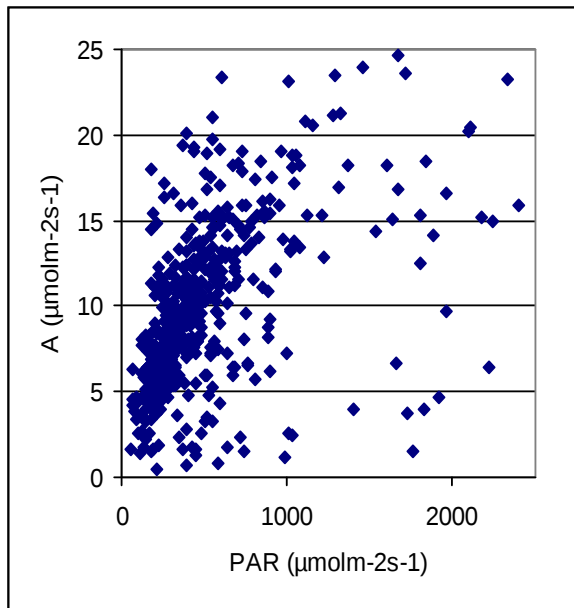


Figure 2a : Réponse de la photosynthèse foliaire au rayonnement photosynthétique actif (PAR)

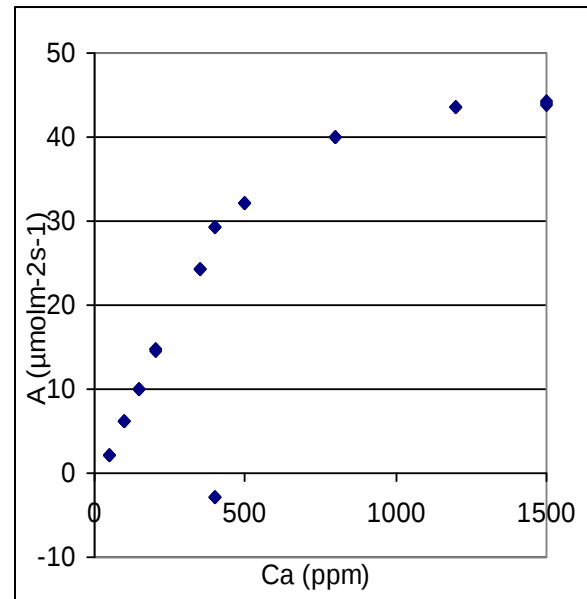


Figure 2b : Réponse de la photosynthèse foliaire à la concentration du CO_2 au voisinage de la feuille par Li 6400

Méthodologie pour l'estimation de V_{cmax} , J_{max} , et R_d à partir des courbes A/C_i

La méthodologie utilisée pour estimer ces 3 paramètres est similaire à celle suivie par Leuning *et al.* (1991), Wullschleger (1993), Epron *et al.* (1995), Harley et Baldocchi (1995), Leroux *et al.* (1999), et bien d'autres auteurs.

1. Dans un premier temps, la mesure d'assimilation obtenue à l'obscurité ($\text{PAR} = 0 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) est utilisée pour estimer R_d . La mesure d'assimilation obtenue à l'obscurité correspond en fait à une mesure de respiration nocturne, R_n . Or il est connu que la respiration mitochondriale est partiellement inhibée à la lumière. Pour des *Eucalyptus grandis*, Grassi *et al.* (2002)

ont trouvé un rapport R_d/R_n de l'ordre de 0,59. Nous avons donc utilisé ce coefficient correcteur pour estimer R_d à partir des mesures de R_n .

2. Une fois que R_d est estimé, nous utilisons les mesures obtenues à des C_i inférieurs à 25 Pa pour estimer V_{cmax} . En effet, à éclaircement saturant, pour des valeurs faibles de C_i , la photosynthèse n'est pas limitée par le transfert d'électrons mais par la quantité, les propriétés cinétiques et l'état d'activation de la Rubisco, et c'est donc l'Eq. 8 qui doit être utilisée pour estimer l'assimilation. V_{cmax} est estimé en utilisant une procédure itérative (fonction 'fminsearch' de Matlab) basée sur la

méthode 'simplex' (Nelder and Mead, 1965) qui recherche la valeur de V_{cmax} qui minimise les écarts entre assimilations mesurées et

assimilations simulées, e.g. qui donne une valeur minimale à la fonction de coût E_1 définie par:

$$E_1 = \frac{1}{n_{obs}} \sum_{i=1}^{n_{obs1}} (A_{sim1i} - A_{mes1i})^2, \quad \text{Eq. 20}$$

où n_{obs1} représente le nombre de mesures pour lesquelles $C_i < 25$ Pa, A_{mes1} les mesures d'assimilation obtenues à ces concentrations de CO_2 intercellulaire, et A_{sim1} les assimilations calculées à partir de l'Eq. 8 et des C_i mesurés.

utilisant l'ensemble des mesures de la courbe A/C_i , et l'Eq. 16. Là encore on utilise la fonction 'fminsearch' de Matlab (d'autres procédures itératives peuvent aussi convenir) qui recherche la valeur de J_{max} qui donne une valeur minimale à la fonction de coût E_2 définie par:

3. Lorsque R_d et V_{cmax} sont connus, on peut facilement estimer J_{max} en

$$E_2 = \frac{1}{n_{obs}} \sum_{i=1}^{n_{obs}} (A_{simi} - A_{mesi})^2, \quad \text{Eq. 21}$$

où n_{obs} représente le nombre total de mesures, A_{mes} les mesures d'assimilation, et A_{sim} les assimilations calculées à partir de l'équation (Eq. 16) et des C_i mesurés.

Au cours de cette procédure de calibration, la valeur des paramètres K_o , K_c , et t (utilisés dans les Eq. 8 et 16) est calculée à partir des températures foliaires mesurées en utilisant l'équation (Eq. 17) et des valeurs estimées des paramètres donnés (Tableau 1). Il en est de même pour les courbes de réponse à la température de V_{cmax} , J_{max} , et R_d (Eq. 18 et Tableau 1), et pour la valeur du paramètre α (0,307). La concentration en O_2 est fixée à 21000 Pa.

Validation du modèle

Après paramétrisation du modèle de Farquhar, l'évaluation de la capacité prédictive du modèle est réalisée en 3 étapes:

1. Tout de suite après la calibration, nous vérifions la capacité du modèle à reproduire les courbes A/C_i observées: dans ce cas, le modèle utilise les C_i et températures foliaires mesurées pour calculer l'assimilation (Eq. 16), et les

assimilations simulées sont comparées aux assimilations mesurées;

2. Dans un deuxième temps, le modèle de Farquhar est couplé au modèle de conductance stomatique de Ball et Berry (Ball et al., 1987) mais en utilisant la solution analytique proposée par Baldocchi (1994) pour estimer les 3 inconnues (A , g_{sH_2O} et C_i), et nous vérifions la capacité du modèle à reproduire l'assimilation mesurée sur les trois catégories de feuilles ayant servi à l'estimation de V_{cmax} , J_{max} , et R_d : dans ce cas, le modèle couplé utilise en entrée les valeurs de PAR, C_a , HR (humidités relatives), g_{aH_2O} et températures foliaires pour calculer l'assimilation, et les valeurs d'assimilation simulées sont donc comparées à celles qui ont été mesurées dans ces mêmes conditions;
3. Dans un troisième temps, le modèle de Farquhar paramétré au cours de l'étape 1, et couplé au modèle de Ball et Berry est appliqué sur le jeu de données collecté avec le Li 6200. Les valeurs d'assimilation simulées (à partir des valeurs de PAR, C_a , HR, g_{aH_2O} et températures foliaires mesurées) et mesurées sont comparées.

Pour l'évaluation des résultats (capacité prédictive du modèle), nous avons recours à 3 indicateurs:

1. Le coefficient de corrélation, r^2 ;

2. Les RMSE (Root Mean Square Errors ou en français la racine carré de la moyenne des carrés des erreurs) définies selon:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n_{obs}} \sum_{i=1}^{n_{obs}} (A_{simi} - A_{mesi})^2} \quad \text{Eq. 22}$$

3. La dispersion des résidus autour d'une droite de pente 1 (droite 1:1) sur un graphique où les assimilations mesurées sont présentées en abscisse, et les assimilations simulées sont présentées en ordonnée. Plus les points sont proches de la droite 1:1, meilleure est la capacité prédictive du modèle.

Enfin les valeurs estimées de V_{cmax} , J_{max} , et R_d ou d'autres paramètres ou variables d'intérêt (comme les points de compensation pour le CO_2 , ou les rapports J_{max}/V_{cmax}) sont comparées à des valeurs rapportées dans la littérature.

RESULTATS

Courbes de réponse de la photosynthèse foliaire

Les figures 2a et 2b représentent les courbes de réponse respectives de la photosynthèse foliaire au rayonnement photosynthétique actif et à la concentration atmosphérique du CO_2 . En Figure 2a, le point de compensation pour la lumière se situe entre 20 et 40 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ et l'éclairement devient saturant à partir de 1000 à 1200 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ pour des valeurs d'assimilation comprises entre 15 et 25 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Ces valeurs d'assimilation à éclairement saturant sont obtenues à des concentrations en CO_2 atmosphérique ambiantes de l'ordre de 330 à 380 ppm.

La figure 2b montre qu'une augmentation de la concentration en CO_2

atmosphérique est suivie des valeurs de photosynthèse foliaire plus élevées, de l'ordre de 40 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Estimation des paramètres majeurs de photosynthèse foliaire à partir des courbes A/Ci

Les valeurs de la vitesse maximale de carboxylation, la capacité maximale de transport d'électrons et la respiration mitochondriale obtenues à partir des courbes A/Ci suivant la procédure de calibration décrite plus haut, sont reportées dans le tableau 2 à une température de références de 25°C : les feuilles à l'extérieur de la couronne présentent des valeurs plus importantes que les feuilles situées à l'intérieur de la couronne ; les feuilles de position intermédiaire présentent des valeurs proches de la moyenne.

Les valeurs moyennes de la vitesse maximale de carboxylation et la capacité maximale de transport d'électron sont respectivement de 116,3 et 164,3 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ à 25°C et 77,4 et 125,1 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ à 20°C.

Ces valeurs moyennes des paramètres majeurs de la photosynthèse foliaire (tableau III et figure 3), augmentent avec la température mais une déclinaison des allures de la courbe relative à la capacité maximale de transport d'électrons et la vitesse maximale de carboxylation est notée au delà des valeurs thermiques

optimales respectives (35°C pour V_{cmax} et 32°C pour J_{max}) ; le rapport $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ décroît avec la température.

Validation du modèle de Farquhar couplé au modèle de conductance de Ball et Berry

Le modèle de Farquhar couplé au modèle de conductance stomatique de Ball et Berry (ou à un autre modèle de conductance tel que le modèle de Jarvis) permet de simuler la photosynthèse foliaire à partir des variables environnementales (PAR, humidités relatives, Ca, température, vitesse du vent), ce que ne permet pas le modèle de Farquhar seul (car il simule l'assimilation à partir des valeurs de Ci qui n'est pas une variable environnementale).

Les figures 4a, 4b et 4c représentent des courbes A/Ci mesurées et simulées après calibration pour les trois catégories de feuilles à partir du jeu de données du Li-6400 ; Une comparaison en Figure 4d, des assimilations mesurées et simulées par le modèle de Farquhar couplé au modèle de conductance de Ball et Berry est faite.

Pour toutes ces figures, une reproduction fidèle de courbes A/Ci mesurées et simulées est observée avec $R^2 > 0,99$ et RMSE de l'ordre de $1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

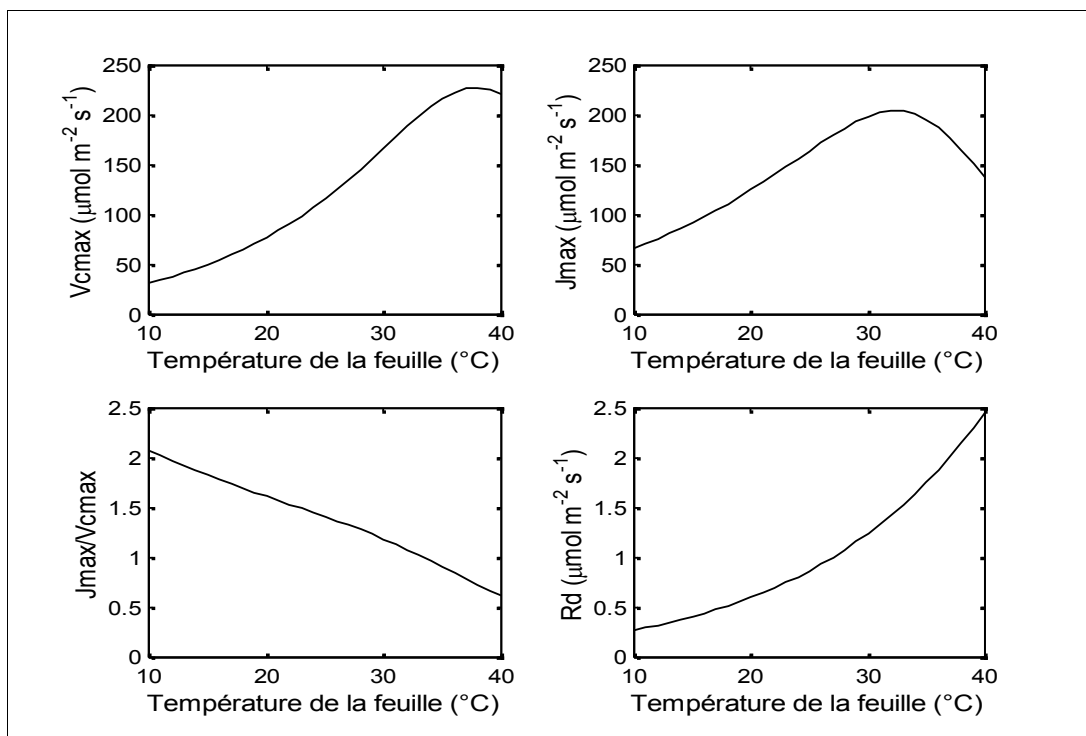
Des résultats de l'ordre de 0,49 pour R^2 , RMSE comprises entre 3,5 et $4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ et des points très dispersés autour de la droite 1:1 sont obtenus lorsque le modèle couplé est appliqué sur le jeu de données du Li-6200 (figure 5) : la figure 5c compare la photosynthèse mesurée et simulée lorsque le jeu de paramètres est appliqué sur les feuilles échantillonnées vers l'intérieur de la couronne ; les valeurs moyennes de photosynthèse simulée ($10,64 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) et mesurée ($10,33 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) sont très proches. Par contre, une surestimation de la photosynthèse est notée lorsque les jeux de paramètres obtenus sont appliqués sur les feuilles situées vers l'extérieur du houppier (figures 5a et 5b). Ce résultat suggère que les capacités photosynthétiques des feuilles échantillonnées à l'intérieur de la couronne seraient plus représentatives des capacités photosynthétiques moyennes des 500 feuilles échantillonnées sur l'ensemble du houppier lors de la campagne de mesure effectuée en 2001.

Tableau II: Valeurs de V_{cmax} (25°C), J_{max} (25°C), et R_d (25°C) estimées lors de la calibration du modèle de Farquhar à partir des courbes A/Ci, et coefficients de corrélation et RMSE calculés en comparant les valeurs d'assimilation simulées (après calibration) et mesuré

	V_{cmax} (25°C) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	J_{max} (25°C) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_d (25°C) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	r^2	RMSE ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Feuille à l'extérieur de la couronne	132,5	181,7	1,34	0,9973	1,11
Feuille intermédiaire	119,4	168,6	0,84	0,9958	1,05
Feuille à l'intérieur de la couronne	96,9	142,7	0,43	0,9964	0,71
Valeurs moyennes	116,3	164,3	0,87	0,9965	0,96

Tableau III : Valeurs moyennes de V_{cmax} , J_{max} , et R_d pour différentes températures de référence.

Température de la feuille	V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	J_{max}/V_{cmax}
15	50.4	92.3	0.41	1.83
20	77.4	125.1	0.60	1.62
25	116.3	164.3	0.87	1.41
30	167.3	198.7	1.25	1.19
35	216.5	196.0	1.76	0.91
40	221.4	137.2	2.46	0.62

Figure 3 : Variations avec la température de la valeur moyenne de V_{cmax} (Fig 3a), J_{max} (Fig 3b), du rapport J_{max}/V_{cmax} (Fig. 3c) et de R_d (Fig. 3d).

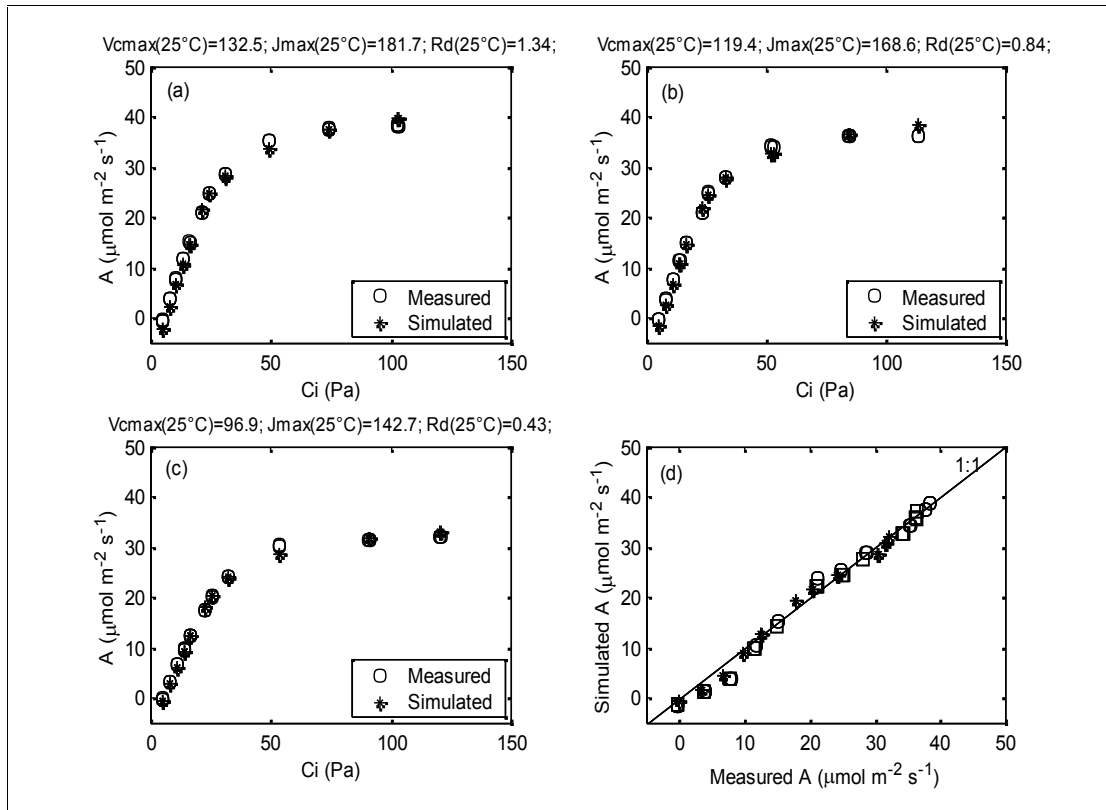


Figure 4 : Courbes A/C_i mesurées et simulées après calibration du modèle de Farquhar pour la feuille située à l'extérieur (Fig 4a), en position intermédiaire (Fig 4b), vers le centre de la couronne (Fig 4c). Les valeurs des paramètres estimés sont précisées sur chaque figure. Fig 4d: comparaison assimilations mesurées et simulées par le modèle de Farquhar couplé au modèle de conductance de Ball et Berry.

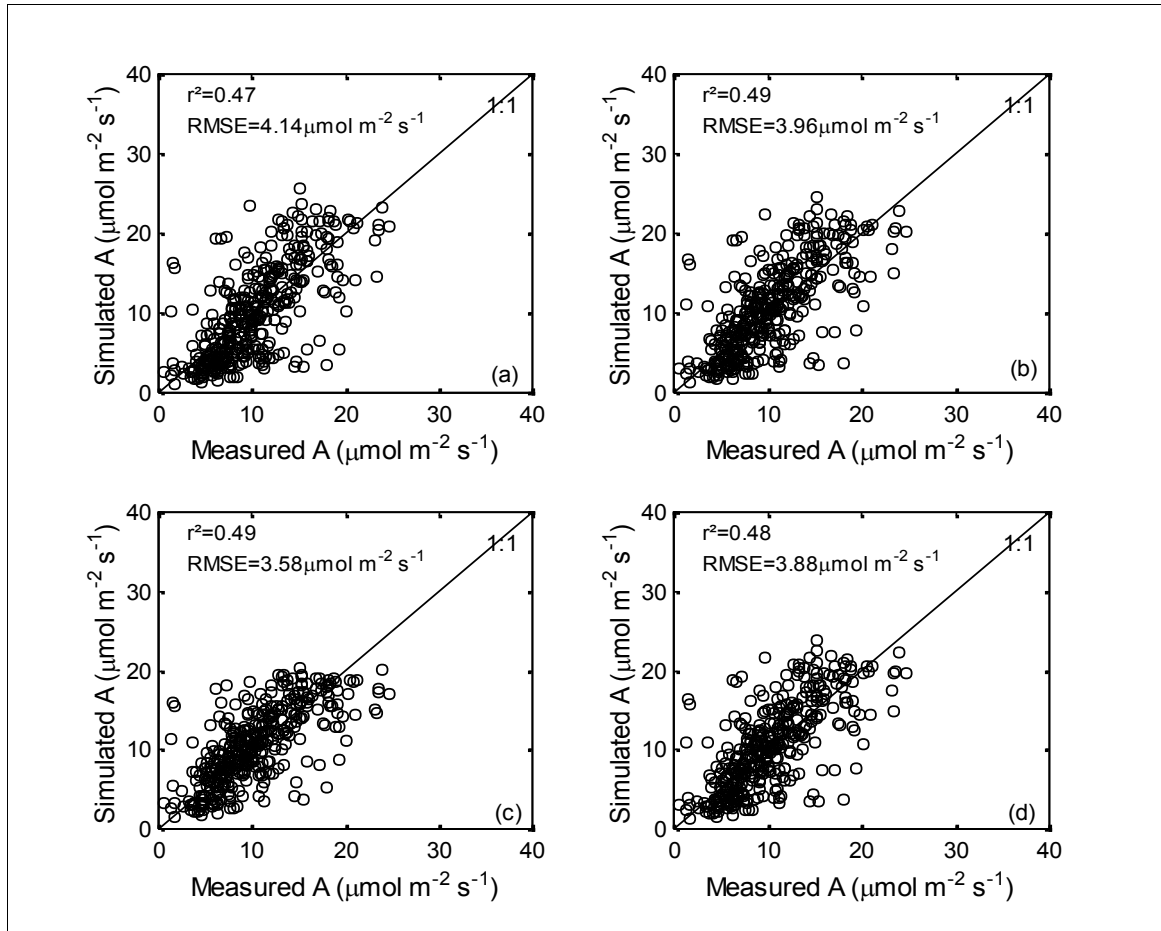


Figure 5 : Comparaison des photosynthèses mesurées et simulées en utilisant les valeurs de V_{cmax} , J_{max} et R_d obtenus sur la feuille échantillonnée à l'extérieur de la couronne (Fig. 5a), à un niveau intermédiaire (Fig. 5b), à l'intérieur de la couronne (Fig. 5c) ou la valeur moyenne des paramètres obtenus sur les trois catégories de feuilles (Fig. 5 d).

DISCUSSION

Ces résultats permettent d'estimer les capacités photosynthétiques de plusieurs feuilles du clone 1-41 de *E.PF1* et de vérifier la capacité du modèle de Farquhar ou du modèle de Farquhar couplé à un modèle de conductance stomatique de simuler correctement la photosynthèse foliaire ; ils sont très proches de la littérature.

Malgré la forte dispersion de points qui peut s'expliquer principalement par le fait que les mesures ont été obtenues dans différentes conditions de température et d'humidité de l'air, et sur un matériel végétal hétérogène (différences d'âge et de position dans le houppier), le nuage de points observé, évoque tout de même la forme classique d'une courbe de réponse de la photosynthèse à l'éclairement.

Les valeurs d'assimilation obtenues à éclaircissement saturant, comprises entre 15 et 25 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ sont proches des estimations obtenues par Grassi *et al.*, (2002) sur *Eucalyptus grandis* dont les valeurs moyennes sont comprises entre 13,4 et 22,6 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ suivant les amendements azotés.

Les valeurs moyennes obtenues de la vitesse maximale de carboxylation, de la capacité maximale de transport d'électrons et la respiration mitochondriale sont de l'ordre respectif de 116,3 ; 164,3 et 0,87 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ à 25°C et 77,4 ; 125,1 et 0,60 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ à 20°C et vont dans le même sens que celles obtenues par Jeanningros (2003) sur une jeune plantation des clones de *Eucalyptus* (1-41 *EPF1* ; 18-50 *UG*), et par bien d'autres auteurs ayant travaillé sur différents écosystèmes (ex : Leuning *et al.*, 1991a ; de Pury et Farquhar, 1997 ; Thornley *et al.*, 1998 ; Leroux *et al.*, 1999a,b).

Wullschger (1993) rapporte pour des *Eucalyptus pauciflora* et *grandis*, des valeurs de la vitesse maximale de carboxylation comprises entre 70 et 126 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ et celles de la capacité maximale de transport d'électrons entre 147 à 222 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

De même, Grassi *et al.*, (2002) donnent à une température de 20°C pour *Eucalyptus grandis* des valeurs de la vitesse maximale de carboxylation comprises entre 49,3 et 78,8 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, entre 80,9 et 114,1 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ pour la capacité maximale de transport d'électrons et, à 0,69 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ pour la respiration mitochondriale.

La décroissance du rapport $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ avec la température peut se justifier par des différences de réponse à la température de la vitesse maximale de carboxylation et la capacité maximale de transport d'électrons (Leuning *et al.*, 1997 ; Dreyer *et al.*, 2001).

Cette approche qui s'appuie sur le modèle de Farquhar *et al.*, (1980) pour estimer la productivité du clone 1-41 de *Eucalyptus PF1*, présente tout de même quelques limites.

La résistance interne à la diffusion du CO_2 entre les espaces intercellulaires (C_i) et le stroma n'est pas considérée alors de nombreux travaux menés particulièrement sur les ligneux, montrent cette résistance peut limiter la disponibilité en CO_2 au site de carboxylation (Roupsard *et al.*, 1996) et entraîner par conséquent une sous estimation de la vitesse maximale de carboxylation à hauteur de 24 à 30% (Epron *et al.*, 1995).

Par ailleurs, ces auteurs signifient qu'il est difficile de vérifier si l'activation de toute la rubisco pour le calcul de cette vitesse maximale de carboxylation est effective.

Ces limites comme bien d'autres telles que les erreurs probables de mesure, en particulier lors de l'estimation de la surface foliaire pourraient justifier cette dispersion observée et la surestimation de la photosynthèse moyenne constatée.

Ces paramètres du modèle de Farquhar *et al.*, (1980) sont reconnus très variables dans la canopée et fortement corrélés avec les teneurs en azote des feuilles (Leuning *et al.*, 1991a,b ; De Pury et Farquhar, 1997 ; Leroux *et al.*, 1999a,b ; 2001).

Cette variabilité est souvent prise en compte lorsqu'il s'agit de simuler la photosynthèse du couvert à partir du développement des modèles couplés de photosynthèse et d'interception du rayonnement photosynthétique actif (Leuning et al., 1991b ; De Pury et Farquhar, 1997).

CONCLUSION

Les résultats obtenus ouvrent des perspectives intéressantes. Ils permettent d'envisager dans un proche avenir, la simulation de la photosynthèse du couvert et le paramétrage d'un modèle couplé de photosynthèse et d'évapotranspiration à l'échelle du couvert, qui sera validé avec les mesures de flux d'eau et de CO₂ obtenus par le système Eddy Corrélation du site de Hinda.

BIBLIOGRAPHIE

1. Ball J.T., Woodrow I.E., Berry J.A., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photothesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis Research* (ed. I. Biggins), pp. 221-224. Martinus Nijhooff Publishers. Netherlands.
2. Baldocchi D.D., 1994. An analytical model for computing leaf photosynthesis and stomatal conductance. *Tree Physiology*; 14 : 1069 – 1079.
3. Baldocchi D.D., Falge E., Wilson K., 2001. A spectral analysis of biosphere-atmosphere trace gas flux densities and meteorological variables across hour to multi-year time scales *Agriculture and Forest Meteorology*; 107 : 1-27.
4. Barthes B., 1995. Caractérisation morphologique et physico - chimique des sols sur collines de la parcelle d'*Eucalyptus* 84 – 26 (Hinda – Congo). *ORSTOM, Montpellier*, 33 p.
5. Battaglia M., Sands P., 1998. Application of sensitivity analysis to a model of *Eucalyptus globulus* plantation productivity. *Ecological Modelling*; 111 : 237 – 259.
6. Bernacchi C. J., Sinisaas E. L., Primentel C., Portis A.R. and Long S.P., 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis *Plant Cell and Environment* ; 24 : 253 – 260.
7. Bouvet J.M., 1995. Evolution de la variabilité avec l'âge et corrélation juvenile - adulte dans les populations d'*Eucalyptus* Thèse Doct. INAPG, 236 p.
8. De Pury, D. G., Farquhar, G.D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big leaf models *Plant Cell and Environment*; 20 : 537 – 557.
9. Dreier E., Leroux X., Montpied P., Daudet F. A., Masson F., 2001. Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology*; 21: 223 – 232.
10. Epron D., Godard D., Cornic G., Genty B., 1995. Limitation of net assimilation rate by internal resistances to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant, cell and Environment*; 18: 43 – 51.
11. FAO, 1998. World Reference Base Soil Resources Report 84 ; 78 p. FAO Rome.
12. Farquhar G. D., 1979. Models describing the kinetics of ribulose biphosphate carboxylase- oxygenase *Arch. of Biochemistry and Biophysics*; 193 : 456- 468.
13. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A., 1980. A Biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*; 449: 78 – 90.
14. Grassi G., Meir P., Cromer R., Tompkins D., Jarvis P.G., 2002. Photosynthetic parameters in seedling of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply *Plant Cell and Environment*; 25 : 1677-1688.
15. Harley P.C., Thomas R.B., Reynolds J.F., Strain B.R., 1992. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*; 15: 271 – 282.
16. Harley P.C., Baldocchi D.D., 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parametrisation. *Plant, Cell and Environment*; 18: 1146 – 1156.
17. Jamet R., Rieffel J.M., 1976. Notice explicative n°65. Carte pédologique de reconnaissance au 1/200000 . Feuille de Pointe – Noire. Rapport explicatif. *ORSTOM, Brazzaville*, 167 p.
18. Jarvis P.G., 1976. The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in

- the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*; 273: 593-610.
19. Jeanningros S., 2003. Paramétrage d'un modèle de photosynthèse foliaire pour deux clones d'Eucalyptus en plantation au Congo (EPF1 1-41 et UG 18-50). Mémoire de DEA, Université Franche Comté, 30 p.
 20. Kallarackal J., Somen C.K., 1997. An ecophysiological evaluation of the suitability of *Eucalyptus grandis* for planting in the tropics. *Forest Ecology and Manag*; 95 : 53 – 61.
 21. Kirschbaum M.U.F., Farquhar G.D., 1984. Temperature dependence of whole leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sied exspreng Aust .*J.Plant Physiol*; 11 : 519-538.
 22. Leuning R., Wang Y.P., Cromer R.N., 1991a. Model simulations of spatial distributions and daily totals of photosynthesis in *Eucalyptus grandis* canopies. *Oecologia*; 88 : 494 – 503.
 23. Leuning R., Cromer R.N., Rance S., 1991b. Spatial distribution of foliar nitrogen and phosphorus in crowns of *Eucalyptus grandis*. *Oecologia*; 88 : 504 – 510.
 24. Leuning R., 1997. Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthetic parameters Jmax and Vcmax *J. Exp. Bot.*; 48 : 345 – 347.
 25. Leroux X., Grand S., Drever E., Daudet F. A., 1999a. Parametrization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology*; 19: 481 – 492.
 26. Leroux X., Sinoquet H., Vandame M., 1999b. Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiology*; 19 : 181-188.
 27. Leroux X., Walcroft A. S., Daudet F. A., Sinoquet H., Chaves M.M., Rodrigues A., Osorio L., 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves : importance of changes in mass : area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology*; 21 :377 – 386.
 28. Mc Murtrie R.E., Rook D. A., Kelliher F. M., 1990a. Modelling the yield of *Pinus radiata* on site limited by water and nitrogen *For. Ecol. Manag*; 30 : 381-413.
 29. Mc Murtrie R.E., Leuning R., Thompson W.A., Wheeler A. M., 1992. A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO₂ exchange *For Ecol and Manage* 52 : 261-278.
 30. Medlyn B.E., Loustan D., Delzon S., 2002. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis I: seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) . *Plant Cell and Environent*; 25 : 1155-1165.
 31. Nedler J. A., Mead R., 1965. A simplex method for function minimization computer. *J. 7*: 308-313.
 32. Nouvellon Y., Rambal S., Loseen D. Moran M. S., Lhomme J.P., Begue A.,Chehbouni A. G., Kerr Y., 2000. Modelling of daily fluxes of water and carbon from shortgrass steppes *Agri. and Forest Meteorol.*; 100 : 137 – 153.
 33. Reed D.D., Jones E.A., Tomé M., Araujo M.C., 2002 – Models of potential height and diameter for *Eucalyptus globulus* in Portugal. *Forest Ecology and Management*; 5843 : 1-8.
 34. Rouspard O., Gross P., Dreyer E., 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Ann. Sci For* ; 53 : 243 – 254.
 35. Samba –Kimbata J.M., 1978. Le climat du Bas – Congo, *Thèse Doctorat 3^{ème} cycle, Dijon*, 2 vol., 280 p.
 36. Smith E., 1937. The influence of light and carbon dioxide on photosynthesis. *Journal of General Physiology*; 20 : 807-830.
 37. Thornley J.H.M., 1998. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany*; 81 : 421 – 430.
 38. von Caemmerer S., Farquhar G. D., 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*; 153: 376-387.
 39. Ischleger S.D., 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants- A retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*; 44 : 907 – 920.