

Faculté des bioingénieurs

# Paramétrisation de la photosynthèse foliaire de *Faidherbia albida* au sein d'un parc agroforestier dans le bassin arachidier du Sénégal

Auteur : VANDEWALLE Nadeige

Promoteur(s) : Pr. VINCKE Caroline (UCLouvain)

Dr. ROUPSARD Olivier (CIRAD)

Lecteur(s) : Pr. DRAYE Xavier (UCLouvain)

BEAUCLAIRE Quentin (ULiège)

Année académique 2023-2024

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de  
Bioingénieur : Gestion des forêts et des espaces naturels



## Remerciements

Ces quelques lignes sont adressées à toutes ces personnes que j'ai eu la joie de rencontrer et qui m'ont accompagnées durant ces quelques mois.

À mes co-promoteurs :

Dr. Olivier Rouspard, qui a été bien plus qu'un encadrant. Merci pour vos enseignements et nos discussions intéressantes mais toujours ponctuées d'humour.

Pr. Caroline Vincke, pour vos conseils avisés, votre soutien et votre bienveillance.

À ceux qui m'ont donné l'envie de revenir au laboratoire toutes les semaines, même lorsque cela n'était pas nécessaire :

Dr. Frédéric Do, les scientifiques de l'IRD et du CIRAD de Bel-Air, merci pour l'accueil et les conditions de travail propices au développement de nouvelles idées.

Ahmed Diedhou et Bernard Mendy, qui ont fait du B13 l'endroit avec le meilleur ataya de Dakar.

Jean-Louis et Natahlie Rajot, pour leur confiance et leur générosité.

À ceux qui rendaient les réveils à 05 h 00 du matin pendant les campagnes de mesure un peu moins pénibles :

Robert Diatte et Ibou Diouf, pour leur aide à chaque campagne de mesure et avec les nombreuses pannes de la CIRAD mobile à Niakhar.

À ceux qui m'ont vu pleurer de rire, mais pas que :

Clémence Chenu, pour avoir été ma collègue, ma colocataire et mon amie. Aux voyages que l'on a pu faire ensemble et ceux à venir.

Sébastien Fauconnier, pour ta détermination à toute épreuve et contagieuse sur le terrain. À cette année de Master et aux ragots partagés pendant nos repas le soir.

Marie-Liesse Vermeire et Kai Coetsier, pour avoir réussi à me faire apprécier Dakar. À ces moments passés ensemble, peu importe l'heure du jour ou de la nuit j'ai toujours été en excellente compagnie à vos côtés.

À ceux que j'avais laissé le cœur gros en quittant la Belgique :

Estelle Lorette, Élise Van Droogenbroeck, Aurélie Vinel et Martin Couck, ces amis toujours présents malgré la distance et le temps.

Marty Kinnaer, pour ton soutien sans faille. Merci d'être toi.

Maman.

À moi, d'avoir osé et persévéré.



## Abstract

*Faidherbia albida* est une espèce emblématique de l'agroforesterie des zones semi-arides en Afrique, mais son écophysologie reste très peu documentée. Mieux comprendre sa photosynthèse pourrait être crucial pour faire le lien entre sa phénologie inversée, sa dépendance aux aquifères et sa croissance rapide en saison sèche. Très peu de données sur l'activité photosynthétique des ligneux sont disponibles pour les espèces du Sahel en général. Aucune étude ne s'intéresse aux paramètres de la photosynthèse de *Faidherbia*, à notre connaissance. Décrire ces paramètres permettrait de documenter les modèles de photosynthèse basés sur ces processus, aux échelles foliaire, arbre, parcelle, région (avec MAESPA, ORCHIDEE ou APSIM par exemple).

Sur la station de recherche « *Faidherbia-flux* »<sup>1</sup> à Niakhar (bassin arachidier, région de Fatick, Sénégal, pluviométrie annuelle  $\approx 500$  mm, ETo annuelle  $\approx 1400$  mm), un échafaudage a été installé à proximité d'un arbre adulte d'environ 12 m de haut pour accéder aux feuilles de lumière. Des mesures d'assimilation nette de CO<sub>2</sub> ( $A_n$ ) et de conductance stomatique ( $g_s$ ) y ont été réalisées sur des sessions de trois jours pendant la période feuillée de *Faidherbia* toutes les deux semaines, de fin janvier à mi-avril 2024. Des courbes de réponse au CO<sub>2</sub> (courbe A-C<sub>i</sub>) et à la lumière (courbe A-PAR) ont été réalisées à l'aide d'un Li-Cor 6400 XT, permettant de contrôler le microclimat autour des feuilles et de mesurer la réponse photosynthétique foliaire.

Les paramètres  $V_{cmax}$  (taux de carboxylation maximum autorisé par la Rubisco),  $J_{max}$  (taux de transfert d'électron dans le photosystème II) TPU et  $R_d$  du modèle de photosynthèse FvCB (Farquhar – von Caemmerer – Berry, 1980) ont été ajustés à l'aide des packages R « Plantecophys » (Duursma, 2015) et « Photosynthesis » (Stinziano, 2023). La concentration en chlorophylle, la surface et la masse des foliolules ont également été mesurées, et des échantillons de feuilles et de rameaux ont été collectés à chaque session pour analyses ultérieures de teneurs en C et N isotopiques.

L'activité photosynthétique et la conductance stomatique de *Faidherbia* suivaient une courbe en cloche au cours de la journée :  $A_n$  commençait immédiatement après le lever du soleil et atteignait son maximum une à trois heures après environ. Dans des conditions de lumière saturante (PAR  $\geq 1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) et à concentration de CO<sub>2</sub> ambiante,  $A_n$  pouvait atteindre des valeurs supérieures à  $10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Si le CO<sub>2</sub> n'était pas limitant ( $[\text{CO}_2] \geq 1000$  ppm),  $A_n$  pouvait dépasser  $30 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . La conductance stomatique à l'eau ( $g_s$ ) était plutôt faible, entre 0,02 et 0,2 mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, et très sensible au VPD, elle était très bien corrélée linéairement à  $A_n$  ce qui expliquerait une faible activité photosynthétique l'après-midi.  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  à 25°C valaient en moyenne  $84,1 \pm 50,4$  SD et  $112,7 \pm 52,4$  SD  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement.

Le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976), a été calibré en fonction de PAR,  $T_a$ , VPD,  $\Psi_l$ ,  $C_a$  sur l'ensemble des données mesurées avec le Li-Cor 6400 XT. Une fois couplé au modèle de photosynthèse FvCB (1980) en utilisant les paramètres de photosynthèse obtenus ci-dessus, nous avons obtenu un modèle de photosynthèse de bonne qualité.

---

1 Site Web "*Faidherbia-flux*": <https://lped.info/wikiObsSN/?Faidherbia-Flux>



# Table des matières

1. Introduction et Objectifs.....	1
2. État de l’art.....	4
2.1. <i>Faidherbia albida</i> Del. A. Chev.....	4
a. Traits fonctionnels morphologiques et phénologiques.....	4
b. Échanges gazeux (CO <sub>2</sub> et H <sub>2</sub> O) et traits foliaires.....	6
2.2. L’observatoire de recherche et le Sahel.....	10
2.3. La photosynthèse.....	12
a. Petite histoire de la photosynthèse.....	12
b. Le processus de photosynthèse.....	12
c. Éléments limitant la photosynthèse.....	16
2.4. Les modèles de photosynthèse et de conductance.....	18
a. Modèle de Farquhar – von Caemmerer – Berry.....	18
b. Modèle de Marshall – Biscoe.....	20
c. Le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis.....	21
3. Matériel et méthode.....	24
3.1. Site d’étude et climat.....	24
3.2. Récolte des données.....	26
a. Le Li-Cor6400 XT.....	26
Fonctionnement du Li-Cor6400 XT.....	27
b. Mesure de la photosynthèse en fonction de la variation du microclimat.....	29
c. Surface des folioles et surface spécifique des feuilles (SLA).....	30
d. Mesures de chlorophylle et dosage en carbone et azote isotopique.....	31
e. Élaboration d’une base de données photosynthèse-microclimat.....	32
f. Résumé sur les campagnes de mesures.....	32
3.3. Traitement des données.....	33
a. Courbes A-C <sub>i</sub> et A-PAR.....	33
b. Dynamique journalière de la photosynthèse et de la conductance stomatique à partir des courbes A-C <sub>i</sub> et A-PAR.....	35
c. Dynamique saisonnière et effet de la température.....	35
d. Conductance stomatique et couplage Jarvis – Farquhar.....	37
e. Chlorophylle.....	38
f. Tests statistiques.....	38
4. Résultats.....	40
4.1. Estimation des paramètres de photosynthèse : comparaison des méthodes de Sharkey, Duursma et Stinziano.....	40
4.2. Variabilité saisonnière.....	43
a. Surface spécifique des feuilles (SLA).....	43
b. Paramètres V <sub>cmax</sub> , J <sub>max</sub> et TPU obtenus à partir des courbes A-C <sub>i</sub> .....	44
c. Paramètre R <sub>d</sub> obtenu à partir des courbes A-PAR.....	45
d. Mesures de chlorophylle.....	47

4.3. Dynamique infra-journalière de la photosynthèse et de la conductance stomatique.....	48
a. Photosynthèse et conductance stomatique en condition de lumière saturante et de concentration de CO <sub>2</sub> ambiante.....	48
b. Influence du CO <sub>2</sub> et du PAR : courbes A-C <sub>i</sub> et A-PAR.....	50
c. Les paramètres de la photosynthèse – V <sub>cmax</sub> , J <sub>max</sub> , TPU et R <sub>d</sub> .....	52
4.4. Variabilité liée à la température.....	53
a. Paramètres V <sub>cmax</sub> , J <sub>max</sub> et TPU – courbes A-C <sub>i</sub> .....	53
b. Paramètres R <sub>d</sub> – courbes A-PAR.....	53
4.5. Le modèle de Jarvis et couplage avec le modèle FvCB.....	55
5. Discussions.....	58
5.1. Drivers infra- journaliers de la photosynthèse.....	58
a. Influence de la conductance stomatique (g <sub>s</sub> ).....	58
b. Influence du CO <sub>2</sub> et du PAR : courbes A-C <sub>i</sub> et A-PAR.....	59
5.2. Variabilité saisonnière.....	60
a. Surface spécifique des feuilles (SLA).....	60
b. Paramètres V <sub>cmax</sub> , J <sub>max</sub> , et TPU – courbes A-C <sub>i</sub> .....	60
c. Paramètre R <sub>d</sub> – courbes A-PAR.....	62
d. Chlorophylle.....	63
5.3. Variabilité liée à la température.....	63
a. V <sub>cmax</sub> , J <sub>max</sub> , et TPU – courbes A-C <sub>i</sub> .....	63
b. Paramètre R <sub>d</sub> – courbes A-PAR.....	64
5.4. Calibration du modèle de photosynthèse en fonction de paramètres climatiques.....	64
6. Conclusion et perspectives.....	66
Bibliographie.....	68
Annexe.....	78

## Index des figures

Figure 1: Aire de distribution de <i>Faidherbia albida</i> . Extrait de Wickens, 1969.....	5
Figure 2: Échange net de CO <sub>2</sub> au niveau de l'écosystème (NEEn en jaune orangé), positif = respiration, négatif = photosynthèse, de 2018 à 2020, bâtonnets noir = précipitation, point vert = indice de végétation des cultures (NDVI, adimensionnel), Station <i>Faidherbia</i> -flux, Niakhar, Sénégal. Extrait de Roupsard et al., 2020.....	7
Figure 3: Cinétique horaire de la densité de flux de sève du tronc et du déficit de pression vapeur (VPD, kPa) du 14 avril 2019 pour cinq <i>F. albida</i> de diamètre différent (arbre 4 = 48 cm, arbre 5 = 40 cm, arbre 27 = 57 cm, arbre 28 = 67 cm et arbre 46 = 31 cm), station <i>Faidherbia</i> -flux, Niakhar, Sénégal (Diouf, 2020).....	8
Figure 4: Taux de feuillaison de <i>F. albida</i> (Foliage en %, points verts) et densité maximale journalière de flux de sève du tronc (Jh, en ligne pleine jaune), Station <i>Faidherbia</i> -flux, Niakhar, Sénégal (Sokhna Sarr, 2023).....	8
Figure 5: Localisation de Niakhar et du Sahel en Afrique. Adapté de Sibret et al., 2021.....	10
Figure 6: Représentation schématique de la phase claire de la photosynthèse: la chaîne de transport des électrons dans les Photosystèmes I et II (PS I et II) de la membrane thylakoïde. OEC =complexe d'oxydation de l'eau, PQ = plastoquinone, Cyt = cytochrome, PC = plastocyanine, FD = ferredoxine. Extrait de Tucci et al. (2019), sous licence « Creative common attribution » <a href="https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/">https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/</a> . Ajout par rapport à l'illustration d'origine : Transport d'un H <sup>+</sup> à travers la pompe à proton pour former l'ATP.....	13
Figure 7: Schématisation de la phase sombre de la photosynthèse: le cycle de Calvin. Extrait de Hardy (s. d.), sous licence « Creative common attribution » <a href="https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/">https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/</a> .....	14
Figure 8: Exemple de courbe de réponse au CO <sub>2</sub> intercellulaire (C <sub>i</sub> ) et des différents éléments limitants la taux de photosynthèse (A). Extrait de Bernacchi et al. (2013).....	17
Figure 9: Exemple de courbe de réponse à la lumière pour <i>Atriplex hastata</i> . Extrait de Marshall & Biscoe (1980).....	21
Figure 10: Conductance stomatique en fonction du flux de photon, extrait de Jarvis (1976).....	22
Figure 11: Diagramme ombrothermique de la région de Fatick. Températures et précipitations moyennes sur base des données des années 1991 à 2021. Extrait de.....	24
Figure 12: Schéma de montage des IRGA du Li-Cor6400 XT (6400XT Biosciences, s.d.). Cuvette = chambre de mesure.....	27
Figure 13 : Principe de la modélisation de la photosynthèse (Farquar <i>et al</i> , 1980) et de la conductance stomatique (Jarvis, 1976) selon la méthode analytique. Extrait de Deveau (2003).....	38
Figure 14 : Exemple de mise en graphique des ajustements de Duursma (en haut à gauche), Stinziano (en haut à droite) et Sharkey (en bas) pour la courbe A-C <sub>i</sub> 28. Duursma : A <sub>n</sub> = photosynthèse nette en μmol <sub>CO2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> , C <sub>i</sub> = CO <sub>2</sub> intercellulaire en PPM, ligne rouge = Rubisco-limitant, ligne bleue = RuBP-limitant, ligne gris pointillée = TPU-limitant, ligne noire = modèle. Stinziano : A_model = photosynthèse modélisée en μmol <sub>CO2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> , C_i = CO <sub>2</sub> intercellulaire en	

PPM, ligne bleue = Rubisco-limitant, ligne orange = RuBP-limitant, ligne rouge (absente ici) = TPU limitant, ligne noire = modèle. Sharkey :  $A_n$  = photosynthèse nette en  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $C_c$  = concentration en  $\text{CO}_2$  dans les chloroplastes en Pa, ligne rouge = Rubisco-limitant, ligne bleue = RuBP-limitant, ligne jaune = TPU-limitant, ligne bleue pointillée = taux de transfert des électrons. ....42

Figure 15: Moyenne et écart-type de  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) à 25°C en fonction des campagnes de mesure. Un point = valeur moyenne du paramètre sur l'ensemble de la campagne de mesure.....44

Figure 16 : Moyenne et écart-type de  $R_d$  ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) à 25°C en fonction des campagnes de mesure .....46

Figure 17: Teneur en chlorophylle a et b en fonction des campagnes de mesures.....47

Figure 18: Évolution journalière de la photosynthèse d'un *Faidherbia albida* adulte en condition de lumière saturante ( $\text{PAR} = 2500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) et à concentration en  $\text{CO}_2$  ambiante ([400 ;450] ppm). Photosynthèse en bleu ( $A_n$ , axe  $O_y$  principal) et conductance stomatique à l'eau en rouge ( $g_s$ , axe  $O_y$  secondaire) en fonction de l'heure de la journée.....49

Figure 19: Photosynthèse ( $A_n$ ) en fonction de la conductance stomatique à la vapeur d'eau ( $g_s$ ) pour les mesures réalisées lorsque  $\text{PAR} = 2500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et  $C_i = [400 ;450]$  ppm.....50

Figure 20 : Évolution des courbes A- $C_i$  pour la journée du 6 mars 2024.....51

Figure 21 : Évolution journalière des courbes A-PAR pour la journée du 20 mars 2024.....51

Figure 22:  $V_{\text{cmax}}$  (en haut à gauche),  $J_{\text{max}}$  (en haut à droite) et TPU (en bas) en fonction de la température.  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  extraits à 25°C depuis le modèle de Duursma et déterminés à température ambiante via les paramètres de Bernacchi et al. (2003). TPU extrait à température ambiante depuis le modèle de Duursma.....53

Figure 23 :  $R_d$  en fonction de la température, toutes dates confondues.....54

Figure 24: Paramètres ajustés de *Faidherbia* vs Paramètres de Bernacchi et al., 2003.....54

Figure 25 : Potentiel hydrique foliaire de la saison sèche 2023-2024 par pas de 1 minute (en orange, en MPa) extrapolé sur base de données empiriques réalisées en 2020. En bleu : conductance stomatique empirique au cours des sept campagnes de mesure (en  $\mu\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).....55

Figure 26: Conductance stomatique en fonction de cinq facteurs climatiques : l'intensité lumineuse (PAR ; en haut à gauche), la température ambiante (en haut à droite), la concentration ambiante en  $\text{CO}_2$  ( $C_a$ ; au milieu à gauche), le déficit de pression vapeur (VPD ; au milieu à droite) et le potentiel hydrique des feuilles ( $\Psi_1$ ; en bas). Bleu clair = conductance mesurée, bleu foncé = conductance modélisée.....57

Figure 27: Conductance modélisée en fonction de la conductance mesurée (à gauche) et photosynthèse modélisée en fonction de la photosynthèse mesurée (à droite).....57

## Index des tableaux

Tableau 1: Nombre de mesures réalisées au cours des différentes campagnes. Les données relatives à la photosynthèse et le SLA sont réalisées tout au long des campagnes, tandis que la chlorophylle n'est mesurée qu'une fois par campagne sur huit foliolules différentes et avec quatre répétitions. Température en °C, min et max sur l'ensemble de la campagne.....	33
Tableau 2: Synthèse de la moyenne des paramètres (en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) de la photosynthèse (à 25°C) sur 16 courbes A-C <sub>i</sub> .....	40
Tableau 3: Détail des tests statistiques (et p-valeurs associées) pour mettre en évidence l'équivalence des méthodes de paramétrisation de la photosynthèse.....	41
Tableau 4: Résultats des tests statistiques de l'effet date sur le SLA.....	43
Tableau 5: Synthèse des résultats des tests statistiques de l'effet date des campagnes 1 à 7 sur les paramètres $J_{\text{max}}$ , $V_{\text{cmax}}$ et TPU à 25°C (en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Pour l'effet date, en bleu = p-valeur de l'Anova, en rouge = p-valeur du test de Kruskal-Wallis.....	45
Tableau 6: Synthèse des résultats des tests statistiques de l'effet date des campagnes 2 à 7 sur les paramètres $J_{\text{max}}$ , $V_{\text{cmax}}$ et TPU à 25°C (en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Pour l'effet date, en bleu = p-valeur de l'Anova, en rouge = p-valeur du test de Kruskal-Wallis.....	45
Tableau 7: Détail des résultats des tests statistiques de l'effet date sur $R_d$ à 25°C en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .....	46
Tableau 8: Détail des tests statistiques de l'effet date sur la teneur en chlorophylle (en $\mu\text{g cm}^{-2}$ ).....	47
Tableau 9: Statistiques liées à la régression linéaire de la photosynthèse en fonction de la conductance stomatique à la vapeur d'eau.....	50
Tableau 10: Synthèse des résultats des tests statistiques de l'effet heure sur les données des campagnes 2 à 7 pour les paramètres $V_{\text{cmax}}$ , $J_{\text{max}}$ , TPU et $R_d$ à 25°C (en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Pour l'effet heure, en bleu = p-valeur de l'Anova, en rouge = p-valeur du test de Kruskal-Wallis.....	52
Tableau 11: Paramètres c et $\Delta H$ issus de la littérature (Bernacchi et al., 2003) et modélisés.....	54
Tableau 12: Paramètres de la photosynthèse (à 25°C) pour les trois modèles; Sh = Sharkey, Du = Duursma, St = Stinziano. Les cases vides de TPU indiquent que le modèle estime que le plateau de photosynthèse n'a pas été atteint à de hautes concentrations en $\text{CO}_2$ . Tous les paramètres sont exprimés en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .....	86
Tableau 13: Résultats des ajustements des courbes de réponse au $\text{CO}_2$ , réalisés avec la méthode de Duursma. $V_{\text{cmax}}$ , $J_{\text{uax}}$ , TPU à 25°C et en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .....	87
Tableau 14: Résultats des ajustements des courbes de réponse à la lumière, réalisés avec la méthode de Stinziano. T = température (°C), $\Theta_j$ = facteur d'utilisation de la lumière (-), $R_d(T_a)$ = respiration mitochondriale à température ambiante ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).....	88
Tableau 15: Détail des résultats des tests statistiques de l'effet date sur les paramètres $J_{\text{max}}$ , $V_{\text{cmax}}$ et TPU à 25°C (en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).....	91

## Liste des abréviations

$A_n$	Assimilation nette de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
A-C <sub>i</sub>	Courbe de réponse de la photosynthèse au CO <sub>2</sub>
A-PAR	Courbe de réponse de la photosynthèse à la lumière
CAM	Crassulacean Acid Metabolism – Métabolisme Acide Crassulacéen
$C_a$	Concentration ambiante en CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{mol}_{\text{air}}^{-1}$ )
$C_c$	Concentration en CO <sub>2</sub> dans le chloroplaste (Pa)
$C_i$	Concentration intercellulaire en CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{mol}_{\text{air}}^{-1}$ )
E	Transpiration ( $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
FvCB	Modèle de photosynthèse de Farquhar – von Caemmerer – Berry
$g_{bl}$	Conductance de couche limite ( $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
$g_m$	Conductance mésophyllienne ( $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
$g_s$	Conductance stomatique ( $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
$g_t$	Conductance totale ( $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
IRGA	InfraRed Gas Analyser
$J_{\text{max}}$	Taux maximum de transfert des électrons dans le photosystème II ( $\mu\text{mol} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
K	Coefficient de répartition stomatique (-)
PAR	Photosynthetically Active Radiation ( $\mu\text{mol} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
PS	Photosystème
RuBisCo	Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase
$R_d$	Respiration mitochondriale ou respiration à l'obscurité ( $\mu\text{mol} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
SLA	Specific Leaf Area ( $\text{m}^2 \text{kg}_{\text{feuille}}^{-1}$ )
TPU	Taux d'utilisation des trioses phosphates ( $\mu\text{mol} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
$V_{\text{cmax}}$	Taux maximum de carboxylation de la RuBisCo ( $\mu\text{mol} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
VPD	déficit de pression vapeur (kPa ou hPa)
$W_1$	Concentration molaire en vapeur d'eau dans la feuille ( $\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{mol}_{\text{air}}^{-1}$ )
$W_s$	Concentration molaire en vapeur d'eau dans la chambre de mesure ( $\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{mol}_{\text{air}}^{-1}$ )
$\Delta H$	Énergie d'activation ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )
$\Delta H_d$	Énergie de désactivation ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )
$\Delta S$	Entropie ( $\text{kJ mol}^{-1}\text{K}^{-1}$ )
$\Psi_b$	Potentiel hydrique de base (MPa)
$\Psi_l$	Potentiel hydrique foliaire (MPa)



## 1. Introduction et Objectifs

D'après le 6<sup>e</sup> rapport du GIEC (2023), le changement climatique est déjà associé à la réduction de la sécurité alimentaire et à la diminution de l'accès à l'eau potable, car il impacte tous les écosystèmes. Les conséquences du changement climatique ralentissent grandement les efforts mis en place pour atteindre les objectifs du développement durable (Nations Unies, s. d.). En effet, l'augmentation des températures et des épisodes de sécheresse influence plus particulièrement les systèmes agricoles, contrebalançant les actions mises en place dans l'optique d'atteindre les objectifs « faim zéro », « eau propre et assainissement » notamment.

Les zones semi-arides, dont fait partie le Sahel, qui sont réparties sur tous les continents (côte Ouest de l'Amérique du Nord et du Sud, Sud de l'Afrique, Sud du Sahara, une grande partie de l'Australie, du Moyen Orient et de l'Espagne, Sud de la Chine) sont constituées d'écosystèmes très divers avec comme point commun de faibles précipitations annuelles. Ces écosystèmes, en particulier ligneux, sont peu documentés car ils présentent une faible productivité et les conditions de recherche y sont compliquées. Ces deux facteurs mènent à une absence de moyens financiers pourtant nécessaires à l'acquisition de nouvelles connaissances concernant ces écosystèmes et pouvant résulter en une amélioration de leur gestion. Au Sahel en particulier, les services écosystémiques rendus par les ligneux sont essentiels pour l'agro-sylvo-pastoralisme, notamment leur contribution à la productivité primaire nette. Or, les arbres en milieu sahélien sont soumis à de multiples pressions, dont celles liées au réchauffement climatique.

Dans ce contexte, étudier et mieux comprendre le fonctionnement écophysologique d'essences ligneuses emblématiques de ces écosystèmes est essentiel pour soutenir leur résilience.

*Faidherbia albida* Del. A. Chev. est un arbre multi-usages largement répandu en Afrique subsaharienne, en particulier dans les parcs agroforestiers (Wickens, 1969). *Faidherbia* est souvent présenté comme une espèce emblématique de l'agroforesterie des zones sèches africaines, en vertu de ses avantages multiples pour l'agroforesterie, rarement regroupés chez une seule espèce. En premier lieu, elle se caractérise par sa phénologie inversée, c'est-à-dire que les arbres sont défeuillés en saison des pluies mais qu'ils sont en pleine feuillaison et en pleine croissance en saison sèche : cette caractéristique est rarissime, voire unique. En effet, on peut trouver de nombreuses espèces feuillées en saison sèche, mais qui portent ombrage aux cultures en saison des pluies ; cette phénologie inversée évite donc toute compétition avec les cultures en saison des pluies, tout en délivrant une source de fourrage aux animaux au moment le plus opportun. Ensuite, *Faidherbia* a été démontrée phréatophyte (Roupsard et al., 1999), c'est-à-dire dépendante en grande partie des eaux de nappe, ce qui contribue à éviter d'assécher le sol dans la zone utile aux cultures avant la fin de la saison sèche, et lui garantissant un approvisionnement en eau en saison sèche. Troisièmement, elle est fixatrice d'azote, au moins dans certaines régions, ce qui permet d'enrichir le sol pour les cultures (Vandenbelt, 1991). Enfin, elle montre une croissance radiale en diamètre rapide, et est une source importante et appréciée de bois, de fourrages (très riches en N et appétant) et de produits

médicinaux. L'espèce a été domestiquée en Afrique et au Moyen-Orient depuis des âges immémoriaux par les populations locales pour ses effets positifs sur l'agriculture – augmentation locale des rendements – et pour ses divers services écosystémiques – entre autres bois, fourrage, propriétés médicinales, etc. (Bonkoukou, 1992).

*Faidherbia* est une espèce à bois assez peu dense et à croissance rapide (Moussa et al., 2020), ce qui est rare au Sahel. Nous nous intéressons ici aux conditions qui permettent une telle productivité. La productivité primaire nette dépend en premier lieu des performances de la photosynthèse et de la stratégie face à la sécheresse. À l'échelle des écosystèmes, la photosynthèse peut être mesurée par Eddy-Covariance grâce aux tours-à-flux, qui mesurent régulièrement les échanges de CO<sub>2</sub> et d'H<sub>2</sub>O gazeux. Dans le cas du parc agroforestier de Niakhar dominé par des *Faidherbia*, où se déroule notre étude, Roupsard et al. (2020) ont montré par Eddy-Covariance que la photosynthèse cumulée est aussi importante en saison sèche (sur 9 mois grâce aux *Faidherbia* uniquement) qu'en saison des pluies (sur 3 mois, grâce aux cultures), ceci malgré le faible taux de couverture des arbres (< 10%) et leur faible indice foliaire (LAI d'environ 0,3 exprimé à l'hectare, contre 1,5 pour les cultures). Cela semble indiquer que les *Faidherbia* expriment des taux de photosynthèse par unité de surface foliaire élevés. Pour vérifier cela, il était nécessaire de réaliser des mesures de photosynthèse à l'échelle foliaire sur le même site, afin d'obtenir les paramètres essentiels de la photosynthèse foliaire de *Faidherbia albida*. En effet, même si des modèles peuvent estimer la conductance et la photosynthèse, des données expérimentales acquises sur le terrain permettent de contraindre ces modèles et de se rapprocher de la réalité. À l'échelle foliaire, le modèle de photosynthèse FvCB (Farquhar – von Caemmerer – Berry, 1980) peut être couplé avec le modèle de conductance stomatique de Jarvis (1978) afin d'obtenir un modèle de conductance et de photosynthèse dépendants uniquement de facteurs climatiques.

Nous présentons donc ici un travail original sur une espèce sahélienne, *Faidherbia albida*, qui est d'importance stratégique pour l'agroforesterie. En effet, des travaux ont rapporté des mesures de photosynthèse instantanées sur *Faidherbia*, mais sur des plants juvéniles en pot (Roupsard et al., 1996 ; Diémé et al., 2018), mais aucune étude ne s'est intéressée aux paramètres de photosynthèse de *Faidherbia* au stade adulte dans le but de pouvoir renseigner le modèle FvCB. Domingues et al. (2010) et Sibret et al. (2021) se sont penchés sur les paramètres de certaines espèces végétales sahéliennes sans pour autant traiter du cas de *Faidherbia*. De plus, si en milieu tempéré plusieurs travaux étudient la variation saisonnière de la photosynthèse (Wilson et al., 2000; Grassi et al., 2005; Van Goethem et al., 2014; Barnes et al., 2017; Potts et al., 2017) ou la dynamique journalière (Küppers et al., 1986 ; Singaas et al., 2000), aucune recherche n'a étudié les dynamiques journalières, ni l'effet de la saisonnalité dans des milieux semi-arides tels que le Sahel.

Pour étudier la photosynthèse de *Faidherbia albida* adultes (environ 13 m de haut), nous avons posé quelques hypothèses et limites pour prioriser notre travail dans cette recherche qui peut être considérée comme préliminaire. Bien que la plupart des études de paramétrage de la photosynthèse au Sahel aient été conduites de manière ponctuelle (une seule date par espèce, criblage de plusieurs

espèces dans la même campagne, peu de répétitions, pas d'information sur l'heure des mesures, restriction aux branches basses pour des raisons d'accessibilité), nous avons supposé que les paramètres de photosynthèse pouvaient éventuellement varier en cours de journée et en cours de saison. Nous avons donc planifié des sessions tous les 15 jours en cours de saison feuillée, chacune sur une durée de trois jours, du matin au soir. Nous avons également supposé que la photosynthèse, à l'échelle de la couronne d'un arbre, est surtout conduite par les feuilles de lumière et nous nous sommes donc restreints aux feuilles du sud de la couronne (exposées au rayonnement direct du matin au soir).

La photosynthèse foliaire a été mesurée sur échafaudage, en haut de la couronne d'un arbre à 10 m de haut environ, à l'aide d'un Li-Cor6400 XT (LI-COR Biosciences, Inc., Lincoln, Nevada, USA), sur les feuilles exposées au Sud. L'arbre choisi est représentatif du parc agroforestier et est équipé de capteurs de flux de sève et d'humidité du tronc.

Les objectifs de notre étude sur la photosynthèse foliaire de *Faidherbia albida* sont :

- [i] d'estimer les paramètres de la photosynthèse (taux de carboxylation maximum –  $V_{\text{cmax}}$ , taux maximum de transport des électrons dans le PS II –  $J_{\text{max}}$ , taux d'utilisation des trioses phosphate – TPU et respiration à l'obscurité –  $R_d$ ) d'un *Faidherbia albida* adulte représentatif à partir de courbes de réponses photosynthétique au  $\text{CO}_2$  (dites « A- $C_i$  », modèle FvCB, 1980) et à la lumière (dites « A-PAR », modèle de Marshall & Biscoe, 1980), et de calibrer le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976) ;
- [ii] d'étudier la dynamique infra-journalière du taux de photosynthèse maximale et de la conductance, saisonnière et infra-journalière des paramètres de la photosynthèse ( $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , TPU et  $R_d$ ), saisonnière de la chlorophylle et du SLA ;
- [iii] de calibrer un modèle couplé et complet de conductance stomatique et de photosynthèse foliaire en fonction des paramètres micro-climatiques, utilisant la conductance et les paramètres de la photosynthèse.

À la suite de cette introduction générale, une section État de l'art présente *Faidherbia albida*, la photosynthèse et ses facteurs limitants, ainsi que les modèles qui interviennent dans l'estimation de la photosynthèse à l'échelle foliaire. Puis la section Matériel et méthode explique comment les données ont été obtenues et traitées. Les résultats de cette étude sont ensuite exposés avant d'être discutés dans une section qui leur est propre. Enfin, ce travail s'achève sur une conclusion générale et la proposition de perspectives.

## 2. État de l'art

Cette section propose une revue de la littérature sur la morphologie, la répartition géographique et l'écophysologie de *Faidherbia albida*. S'en suit une présentation de la zone bioclimatique qu'est le Sahel et une description de l'observatoire de recherche où se sont déroulées les mesures. Enfin, l'évolution des connaissances sur la photosynthèse est exposée ainsi que trois modèles intervenant dans l'estimation de la photosynthèse à l'échelle foliaire.

### 2.1. *Faidherbia albida* Del. A. Chev.

#### a. Traits fonctionnels morphologiques et phénologiques

Le *Faidherbia albida*, ou *Acacia albida*, est une espèce arbustive de la famille des Fabaceae, la seule espèce du genre *Faidherbia*, décrite pour la première fois par Delile en 1813. Habituellement d'une hauteur variant entre 15 et 20 mètres, il est possible que cette espèce mesure jusqu'à 30 m de hauteur pour un mètre et demi de diamètre de tronc dans des conditions optimales. La longévité moyenne des individus de cette espèce est comprise entre 70 et 90 ans (Wood, 1992).

Les feuilles de *F. albida* sont alternes, bipennées et comportant trois à sept paires de folioles (pinnules), elles-mêmes composées de dix à quinze paires de foliolules (Photo 1). À la base de chaque pétiole se trouvent deux épines d'environ deux centimètres et demi de long. L'inflorescence est une grappe d'épis blancs jaunâtres mesurant jusqu'à dix centimètres de long, qui, une fois fécondés, donneront des gousses (Bonnet et al., 2008). Les feuilles de *F. albida* sont amphistomatiques (Wickens, 1969). Cette espèce présente une phénologie inversée,

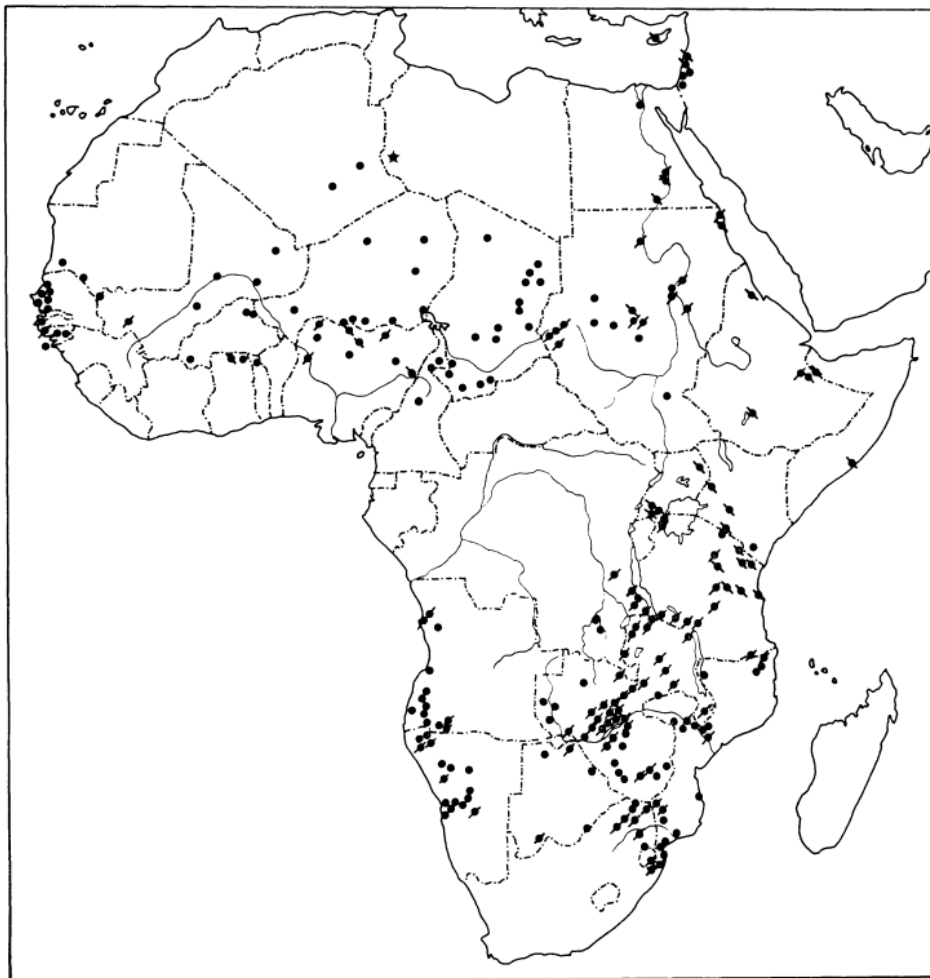


Photo 1: Feuilles (composées de folioles et de foliolules) et inflorescence de *Faidherbia albida*. Extrait de Bonnet et al., 2008

c'est-à-dire qu'il produit des feuilles en saison sèche (d'octobre à juin) et les perd en saison des pluies (de juillet à septembre). Il n'existe à ce jour aucun consensus sur la raison de cette inversion de phénologie. Arbre initialement ripisylve et évoluant sur des forêts à sols alluviaux (Wickens, 1969), il est possible qu'il ait développé une phénologie foliaire inversée pour limiter la compétition et faciliter son accès à la lumière dans les conditions de son aire de répartition d'origine avant d'être introduit ailleurs en Afrique. Aucun auteur ne s'est intéressé à la présence d'un gradient de tolérance à l'ombrage dans la couronne.

Le système racinaire est de type pivotant et les racines peuvent pousser jusqu'à 30 m de profondeur pour atteindre les nappes d'eau souterraine (Vandenbelt, 1991). Alexandre & Ouedraogo (1992) ont mis en évidence la plasticité des racines de *F. albida* en fonction du sol. En effet, *F. albida* ne développe ses racines latérales que si les conditions du milieu y sont favorables, à savoir que l'humidité du sol est adéquate. En outre, cette espèce peut avoir une relation de mutualisme avec *Rhizobium sp* ce qui lui confère un caractère améliorant du sol (Dreyfus & Dommergues, 1981). Ce mutualisme n'a pas été observé sur la zone d'étude de ce mémoire à Niakhar.

L'aire de distribution naturelle de *Faidherbia albida* se situe majoritairement en Afrique, bien que des spécimens soient observables dans la péninsule arabique (Figure 1). Les *Faidherbia* sont capables de pousser avec des précipitations annuelles variant de 400 à plus de 1400 mm et à des altitudes comprises entre -270 mètres (Mer Morte) et 2000 mètres (Éthiopie) d'altitude (Wood, 1992).



MAP. 1. Distribution of *Acacia albida*. ● race not determined. ● race A. ● race B. ★ fossil record.

Figure 1: Aire de distribution de *Faidherbia albida*. Extrait de Wickens, 1969

Les *Faidherbia* sont importants pour les populations locales car ils sont multi-usages. En Afrique de l'Ouest, ses fonctions sociales et économiques sont bien déterminées. Sa phénologie inversée est parfois perçue comme divine et le bois de ces arbres est souvent intégré dans des rites funéraires. *A contrario*, dans l'Est et le Sud de l'Afrique, il n'y a aucune preuve de l'intégration socioculturelle de cet arbre dans les sociétés locales. Sa seule utilisation prouvée est la consommation de ses graines lors des périodes de disette. L'espèce est largement utilisée dans les parcs agroforestiers où sa présence augmente localement les rendements des cultures (Bonkougou, 1992). En saison sèche, ces arbres sont source d'ombrage, le bétail vient s'y protéger de la chaleur et ses déjections ont un effet fertilisant sur le sol. En outre, les *Faidherbia* sont utilisés en pharmacopée, en apiculture ou encore en artisanat. La production de savon à partir des cendres ou le tannage du cuir grâce à l'écorce sont deux exemples de services rendus par l'arbre (Bonnet et al., 2008).

### **b. Échanges gazeux (CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O) et traits foliaires**

Son caractère phréatophyte (qui utilise l'eau des nappes), comme conséquence de son origine ripisylve, est observé depuis de nombreuses années mais il a fallu attendre la fin des années nonante pour que Rousard et al. (1999) démontrent quantitativement le phénomène sur des *Faidherbia* adultes au Burkina Faso. Pour cela, la composition isotopique de l'eau en <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O de la nappe phréatique a été comparée avec celle de la sève et il est apparu que les compositions étaient similaires presque toute l'année, sauf au retour des pluies (un bref moment, juste avant la perte des feuilles). Dans ce même article, les auteurs mettent en évidence qu'il n'y a pas de diminution significative du potentiel hydrique foliaire de base ( $\Psi_b$ ) au cours de la saison sèche. Au Burkina Faso, sur arbres adultes, Rousard et al. (1999) montrent que les potentiels hydriques de base  $\Psi_b$  ne descendent pas en dessous d'environ - 0,5 MPa, même en fin de saison sèche. Plus tard, Diémé et al. (2018) obtiennent des valeurs de - 1,5 MPa et Diouf (2020) des valeurs comprises entre - 0,5 et - 1,0 MPa. À titre de comparaison, les autres espèces arborées sahéliennes étudiées par Diémé et al. présentent des valeurs de  $\Psi_b$  entre - 0,5 et - 3 MPa. Fortunel et al. (2023) nous apprennent qu'à partir de  $\Psi_b = - 1,8$  MPa certaines Fabaceae tropicales perdent 35 % de leur capacité à se réhydrater. C'est-à-dire qu'après un épisode de stress hydrique modéré, ces espèces ne sont capables de contenir que 65 % de l'eau initialement présente dans leur feuille avant l'apparition de ce stress. À - 2,4 MPa, cette capacité à réhydrater leurs feuilles diminue de 50 %. Au regard de ces informations, et des valeurs de  $\Psi_b$  obtenues par Rousard et al. (1999) et Diémé et al. (2018), il apparaît que *Faidherbia* peut très bien ne pas souffrir du stress hydrique malgré l'absence de précipitations au cours de la saison sèche, car il montre une stratégie d'évitement de la sécheresse.

En plus d'un système racinaire profond qui lui permet de puiser dans les nappes et d'ainsi limiter le stress hydrique, *Faidherbia* peut, comme tous les arbres, réguler son flux transpiratoire via l'ouverture et la fermeture de ses stomates et la diminution de la surface transpiratoire (via la sénescence et/ou la perte de ses feuilles). La variation du flux transpiratoire a été observée via la variation des flux de sève sur une base journalière (Diouf, 2020) et via la variation des flux de vapeur d'eau et de CO<sub>2</sub> au cours de la saison (Rousard et al., 2020).

La Figure 2 met en évidence la capacité photosynthétique de *F. albida* durant la saison sèche. Au cours de cette saison, *Faidherbia* est l'unique contributeur aux échanges gazeux liés à la photosynthèse. Cumulé sur l'ensemble de la saison sèche, les échanges gazeux, mis bout à bout, sont équivalents aux échanges gazeux liés aux cultures de mil et d'arachide de la saison humide (évapotranspiration annuelle du système = 1400 mm). Le pic d'émission de carbone lié aux premières pluies peut être attribué à l'effet « Birch » (Birch, 1964) : la battance de l'eau sur le sol sec libère le carbone du sol produit par les micro-organismes du sol tout au long de la saison sèche.

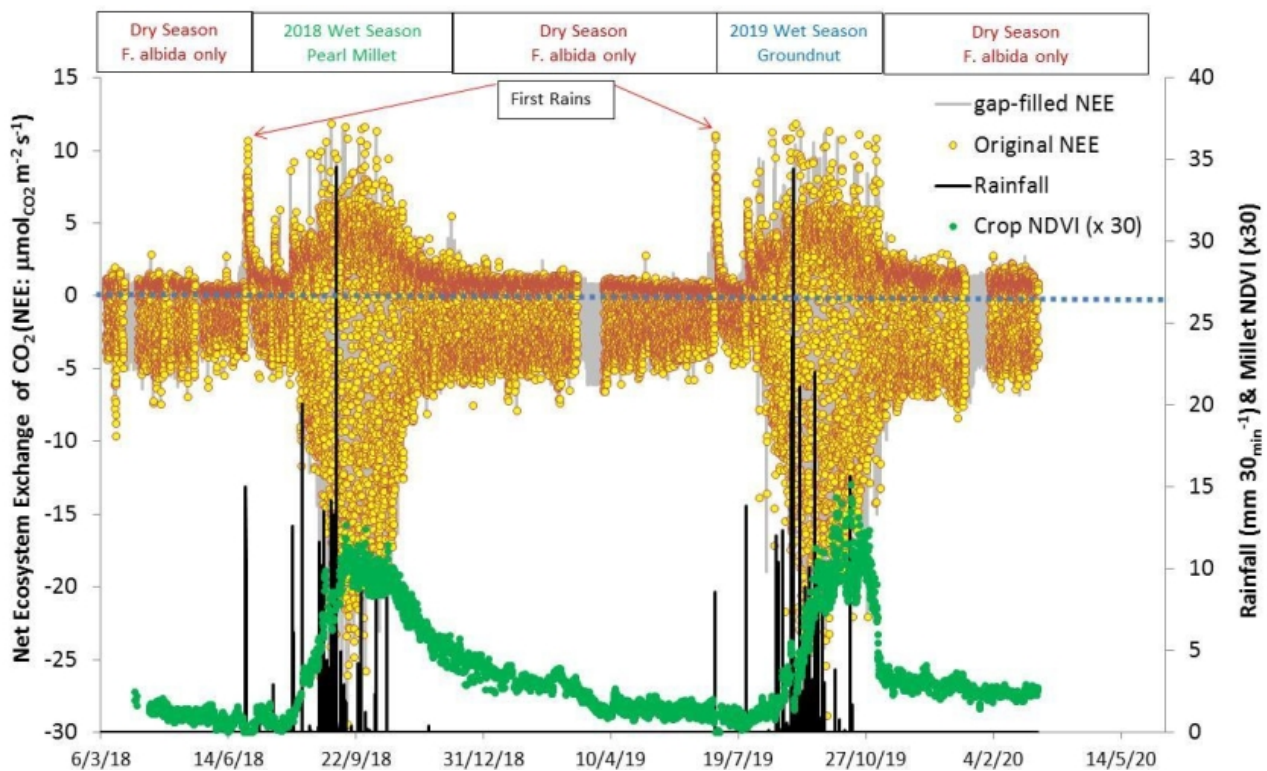


Figure 2: Échange net de  $CO_2$  au niveau de l'écosystème (NEE en jaune orangé), positif = respiration, négatif = photosynthèse, de 2018 à 2020, bâtonnets noir = précipitation, point vert = indice de végétation des cultures (NDVI, adimensionnel), Station *Faidherbia*-flux, Niakhar, Sénégal. Extrait de Roupsard et al., 2020

La dynamique journalière des flux de sève du tronc est présentée sur la Figure 3 (exemple de la journée du 14 avril 2019, Diouf, 2020). En sachant qu'à cette date, le soleil se lève quelques minutes avant 7 h du matin, il apparaît que la réactivité de *Faidherbia* à la lumière est rapide. Le taux de transpiration journalier maximum pour des individus adultes de 70 cm de diamètre serait de 400 litres par jour (Roupsard, 1997). Plus tard, Sokhna Sarr et al. (2023) obtiennent des maxima de transpiration entre 100 et 300 litres par jour pour des arbres avec un diamètre compris entre 30 et 70 cm.

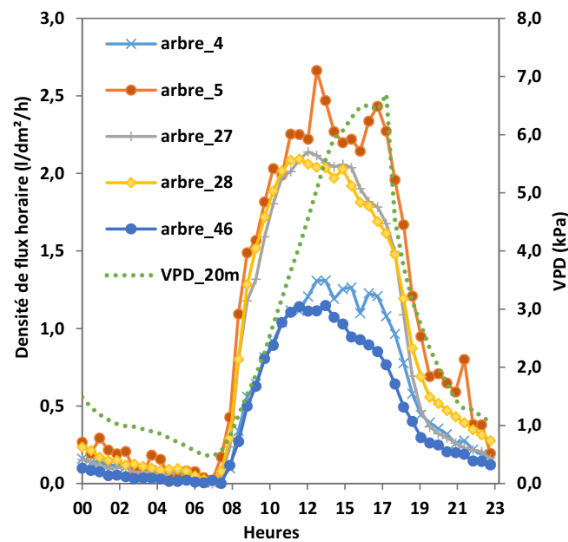


Figure 3: Cinétique horaire de la densité de flux de sève du tronc et du déficit de pression vapeur (VPD, kPa) du 14 avril 2019 pour cinq *F. albida* de diamètre différent (arbre 4 = 48 cm, arbre 5 = 40 cm, arbre 27 = 57 cm, arbre 28 = 67 cm et arbre 46 = 31 cm), station Faidherbia-flux, Niakhar, Sénégal (Diouf, 2020)

Cette dynamique est observée quotidiennement mais le maximum de densité de flux de sève diminue avec l'avancée dans la saison sèche (Figure 4). Cette diminution est corrélée avec la diminution progressive du taux de feuillaison à partir de la mi-mars, soit cinq mois après les dernières pluies (Sokhna Sarr et al., 2023).

La Figure 4 illustre cette variation saisonnière. Le taux de feuillaison augmente brusquement en octobre 2019, soit après les récoltes et au moment des dernières pluies (voir Figure 2). Le taux de feuillaison est de 100 % jusque mi-mars, diminue progressivement jusqu'à la mi-mai pour chuter et atteindre zéro en juillet 2020.

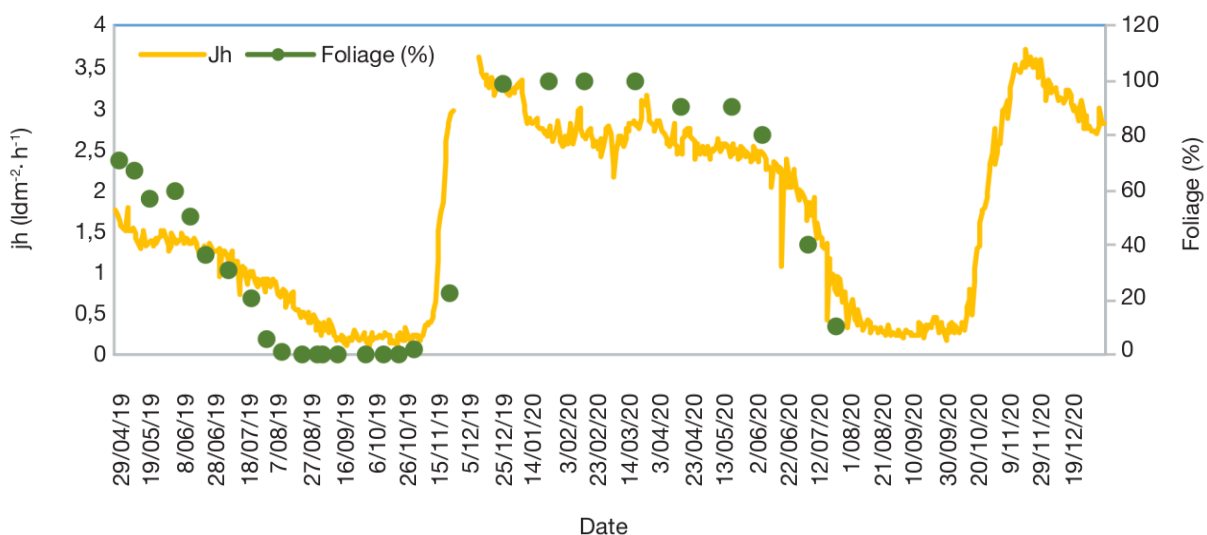


Figure 4: Taux de feuillaison de *F. albida* (Foliage en %, points verts) et densité maximale journalière de flux de sève du tronc (Jh, en ligne pleine jaune), Station Faidherbia-flux, Niakhar, Sénégal (Sokhna Sarr, 2023)

Outre la diminution de son feuillage, Roupsard (1997) a également noté une diminution de l'azote foliaire au cours de la saison sèche. Les feuilles d'un *Faidherbia* adulte ont une teneur en azote de 3,0 à 3,5 % en début de saison sèche contre 2 % au début de la saison des pluies. À titre d'exemple, Ollinger & Smith (2005) obtiennent des valeurs comprises entre 1,0 et 2,5 % en forêt tempérée. La différence de teneur en azote entre les milieux tropicaux et tempérés a été mise en évidence par Martinelli et al. (1999). Ces derniers ont mesuré des quantités d'azote foliaire pouvant aller jusqu'à 4,0 % en milieu tropical (Brésil, Thaïlande et Cameroun) contre 2,3 % en milieu tempéré (Allemagne et Maine – États-Unis d'Amérique).

Une autre caractéristique foliaire liée au taux de photosynthèse est la surface foliaire spécifique (SLA, en  $\text{m}^2\text{kg}^{-1}$  de feuille). D'après Reich et al. (1998), des espèces présentant des SLA plus élevés ont également des taux de photosynthèse maximale plus importants. À ce jour, des mesures de SLA de *Faidherbia* n'ont été réalisées que sur des plantules. Le SLA de ces individus est compris entre 14 et 15  $\text{m}^2\text{kg}_{\text{feuille}}^{-1}$  (Roupsard, 1997; Diémé et al., 2019). Il n'y a pas d'information relative au SLA dans la Plant Trait Database pour *Faidherbia*.

Toujours d'après les travaux de Roupsard (1997), le taux de transpiration élevé de *Faidherbia* permet d'expliquer la croissance radiale rapide du tronc (accroissement de 0,71 cm de diamètre par an). La densité du bois de *Faidherbia* est assez faible et a été estimée par Moussa et al. (2020) sur des individus adultes d'un parc agroforestier au Niger, à 0,51  $\text{g cm}^{-3}$ .

En résumé, *Faidherbia* est donc une espèce évitante de la sécheresse, caractérisée par un comportement phréatophyte permis par un enracinement profond. Elle est caractérisée par une phénologie (feuillaison, croissance, floraison) essentiellement en saison sèche (dite "inversée"), ce qui est extrêmement rare et explique le succès de cette espèce domestiquée pour l'agroforesterie des zones sèches (forte productivité en saison sèche, forte croissance radiale et production de bois, abondance de fourrage, pas de compétition avec les cultures en saison des pluies). Elle est donc à la fois très productive, et au moment le plus opportun, par rapport aux besoins des agriculteurs et des éleveurs. Il est important de comprendre si cette forte productivité primaire nette s'explique par des taux de photosynthèse élevés et comment s'opère sa régulation stomatique.

## 2.2. L'observatoire de recherche et le Sahel

Le Sahel est une zone climatique de transition se situant juste en dessous du désert du Sahara (Figure 5). Cette zone s'étend sur tout le continent africain d'Ouest en Est, du Sénégal jusqu'en Érythrée, et sa largeur est d'environ 400 à 500 kilomètres (Universalis, s. d.). Le rythme saisonnier, dans la partie Ouest, est marqué par une longue saison sèche (huit à neuf mois), suivie d'une courte saison des pluies (trois à quatre mois) où les précipitations sont généralement comprises entre 400 et 1000 mm. La mer et l'altitude influencent localement les conditions climatiques, ce qui provoque un gradient climatique et forme un continuum appelé Sahel (Villiers, 1963).

En ce qui concerne la pédologie, Casenave & Valentin (1989) nous apprennent que les sols du Sahel sont majoritairement des sols ferrugineux tropicaux. Ces sols, de couleur ocre et riches en fer, sont souvent sableux et très drainants.

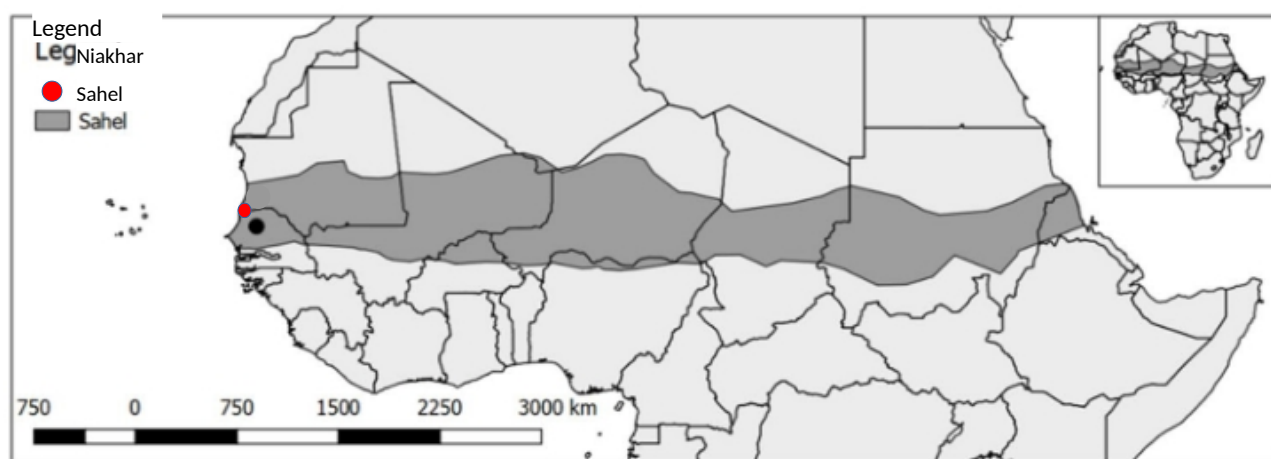


Figure 5: Localisation de Niakhar et du Sahel en Afrique. Adapté de Sibret et al., 2021

L'Observatoire Population – Santé – Environnement (OPSE<sup>2</sup>) de Niakhar est situé dans la région de Fatick à 150 kilomètres à l'Est de Dakar, à la limite Sur de la zone sahélienne, (Figure 5) et a été fondé en 1962. Initialement mis en place comme système de surveillance de la santé et de la population, ses activités se sont diversifiées au cours des années pour inclure les services écosystémiques de l'agroforesterie et plus spécifiquement des parcs agroforestiers à *Faidherbia* (AMMA-CATCH, 2022). Les parcs agroforestiers sont des zones de terres agricoles où sont rassemblés des arbres multi-usages suite à leur sélection et leur protection par les agriculteurs (FAO, s. d.). Dans le parc agroforestier à *Faidherbia* de Niakhar, au sein du bassin arachidier du Sénégal, les arbres sont en association avec des cultures de mil et d'arachide en alternance une année sur deux. Le bétail (zébu et moutons principalement) pâture dans la zone, guidé par les éleveurs.

2 <https://lped.info/wikiObsSN/wakka.php?wiki=ArTicles>

La plateforme collaborative « Faidherbia-Flux» est incluse dans l'OPSE et voit le jour en 2018 grâce à la collaboration à long terme entre seize organismes sénégalais et européens et se concentre sur plusieurs objectifs de recherche : l'évaluation des services écosystémiques, la caractérisation de la productivité primaire nette, la quantification des flux de gaz à effet de serre (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, N<sub>2</sub>O, CH<sub>4</sub>) ou encore l'influence du bétail sur les rendements sont autant de sujets de recherche conduits par la plateforme et rendus possible grâce aux nombreux équipements de la station et aux chercheurs et étudiants associés (60 environ).

Le site d'étude est en effet équipé de plusieurs appareils de mesures automatiques ou manuelles, qui permettent d'analyser les échanges de matière et d'énergie aux échelles du peuplement, des arbres et/ou des feuilles. Afin de quantifier les flux de gaz à effet de serre entre les écosystèmes et l'atmosphère à l'échelle du peuplement, trois tours-à-flux (méthode Eddy-Covariance ; Montgomery, 1948 ; ) sont présentes sur le site. Elles mesurent les échanges gazeux, et les données météorologiques. Cet ensemble s'intègre dans le réseau international FLUXNET<sup>3</sup>, qui met en relation toutes les stations de recherche utilisant la méthode Eddy-Covariance. Cette méthode permet de produire des données *in situ* de flux d'énergie, et de CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O gazeux, sans dégradation des écosystèmes. Les trois tours présentes à Niakhar prennent ces mesures à 20 m (au-dessus du sol), à 4,5 m sur la même parcelle et à 2,5 m sur une parcelle voisine en rotation de culture (une année mil, une année arachide) opposée. Ces tours sont installées de manière permanente depuis 2018 et prennent des mesures automatiques toutes les demi-heures. Les paramètres physiques du sol sont largement documentés par ailleurs.

Outre les trois tours, la station est également équipée de 60 capteurs de flux de sève permanents sur huit arbres du parc. Ces capteurs mesurent la vitesse des flux de sève et l'humidité relative du tronc et génèrent donc des données à l'échelle des arbres individuels.

Pour analyser les échanges gazeux à l'échelle des feuilles, la station dispose d'un Li-Cor 6400XT<sup>4</sup> (LI-COR Biosciences, Inc, Lincoln, Nebraska, USA), appareil conçu pour mesurer les flux de transpiration et de photosynthèse à l'échelle d'une feuille (ou foliole) en se basant sur des capteurs infrarouges permettant des mesures de concentrations d'H<sub>2</sub>O et de CO<sub>2</sub> dans l'air. Le fonctionnement de cet appareil est détaillé ultérieurement dans ce mémoire (section 3.2.a. Le Li-Cor6400 XT).

---

3 [https://daac.ornl.gov/cgi-bin/dataset\\_lister.pl?p=9](https://daac.ornl.gov/cgi-bin/dataset_lister.pl?p=9)

4 <https://www.licor.com/env/support/LI-6400/home.html>

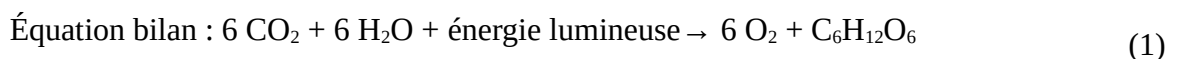
## 2.3. La photosynthèse

### a. Petite histoire de la photosynthèse

Stirbet et al. (2020) proposent une synthèse de l'histoire de la photosynthèse que nous résumons ci-dessous.

L'évolution des connaissances sur les phénomènes de transfert d'eau et de gaz par les plantes est longue et laborieuse à ses débuts. Il est admis que le belge Jan Baptiste van Helmont (1579 – 1644) a été le premier à décrire les phénomènes de transfert d'eau dans les plantes en mesurant la masse d'eau absorbée par un saule en conditions contrôlées. Il faut attendre 1779 pour que Jan Ingen-Housz (1730 – 1799) démontre le rôle de la lumière à l'échelle macroscopique. Au XIX<sup>e</sup> siècle, c'est au tour de Theodor Wilhelm Engelmann (1843 – 1909) de faire avancer les connaissances sur la photosynthèse. Il a démontré le rôle des longueurs d'onde grâce à des algues et différents filtres de lumière. Il conclut que les organismes photosynthétiques ont une préférence pour la lumière avec des ondes associées aux couleurs rouge et bleu. Frederick Forst Blackman (1905) va encore un peu plus loin et suggère que la photosynthèse se déroule en deux phases. La première qui est dépendante de la lumière – appelée phase claire – et la seconde qui est dépendante de la température et des produits de la première phase – appelée phase sombre. Les Prix Nobel Melvin Calvin et Andrew Benson (1950) décrivent la voie métabolique permettant de réduire le carbone atmosphérique. Au cours de leurs recherches, ils découvrent que la ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) est l'accepteur de CO<sub>2</sub> pour sa réduction, que cette protéine est impliquée dans un cycle pour être régénérée et que le premier produit stable de la photosynthèse est une molécule à trois carbones. En 1969, Bonaventura & Myers et Murata ont mis en évidence les différences de fonctionnement des photosystèmes I et II au niveau de la membrane des chloroplastes. En 1980, Farquhar et al. proposent un modèle prédictif du taux de photosynthèse à base biochimique, en décrivant les paramètres cinétiques enzymatiques, en se basant sur les différents éléments limitant la photosynthèse. Le modèle est détaillé ultérieurement dans ce mémoire dans une section qui lui est entièrement dédiée (2.4.a. Modèle de Farquhar – von Caemmerer – Berry). De nombreux outils récents de traitement des données sur Excel (Sharkey et al., 2007; Lobo et al., 2013 ; Sharkey, 2016) et sur RStudio (Duursma, 2015; Stinziano et al., 2023) se basent largement sur les travaux de Farquhar pour proposer des méthodes d'analyse de la photosynthèse en fonction de la concentration en CO<sub>2</sub> et de l'intensité lumineuse.

### b. Le processus de photosynthèse

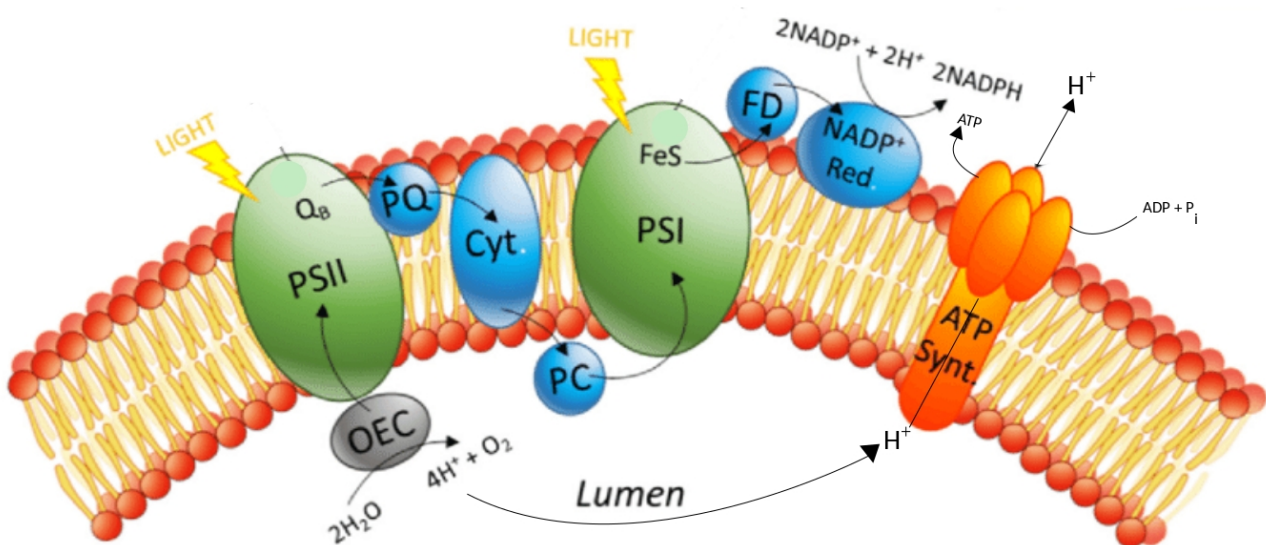


L'Équation 1, qui représente le processus de photosynthèse, semble simple. Mais elle cache pourtant une voie métabolique complexe. Les plantes sont réparties selon trois classifications en fonction de la voie métabolique utilisée pour faire la photosynthèse. Ehleringer et Cerling (2002) nous expliquent les différences entre les plantes en C<sub>3</sub>, les C<sub>4</sub> et celles présentant un métabolisme acide crassulacéen (CAM). Les plantes en C<sub>3</sub> produisent une molécule à trois carbones comme

premier produit de leur voie métabolique. Les plantes CAM et en  $C_4$ , produisent, elles, une molécule à quatre carbones. Les voies métaboliques de ces deux derniers types de plantes ne seront pas développées plus en profondeur étant donné que *Faidherbia* est une plante en  $C_3$ .

Pléthore de livres de référence font l'état des connaissances de la photosynthèse. Pour la description qui suit, l'ouvrage « Photosynthesis: Physiology and Metabolism » (Leegood et al., 2000) a largement été consulté.

Le début de la photosynthèse se déroule dans la membrane thylakoïde à l'intérieur des chloroplastes. Un photosystème (PS) est un ensemble de protéines associées à des pigments de chlorophylles et de caroténoïdes permettant de convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique. La lumière atteint le PS II, qui absorbe deux photons et réduit une molécule d'eau, présente dans le lumen du thylakoïde, en lui arrachant deux électrons. Les électrons sont transmis à l'accepteur primaire du PS II dans la chaîne de transport. Cette chaîne de transport est composée de protéines membranaires et achemine les électrons vers le PS I. Ce dernier transfère les électrons à un centre ferredoxine afin de réduire le  $NADP^+$  en NADPH. Les ions  $H^+$  résultant de la réduction de l'eau au niveau du PS II passent aux travers d'une pompe ATP-Synthase, produisant au passage de l'ATP (Figure 6). Cette suite de réactions constitue la phase claire de la photosynthèse.



### Thylakoid membrane

Figure 6: Représentation schématique de la phase claire de la photosynthèse: la chaîne de transport des électrons dans les Photosystèmes I et II (PS I et II) de la membrane thylakoïde. OEC = complexe d'oxydation de l'eau, PQ = plastoquinone, Cyt = cytochrome, PC = plastocyanine, FD = ferredoxine. Extrait de Tucci et al. (2019), sous licence « Creative common attribution » <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>. Ajout par rapport à l'illustration d'origine : Transport d'un  $H^+$  à travers la pompe à proton pour former l'ATP.

Ensuite vient la phase sombre, qui se réalise dans la lumière du chloroplaste et qui utilise les produits de la phase claire, à savoir l'ATP et le NADPH. Le CO<sub>2</sub> présent dans le chloroplaste se fixe sur la RuBisCo (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase) et produit du phosphoglycérate (phase 1). C'est ici que l'ATP et le NADPH sont utilisés successivement pour former un glyceraldéhyde (phase 2). La dernière étape consiste à régénérer la RuBisCo (phase 3) en utilisant de l'ATP à la suite d'une longue voie métabolique au cours de laquelle est produit le glucose qui est stocké sous forme d'amidon (Figure 7).

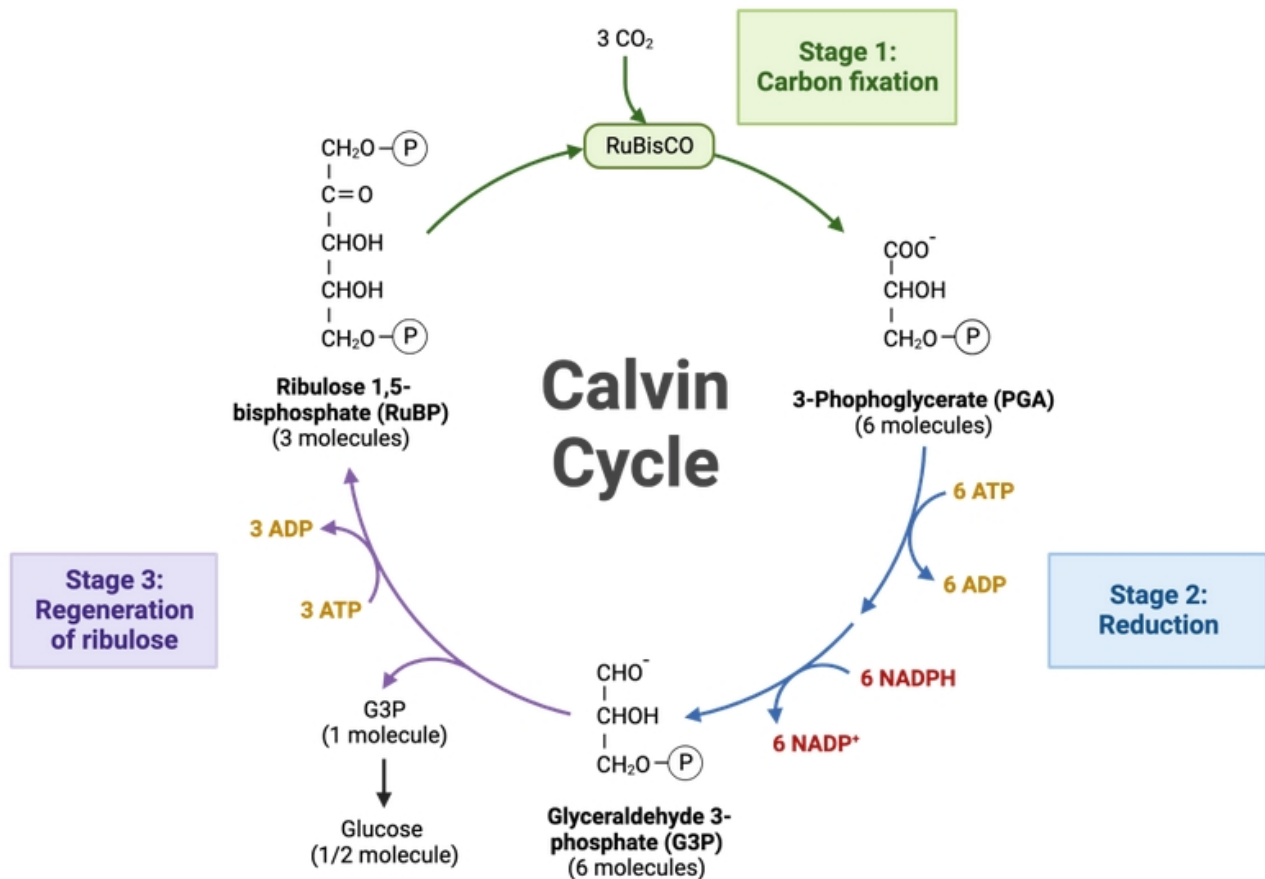


Figure 7: Schématisation de la phase sombre de la photosynthèse: le cycle de Calvin. Extrait de Hardy (s. d.), sous licence « Creative common attribution » <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

En dézoomant un peu et en s'intéressant cette fois-ci à ce qui se passe à l'échelle de la feuille et de l'arbre, et non plus à celle des organites, nous pouvons observer les phénomènes qui permettent de faire rentrer le CO<sub>2</sub> dans la feuille et d'amener l'eau depuis le sol jusqu'à la canopée.

Le CO<sub>2</sub> ambiant atteint la couche limite des feuilles, rentre par les stomates dans l'espace intercellulaire puis passe de la chambre sous-stomatique vers les chloroplastes des cellules du mésophylle. L'eau libérée sous forme de vapeur au cours de la photosynthèse suit le chemin inverse. La capacité à laisser passer les molécules d'un endroit à un autre s'appelle la conductance (g, en mol<sub>H2O</sub> m<sub>feuille</sub><sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). Par analogie avec un circuit électrique monté en série où la résistance totale vaut la somme des inverses de toutes les résistances, la conductance totale vaut la somme des inverses de toutes les conductances. La conductance totale (g) est composée de la conductance de couche limite

( $g_{bl}$ ), de la conductance stomatique ( $g_s$ ) et de la conductance mésophyllienne ( $g_m$ ). Les modèles de photosynthèse à l'échelle de la feuille s'intéressent généralement surtout à la conductance stomatique. Kirschbaum et al. (1988) ont mis en évidence l'effet de la concentration ambiante en  $CO_2$  et de la lumière sur cette conductance stomatique. Ils concluent qu'une augmentation de la concentration en  $CO_2$  résulte en une diminution de la conductance stomatique, mais qu'une augmentation de l'irradiance provoque une augmentation de  $g_s$ . Les deux relations ne sont pas linéaires. Diagne (2000) mesure des conductances stomatiques à la vapeur sur *Acacia tortilis* dans le Sahel sénégalais. Les valeurs atteintes varient de 0,05 à 0,20  $mol_{H_2O} m_{feuille}^{-2}s^{-1}$  tout au long de l'année.

Pour expliquer le déplacement de l'eau dans la plante, nous mobilisons la théorie de la tension-cohésion (Dixon & Joly, 1895). La demande évaporative de l'atmosphère est le moteur du flux de sève dans l'arbre car elle crée un déficit de pression et de concentration, ce qui incite le déplacement de l'eau pour combler ce déficit. En partant du sol, l'eau se déplace par capillarité ou en suivant un gradient de concentration jusqu'à atteindre la rhizosphère. Elle rentre dans les cellules de l'apex des racines puis est tirée de proche en proche jusqu'aux feuilles où elle est évaporée.

Prenons encore un peu de recul et voyons ce qui se passe à l'échelle de la canopée. En fonction du taux de fermeture du couvert, plusieurs modèles permettent d'estimer la quantité de flux échangé. Les modèles « Big Leaf » sont relativement simples et sont applicables à des couverts fermés continus. Dans ces modèles, la canopée est considérée comme une seule grande feuille homogène. C'est notamment le cas avec l'équation de Penman-Montheith (1965) qui permet d'estimer les flux d'évapotranspiration de la canopée sur base de paramètres climatiques tels que le rayonnement net, la température, l'humidité de l'air, la vitesse du vent et les conductances aérodynamiques et de couvert (résultante des conductances stomatiques). Parmi les modèles « Big Leaf », les outils de bilan hydrique journalier BILJOU © (Granier et al., 1999) ou DynACof (Vezy et al., 2020) peuvent être cités. ORCHIDEE, LPJ-GUESS ou JULES sont des modèles « Big Leaf » capables de fonctionner aux échelles régionale, continentale et globale.

Pour tenir compte de la différence de lumière au sein de la canopée, De Pury & Farquhar (1997) proposent un modèle plus précis de la photosynthèse intégrant une seule couche mais en prenant en compte la variabilité entre feuilles d'ombres et de lumière. Viennent ensuite les modèles multicouches, comme CANOAK (Baldocchi & Harley, 1995), affinant encore la variabilité au sein du couvert.

Des modèles encore plus précis découpent la canopée en petits cubes (des voxels) et permettent d'avoir un modèle en trois dimensions. Les flux sont alors estimés comme étant la somme des flux estimés pour chaque voxel. Le modèle de Sinoquet et al. (2001) permet d'estimer l'absorbance, la transpiration et la photosynthèse de la canopée, tout comme le modèle « MAESPA » (Duursma & Medlyn, 2012). Enfin, ARCHIMED (Dauzat et al., 2006) fait partie des modèles les plus précis à ce jour. Au lieu de découper la canopée en voxel, le modèle ARCHIMED réalise un modèle 3D de

chaque feuille. L'avantage des modèles 3D, contrairement aux modèles à une seule couche ou multicouches, est qu'ils sont adaptés à des couverts discontinus comme les savanes arborées ou arborescentes présentes dans le Sahel.

Les modèles augmentent souvent en complexité (plus de paramètres, plus de processus) pour gagner en précision. Simplicité et précision sont des caractéristiques généralement antinomiques en termes de modélisation. Paradoxalement, les modèles qui s'adressent à de petits objets (comme la feuille), dont tous les paramètres ou presque peuvent être mesurés, sont généralement plus complexes que les modèles qui s'adressent à des objets plus grands (et dont le paramétrage est souvent limitant).

### **c. Éléments limitant la photosynthèse**

Nous distinguerons ci-dessous les limitations non-biochimiques (micro-climat et conductance stomatique) des limitations biochimiques (fonctionnement enzymatique et produits de la photosynthèse), les limitations biotiques et abiotiques, les limitations diffusionnelles et non-diffusionnelles.

Le microclimat influence directement la photosynthèse. La quantité de lumière disponible influence l'activité des photosystèmes des membranes thylakoïdes comme vu précédemment. S'il y a moins d'énergie lumineuse disponible, alors la production d'ATP diminue et donc le cycle de Calvin s'en trouve négativement impacté. C'est ce qui s'appelle la limitation par la lumière.

La concentration en CO<sub>2</sub> ambiant va également avoir une incidence sur le cycle. Une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> aura pour effet de déplacer l'équilibre des réactions pour consommer le CO<sub>2</sub> supplémentaire (principe de Lavoisier). Il y a donc théoriquement plus de glucose produit. Cependant, l'azote est également un élément limitant la photosynthèse car il est nécessaire pour la production d'enzymes. La RuBisCo étant une enzyme, la plus abondante du monde (Ellis, 1979), la diminution de sa concentration à cause d'une diminution de la disponibilité en azote résulte forcément en une diminution du taux de photosynthèse. C'est ce qui s'appelle la limitation biochimique.

La température augmente la cinétique des réactions et non leur état d'équilibre. Toutefois, une température trop élevée a pour effet de dénaturer les protéines. La RuBisCo semble effective jusqu'à 57°C mais la RuBisCo-activase perd ses propriétés à partir de 35°C (Eckardt & Portis, 1997).

Ces limitations abiotiques sont étroitement liées aux limitations des voies métaboliques des plantes. Sharkey et al. (2007) nous les exposent en se basant sur les travaux de Farquhar et al. (1980) sur la photosynthèse en fonction de la concentration ambiante en CO<sub>2</sub>.

Dans un premier temps, lorsque le  $\text{CO}_2$  est limitant pour la plante, la fixation de celui-ci sur la RuBisCo est faible, ce qui résulte en une faible production de glucose. La vitesse de carboxylation maximum,  $V_{\text{cmax}}$  (en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), est l'élément limitant le plus le taux de photosynthèse à de basses concentrations en  $\text{CO}_2$ , c'est le stade Rubisco-limitant. La carboxylation est la phase 1 du cycle de Calvin.

Ensuite, lorsque le  $\text{CO}_2$  n'est ni limitant ni en excès, l'efficacité de la chaîne de transport des électrons dans la membrane thylakoïde bride la production de NADPH. Le taux de transport maximal des électrons dans le PS II,  $J_{\text{max}}$ , est la seconde grandeur d'intérêt pour caractériser les paramètres de la photosynthèse. C'est donc la régénération du RuBP qui est limitante.

Enfin, le taux de photosynthèse atteint un plafond à cause de l'accumulation des photosynthétats (surtout en fin de journée). Les triose-phosphates sont transformés en glucose et exportés à un taux relativement constant, TPU (Triose Phosphate Utilization), qui détermine le taux de photosynthèse.

Ces trois états limitant sont illustrés par la Figure 8.

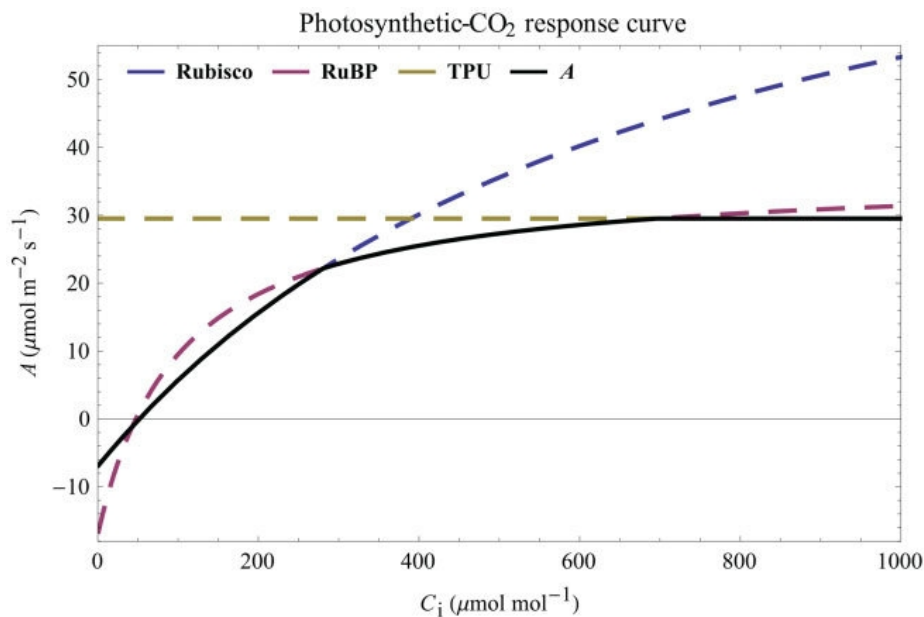


Figure 8: Exemple de courbe de réponse au  $\text{CO}_2$  intercellulaire ( $C_i$ ) et des différents éléments limitants la taux de photosynthèse ( $A$ ). Extrait de Bernacchi et al. (2013)

Une quatrième grandeur d'intérêt, en plus de  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU, est  $R_d$ , le taux de respiration se produisant dans la phase sombre, aussi appelé respiration à l'obscurité ou respiration mitochondriale. Il s'agit donc de la combustion du glucose résultant en la libération d'énergie chimique sous forme d'ATP et de  $\text{CO}_2$  dans les mitochondries (*Dark Respiration - an overview | ScienceDirect Topics*, s. d.).

Les limitations non-biochimiques diffusionnelles liées surtout au fonctionnement stomatique affectent la photosynthèse (via la disponibilité en CO<sub>2</sub> au niveau des sites de carboxylation) au tout premier degré. Plus généralement, la diffusion du CO<sub>2</sub> est limitée par quatre résistances que l'on représente en série : aérodynamique, de couche limite, stomatique et mésophyllienne. La résistance stomatique a un rôle régulateur majeur de la photosynthèse.

Aucune donnée concernant ces quatre paramètres pour *F. albida* ne semble avoir été publiée à ce jour. Sibret et al. (2021) ont quantifié deux des quatre paramètres pour plusieurs espèces ligneuses décidues sub-sahéliennes au Sénégal, mais ce travail n'inclut pas *Faidherbia*. Ils ont obtenu, en moyenne, les valeurs de 65,6 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> pour le taux de carboxylation maximum (V<sub>cmax</sub>) et de 305,3 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> pour le transport maximum des électrons (J<sub>max</sub>). Ces valeurs sont assez élevées par rapport aux espèces tempérées. À titre d'exemple, V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub> valent 37,8 et 50,6 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> pour *Quercus rubra* (Bauer et al., 2001), 49,2 et 97,4 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> pour *Liquidambar styciflua* (Sholtis et al., 2004) ou encore 54,0 et 112,4 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> pour *Picea abies* (Merilo et al., 2009).

## 2.4. Les modèles de photosynthèse et de conductance

Les paramètres de la photosynthèse V<sub>cmax</sub>, J<sub>max</sub>, TPU et R<sub>d</sub> peuvent être déterminés en utilisant des modèles de prédiction de la photosynthèse en fonction de la concentration en CO<sub>2</sub> (modèle FvCB, Farquhar, 1980) et de la lumière (modèle de Marshall & Biscoe, 1980). Le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976) permet de modéliser la réponse de la conductance stomatique en fonction de variables climatiques. La conductance stomatique est un des facteurs clef limitant la photosynthèse comme vu précédemment.

### a. Modèle de Farquhar – von Caemmerer – Berry

L'équation de la photosynthèse nette, telle que décrite dans le modèle FvCB, est la suivante :

$$A_n = V_c - 0,5V_o - R_d \quad (2)$$

où A<sub>n</sub> est la fixation nette de CO<sub>2</sub> en μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, V<sub>c</sub> et V<sub>o</sub> sont respectivement la vitesse de carboxylation et d'oxygénation de la Rubisco en μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, et R<sub>d</sub> est la respiration mitochondriale.

V<sub>c</sub> et V<sub>o</sub> peuvent être calculées sur base des équations :

$$V_c = \frac{V_{cmax} C_c}{C_c + K_c \left(1 + \frac{O_c}{K_o}\right)} \quad (3)$$

$$V_o = \frac{V_{cmax} O_c}{C_c + K_c \left(1 + \frac{O_c}{K_o}\right)} \quad (4)$$

où  $V_{cmax}$  = vitesse maximale de carboxylation [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] (estimée)

$C_c$  = pression partielle du  $\text{CO}_2$  dans le chloroplaste [Pa] (mesurée)

$O_c$  = pression partielle de l'oxygène dans le chloroplaste [Pa] (fixée à 21 000 Pa = 21%)

$K_c$  et  $K_o$  = Constantes de Michaelis-Menten, pour le  $\text{CO}_2$  et l' $\text{O}_2$  respectivement (estimées)

En partant des Équations 3 et 4, les termes peuvent être adaptés en fonction de l'état biochimique limitant la photosynthèse. Cela donne les trois nouvelles équations :

$$A_c = \frac{V_{cmax} C_c}{C_c + K_c \left(1 + \frac{O_c}{K_o}\right)} \quad (5)$$

$$A_j = \frac{J C_c}{4,5 C_c + 10,5 \Gamma^*} \quad (6)$$

$$A_p = \frac{3 TPU}{C_c \frac{1}{\Gamma^* - 1}} \quad (7)$$

où  $A_c$  = taux de carboxylation

$A_j$  = taux de régénération du RuBP limité par la chaîne de transport des électrons

$A_p$  = taux de transport des trioses phosphate

$\Gamma^*$  = point de compensation du  $\text{CO}_2$  (mesuré,  $C_i$  quand  $A_n = 0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

$J$  = taux de transport des électrons

$TPU$  = vitesse d'utilisation des trioses phosphates

La théorie veut que, pour chaque mesure, l'élément limitant soit celui pour lequel le taux  $A_x$  est le plus bas. Sachant cela, la première équation (Équation 2) du modèle FvCB devient :

$$A_n = \min(A_c, A_j, A_p) - R_d \quad (8)$$

Les packages « plantecophys » (Duursma, 2015) et « photosyntesis » (Stinziano, 2023) se basent sur un ajustement non linéaire du modèle FvCB et estiment les paramètres  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ,  $TPU$  et  $R_d$  qui permettent de minimiser la différence entre les valeurs mesurées et les valeurs prédites de la photosynthèse en fonction de  $C_i$ . Les équations implémentées dans le package pour trouver les paramètres sont les suivantes :

$$V_{cmax} = \frac{(A_n + R_d) \cdot \left[ C_i + K_c \cdot \left(1 + \frac{O_c}{K_o}\right) \right]}{C_i - \Gamma^*} \quad (9)$$

$$J_{max} = J \left[ \frac{C_i + K_c \left( 1 + \frac{O_c}{K_o} \right)}{\frac{C_i + \Gamma^*}{4}} \right] \quad (10)$$

$$TPU = (A_n + R_d) \cdot \left( \frac{C_i + 2\Gamma^*}{3C_i - \Gamma^*} \right) \quad (11)$$

Pour passer de  $C_c$  dans les équations initiales du modèle FvCB (Équation 5, 6 et 7) à  $C_i$  dans le package de Duursma (Équation 9, 10, 11), une relation faisant intervenir la conductance est utilisée. Cette dernière est détaillée dans la section « 3.2.a Le Li-Cor6400 XT ».

Dans ces équations  $A_n$ ,  $C_i$  et  $\Gamma^*$  sont mesurés, et  $O_c$  est fixé et supposé constant. Les inconnues restantes sont donc  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ,  $J$ ,  $K_c$ ,  $K_o$  et  $R_d$ . Ce sont ces six derniers paramètres qui sont ajustés par itération jusqu'à obtenir des valeurs de photosynthèse estimées les plus proches possibles des valeurs mesurées. Ces valeurs sont recalculées pour chaque nouvelle courbe de réponse au  $CO_2$  traitée avec les packages. « Plantecophys » (Duursma, 2015) et « Photosynthesis » (Stinziano, 2023) permettent d'automatiser les itérations des estimations des paramètres jusqu'à obtenir le RMSE le plus petit possible.

## b. Modèle de Marshall – Biscoe

Le package RStudio « Photosynthesis » (Stinziano, 2023) se base sur le modèle de Marshall & Biscoe pour le traitement des courbes de réponse à la lumière (courbes A-PAR). L'intérêt de traiter de telles courbes est de pouvoir caractériser plus précisément  $R_d$ , la respiration mitochondriale. Lors du traitement de courbes A-PAR,  $R_d$  n'est pas simplement extrapolé, comme pour les courbes de réponses au  $CO_2$  (courbe A- $C_i$ ) avec le modèle FvCB. L'équation du modèle de Marshall & Biscoe est la suivante :

$$\Theta P_n^2 - (P_{max} + \alpha I - \Theta R_d) P_n + \alpha I [P_{max} - (1 - \Theta) R_d] - R_d P_{max} = 0 \quad (12)$$

En y regardant de plus près, il s'agit d'un polynôme de degré deux qui peut se réécrire comme suit :

$$a P_n^2 + b P_n + c = 0 \quad (13)$$

$$\text{où } a = \Theta ; b = -(P_{max} + \alpha I - \Theta R_d) ; c = \alpha I [P_{max} - (1 - \Theta) R_d] - R_d P_{max}$$

$I$  = irradiance (connue)

$R_d$  = photosynthèse mesurée quand  $I = 0$

$\alpha$  = efficacité de l'utilisation de la lumière, vaut la pente initiale de la courbe de réponse à la lumière lorsque l'irradiance vaut zéro (Figure 9)

$P_n$  = taux de photosynthèse nette (mesuré)

$$P_{max} = \frac{C_a}{r_p + r_x}, \text{ taux de photosynthèse maximum} \quad \text{où } C_a = [\text{CO}_2]_{\text{ambient}}$$

$$\Theta = \frac{r_p}{r_p + r_x}, \text{ limitation de la photosynthèse par l'apport en CO}_2 \text{ dans le stroma du chloroplaste}$$

$r_x$  = résistance chimique ou résistance à la carboxylation

$r_p$  = résistance totale à la diffusion, vaut l'inverse de la conductance totale (g)

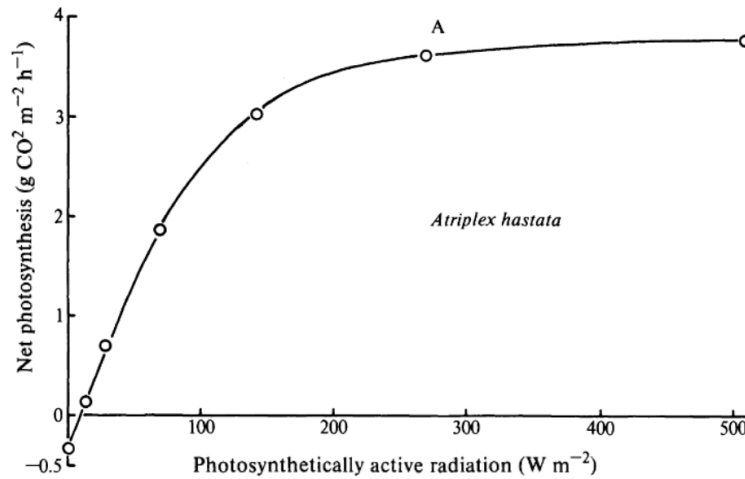


Figure 9: Exemple de courbe de réponse à la lumière pour *Atriplex hastata*. Extrait de Marshall & Biscoe (1980)

Le taux de photosynthèse nette maximum peut être calculé comme une asymptote :

$$P_{n,max} = P_{max} - (1 - \Theta)R_d \quad (14)$$

### c. Le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis

Jarvis propose un modèle d'estimation de la conductance stomatique en se basant sur des données météorologiques et sur un jeu de données de mesures discrètes plutôt que continues. Son modèle prédictif est fonction du flux de photons (Q), de la température (T), de la concentration en CO<sub>2</sub> ambiant (C<sub>a</sub>), du potentiel hydrique foliaire (Ψ<sub>l</sub>) et du déficit de pression vapeur (δ).

$$g_s(Q, T, \delta, \Psi_l, C_a) = g_s(Q) \cdot g_s(T) \cdot g_s(\delta) \cdot g_s(\Psi_l) \cdot g_s(C_a) \quad (15)$$

Il s'agit d'un modèle multiplicatif, où chaque terme varie entre 0 et 1, sauf le premier,  $g_s(Q)$  qui inclut la conductance maximale (paramètre  $b_1$ ). Ce modèle part donc de la conductance stomatique maximale, et l'atténue progressivement, selon des courbes enveloppe de réponse de la conductance à chacune des variables climatiques. Ceci signifie que la conductance stomatique dépend de chaque paramètre climatique indépendamment. À noter que dans ses travaux, Jarvis utilise des centimètres par seconde comme unité pour exprimer la conductance. Alternativement, cette variable peut être exprimée en  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

- en fonction de l'irradiance

$$g_s(Q) = \frac{b_1 b_2 \cdot (Q_p - q)}{b_1 + b_2 \cdot (Q_p - q)} \quad (16)$$

$Q_p$  = densité de flux de photons (variable connue au cours des mesures)

$b_1$  = valeur de la conductance en condition de lumière saturante (mesurée)

$b_2$  = la variation de  $g_s$  lorsque  $Q_p$  tend vers zéro (donc la pente initiale sur la Figure 10, mesurée)

$b_{10}$  = la conductance quand  $Q_p$  égale zéro (mesurée)

$$q = b_{10} / b_1$$

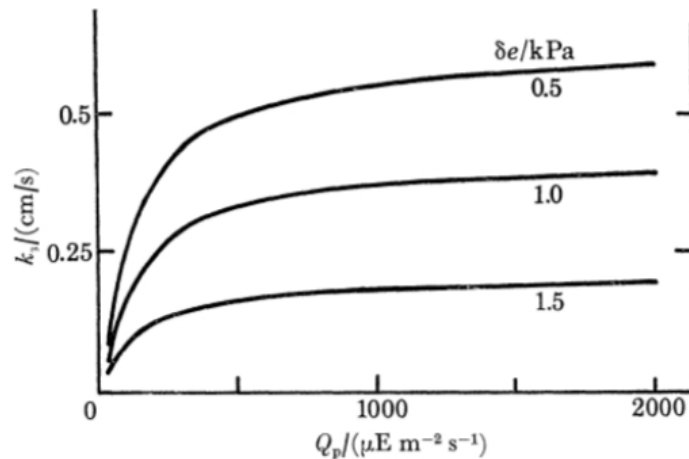


Figure 10: Conductance stomatique en fonction du flux de photon, extrait de Jarvis (1976)

- en fonction de la température

$$g_s(T) = b_3 \cdot (T - T_l) \cdot (T_h - T)^{b_4} \quad (17)$$

$T$  = température mesurée

$T_l$  = température minimale à laquelle la photosynthèse peut être mesurée

$T_h$  = température maximale à laquelle la photosynthèse peut être mesurée

$$b_3 = \frac{1}{(T_o - T_l) \cdot (T_h - T_o)^{b_4}}$$

$$b_4 = \frac{T_h - T_o}{T_h - T_l}$$

$T_o$  = température à laquelle la conductance mesurée est maximale

Comme il s'agit toujours d'une différence de deux températures, il importe peu qu'elles soient exprimées en degrés Celsius ou Kelvin.

- en fonction du déficit de pression vapeur

$$g_s(\delta) = 1 - b_5 \delta \quad (18)$$

$\delta$  = déficit de pression vapeur mesuré

$b_5$  = pente de la relation de la conductance mesurée en fonction du déficit de pression vapeur

- en fonction du potentiel hydrique foliaire

$$g_s(\Psi) = 1 - e^{-b_6 \delta \Psi} \quad (19)$$

$\delta \Psi = \Psi_1 - \Psi_m$  (en MPa)

$\Psi_1$  = valeur mesurée du potentiel hydrique foliaire

$\Psi_m = \Psi_1$  quand la conductance vaut zéro

$b_6$  = constante (à déterminer)

- en fonction de la concentration en  $CO_2$  ambiante

$$g_s(C_a) = \begin{cases} 1 & C_a < 100 \\ 1 - b_7 \cdot C_a & 100 < C_a < 1000 \\ b_8 & C_a > 1000 \end{cases} \quad (20)$$

$$b_7 = \frac{1 - b_8}{900}$$

$b_8$  = conductance minimale mesurée pour des valeurs de  $C_a > 1000$  ppm

### 3. Matériel et méthode

#### 3.1. Site d'étude et climat

Le site d'étude est localisé dans la zone bioclimatique du Sahel, sous un climat de type tropical soudanien, et présente deux saisons par an : la saison des pluies – aussi appelée hivernage – de juin à septembre, et la saison sèche d'octobre à mai (Figure 11). Les températures minimale et maximale, en 2010, étaient de 16,3°C (de nuit en janvier) et 41,2°C (de jour en mars). Toujours pour l'année 2010, la pluviométrie était de 661 mm. Les sols sont de type ferrugineux tropicaux (ANSD, 2011).

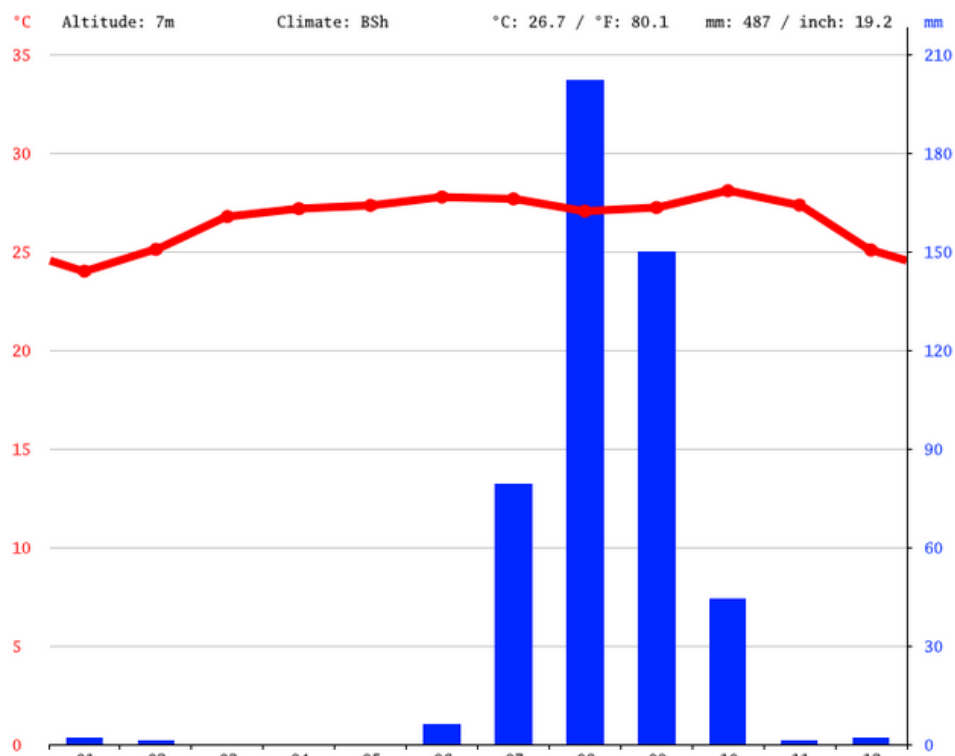


Figure 11: Diagramme ombrothermique de la région de Fatick. Températures et précipitations moyennes sur base des données des années 1991 à 2021. Extrait de

La station « Faidherbia-flux » se situe au cœur d'un parc agroforestier de *Faidherbia* (14°29'48" N ; 16°26'28" O) ayant une densité de 6 à 13 arbres par hectare dans un diamètre de 30 m autour de la tour-à-flux principale. La hauteur et le diamètre moyen du peuplement dans l'empreinte de la tour-à-flux sont de  $12,1 \pm 1,8$  m et  $55 \pm 10$  cm respectivement. La surface terrière est de  $3,0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Un échafaudage de 16 m de haut a été placé avant la campagne au contact de la couronne d'un *Faidherbia* adulte et au Sud de celle-ci (Photo 2 et 3). Suivant la nomenclature de la station, l'arbre d'intérêt porte le numéro 5, sa cime atteint 12,5 m (Sud de la couronne), son tronc mesure 45 cm de diamètre, ses branches basses sont à environ quatre mètres du sol et son âge est estimé à 60 ans. Cet arbre est considéré comme étant représentatif des autres individus présents sur la station. Cet arbre cible était le plus équipé en capteurs de flux de sève, d'humidité du tronc, de croissance radiale du tronc et des racines et il était situé dans l'empreinte de la tour-à-flux.



Photo 2: Arbre 5, échafaudage installé au Sud de la couronne et tour à flux de l'observatoire de recherche « Faidherbia-flux » à Niakhar

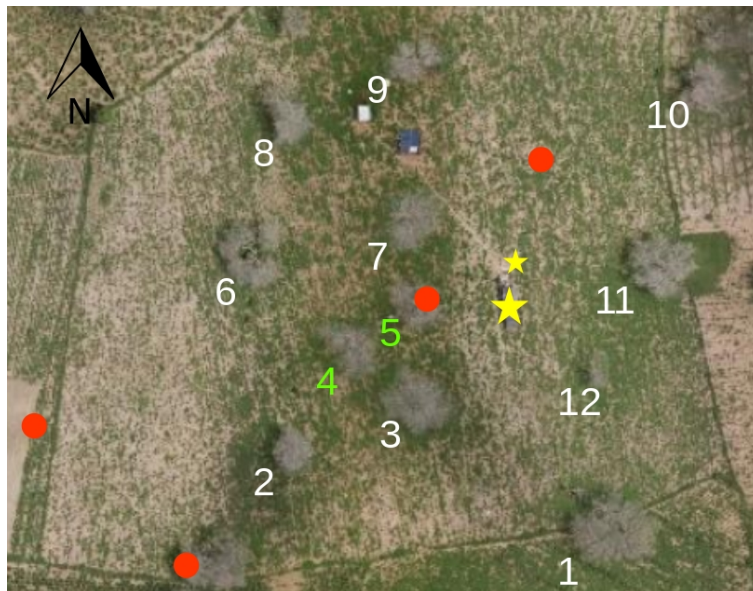


Photo 3: Vue aérienne de la parcelle principale de l'observatoire "Faidherbia-flux". Le numéro des arbres est situé au sud-ouest des couronnes. Tous les arbres sont équipés de dendromètres sur les troncs à 130cm de haut. Les arbres 4 et 5 sont équipés de capteurs de flux de sève. La grande étoile jaune est la tour à flux de 20 m de haut, la petite étoile est la tour à flux de 4,5 m. Les points rouges sont des puits.

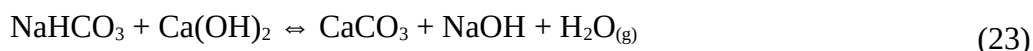
## 3.2. Récolte des données

### a. Le Li-Cor6400 XT

#### *Dispositions préliminaires*

Un Li-Cor6400 XT est utilisé pour mesurer le taux de photosynthèse à l'échelle foliaire. Il s'agit d'un appareil de mesure permettant de contrôler le microclimat autour des feuilles et d'en mesurer la réponse photosynthétique foliaire. En plus du 6400 XT, quelques accessoires supplémentaires sont nécessaires afin d'assurer le bon déroulement des mesures :

- de la chaux sodée, permettant de diminuer la quantité de CO<sub>2</sub> de l'air envoyé dans la chambre de mesure via les réactions chimiques suivantes :



La production de vapeur d'eau est prise en compte par le 6400 XT et l'appareil ajuste automatiquement le flux pour que l'humidité de la cellule de référence corresponde à celle de la chambre de mesure.

Le tube de chaux sodée est à remplacer quand l'appareil n'est plus en mesure d'atteindre et de maintenir une concentration de zéro ppm de CO<sub>2</sub> dans la chambre de mesure lorsque le flux d'air est forcé de passer dans le tube de chaux.

- du drierite comme dessicant, pour diminuer l'humidité de l'air envoyé dans la chambre de mesure. Le drierite est un mélange composé à 97 % de CaSO<sub>4</sub> et 3 % de CoCl<sub>2</sub>. Un gramme de drierite absorbe environ 0,066 gramme d'eau, soit 6,6 % de sa masse. L'avantage de ce mélange, contrairement à la chaux sodée, est qu'il peut être régénéré au four une fois arrivé à saturation. Lorsque sec, le drierite est entièrement bleu et vire au rose quand il est chargé en humidité. C'est à ce moment-là qu'il faut en changer. Pour régénérer le drierite, il suffit de le chauffer à 230°C pendant 90 minutes dans un four, étalé sur une plaque plane.
- des cartouches de CO<sub>2</sub> de 12 grammes, disponibles en armureries, permettant d'augmenter la concentration en CO<sub>2</sub> dans la chambre de mesure au-delà de la concentration ambiante. Une fois la cartouche percée, celle-ci se vide progressivement. Il convient de prévoir une cartouche par journée de mesure.
- des joints et des mousses d'étanchéité de rechange pour la chambre de mesure, les tubes de drierite et de chaux ainsi que pour le réservoir à cartouche de CO<sub>2</sub>.

### Fonctionnement du Li-Cor6400 XT

Le 6400 XT est composé de deux parties principales ; la pince avec la chambre de mesure (1) et la console (2) comme illustré ci-dessous. À gauche de la console se trouvent les tubes de dessicant et de chaux (3), ainsi que le réservoir de CO<sub>2</sub> (4).



Photo 4: Li-Cor6400 XT

Afin de mesurer la photosynthèse, une feuille (ou partie de feuille) doit être placée dans la chambre de mesure et la pince doit être fermée pour assurer l'étanchéité du système. La feuille ne doit, en aucun cas, être arrachée de la branche.

La température, l'humidité, la concentration en CO<sub>2</sub> et la quantité de radiation photosynthétiquement active incidente sur la feuille (PAR,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) peuvent être modulées indépendamment dans la chambre de mesure. Dans le cadre de ce mémoire, la température et l'humidité sont fixées pour correspondre aux valeurs ambiantes et seules la concentration en CO<sub>2</sub> et la quantité de PAR sont modifiées. La mesure de photosynthèse s'effectue grâce à deux analyseurs infrarouges de gaz (IRGA) placés en parallèle, dans un système de type « ouvert ».

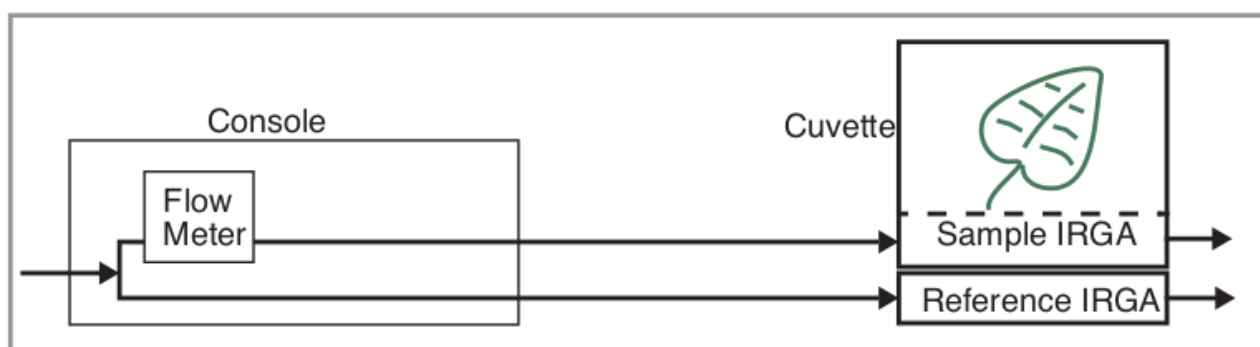


Figure 12: Schéma de montage des IRGA du Li-Cor6400 XT (6400XT Biosciences, s.d.). Cuvette = chambre de mesure

Un analyseur se trouve dans la chambre de mesure, dans des conditions modifiées par la feuille (sample), et un deuxième se situe en parallèle (Reference) dans des conditions ambiantes ou imposées par l'utilisateur (Figure 12). Le flux d'air envoyé dans la chambre de mesure est mesuré et contrôlé en amont.

L'avantage du 6400 XT par rapport à d'autres systèmes ouverts classiques, où les IRGA sont montés en séries dans la console et non en parallèles dans la chambre de mesure, c'est que l'appareil évite les délais de transmission et est donc plus réactif. La vitesse de détection des variations de concentration des gaz n'est donc pas fonction du flux comme pour les montages en séries. Aussi, dans les systèmes en série, il y a un risque d'erreur supplémentaire dû à la sorption de l'eau et la diffusion du CO<sub>2</sub> lors du trajet entre la console et la chambre.

La photosynthèse (A, en  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{ m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) et la transpiration (E, en  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) sont calculées grâce à la différence de concentration mesurée par les deux IRGA :

$$A = \frac{\text{Flux} \cdot \Delta \text{CO}_2}{\text{Surface}} \quad (24)$$

$$E = \frac{\text{Flux} \cdot \Delta \text{H}_2\text{O}}{\text{Surface}} \quad (25)$$

Le flux est fixé par l'utilisateur, ici à  $500 \mu\text{mol}_{\text{air}} \text{ s}^{-1}$ , et la surface est celle de la feuille dans la chambre de mesure (en  $\text{cm}^2$ ). Si la feuille recouvre la totalité de la chambre de mesure, la surface vaut donc  $6 \text{ cm}^2$ . Dans notre cas, il a fallu estimer la surface effectivement présente dans la chambre de mesure car la surface des folioles est inférieure à la surface de la chambre. La méthodologie est expliquée ultérieurement (section 3.c. Surface des folioles et surface spécifique des feuilles). Une valeur négative de photosynthèse se comprend comme étant une valeur positive de respiration.

La conductance stomatique à la vapeur d'eau ( $g_s$  en  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) est également une grandeur d'intérêt limitant la photosynthèse. Cette conductance est calculée automatiquement par le 6400 XT via les équations suivantes :

$$g_s = \frac{1}{\frac{1}{g_t} - \frac{k_f}{g_{cl}}} \quad \text{où} \quad (26)$$

$k_f$  est un facteur intégrant le rapport de la répartition stomatique ( $K = [0;1]$ ). Si une feuille est hypostomatique, le rapport  $K = 0$ . Si une feuille est amphistomatique, avec autant de stomates sur les deux faces, le rapport  $K = 1$ .  $g_t$  est la conductance (en  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) totale de la feuille et  $g_{cl}$  est la conductance de la couche limite d'une seule face de la feuille.  $g_t$  se calcule sur base du taux de transpiration :

$$g_t = \frac{E \left( 1000 - \frac{W_l + W_s}{2} \right)}{W_l - W_s} \quad (27)$$

Où  $W_l$  et  $W_s$  sont les concentrations molaires en vapeur d'eau dans la feuille et dans la chambre de mesure (en  $\text{mmol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ ) respectivement. Ces deux paramètres sont calculés par le 6400 XT sur base de la température de la feuille et de la pression atmosphérique.

Une dernière grandeur d'intérêt pour ce mémoire est la concentration intercellulaire en CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>, en μmol<sub>CO2</sub> mol<sub>air</sub><sup>-1</sup>) et vaut :

$$C_i = \frac{(g_t - \frac{E}{2}) \cdot C_s - A}{g_t + \frac{E}{2}} \quad (28)$$

C<sub>s</sub> est la concentration en CO<sub>2</sub> dans la chambre de mesure (s pour « Sample »).

### **b. Mesure de la photosynthèse en fonction de la variation du microclimat**

Les mesures effectuées avec le 6400 XT sont réalisées par campagnes de 3-4 jours. Les mesures commencent au lever du soleil et se terminent lorsque les mesures de A<sub>n</sub> en début de courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> sont inférieures à 1 μmol<sub>CO2</sub> m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. En dessous de ce seuil, le bruit dans les mesures est jugé comme trop élevé. À de tels taux de photosynthèse, la conductance stomatique a fortement baissé et atteint des valeurs inférieures à 0,01 mol<sub>H2O</sub> m<sub>feuille</sub><sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

Au total, sept campagnes de mesures ont été effectuées. Cela inclut les deux premières campagnes de mesure (fin janvier et début février), qui étaient exploratoires et ont permis de mettre en évidence que le taux de photosynthèse de l'arbre étudié était suffisant, c'est-à-dire que les mesures étaient supérieures au bruit. La deuxième campagne de mesure (début février) avait pour but de tester le protocole établi suite à la campagne de fin janvier et a été révisé pour aboutir au protocole présenté dans cette section. Un récapitulatif des dates des campagnes et des types de mesures effectuées est proposé à la fin de cette section au point f.

Avant de commencer les mesures, le zéro des deux analyseurs, qui peut avoir tendance à dériver, doit être recalé. Cette calibration se fait au début de chaque journée de mesure. Au moment de la calibration, aucune feuille ne doit être présente dans la chambre de mesure et cette dernière doit être fermée et étanche. Cette opération peut durer plusieurs dizaines de minutes.

Une fois la calibration des IRGA terminée, les mesures peuvent commencer. Toutes les mesures sont réalisées après une intercalibration des deux IRGA (procédure dite de « match »). Sur une même foliole, deux types de courbes de réponses sont appliqués successivement.

D'abord, une mesure de l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> (A<sub>n</sub>) en fonction de la concentration ambiante en CO<sub>2</sub> est effectuée à une intensité de PAR saturante et constante de 2500 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. La concentration en CO<sub>2</sub> (en ppm) dans l'environnement immédiat de la foliole varie comme suit : 400, 300, 200, 100, 50, 400, 400, 600, 800, 1000, 1250, 1500 ppm. Les paliers ont été choisis de manière à ne pas avoir un écart de concentration trop important et ainsi éviter les erreurs de mesures des IRGA. Le double palier à 400 ppm octroie à la feuille suffisamment de temps pour s'ajuster suite à la variation de 50 à 400 ppm.

Ensuite,  $A_n$  en fonction de la quantité de PAR est mesuré sur la même foliole que précédemment, à concentration en  $\text{CO}_2$  ambiante cette fois-ci. La quantité de PAR varie comme suit : 2500, 2000, 1500, 1000, 500, 250, 120, 60, 30, 15, 0  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Les paliers des mesures A- $C_i$  et A-PAR ont été définis sur base de Evans & Santiago (2014) et Sibret et al. (2021) et sont encodés dans le software du 6400 XT afin d'automatiser les mesures et de ne pas devoir changer manuellement la concentration en  $\text{CO}_2$  ou le PAR. Un laps de temps de minimum 120 secondes et maximum 200 secondes est prévu entre deux paliers dans la programmation automatique afin de laisser le temps à l'échantillon dans la chambre de mesure de stabiliser sa photosynthèse.

Le 6400 XT calcule lui-même la pente de  $A_n$  en fonction de  $C_i$  ou de PAR pour juger de la stabilité de l'échantillon. De plus, le 6400 XT fait également correspondre les IRGA de la cellule de référence et de la chambre de mesure à chaque palier juste avant d'effectuer une mesure (fonction « match »). Ceci permet de minimiser les incertitudes liées aux dérives éventuelles des deux IRGA.

Le flux d'air dans la chambre de mesure est fixé à 500  $\mu\text{mol s}^{-1}$  durant toute la manipulation, le ratio de stomates entre la face inférieure et supérieure est considéré égal à 1 au vu du caractère amphistomatique de *Faidherbia* (Wickens, 1969) et, enfin, le contrôle de la température et de l'humidité de la chambre de mesure sont désactivés.

En fin de journée, il est conseillé de desserrer la pince de la chambre de mesure afin de ne pas tasser les joints d'étanchéité et ainsi éviter de devoir en changer trop régulièrement.

### **c. Surface des folioles et surface spécifique des feuilles (SLA)**

Selon les Équations 24 et 25, l'estimation précise de la surface foliaire dans la chambre est aussi critique que celle de la concentration des gaz. L'estimation de la surface est obligatoire car une foliole ne recouvre pas l'entièreté de la surface de la chambre de mesure, qui est de 6  $\text{cm}^2$ . Il est dès lors nécessaire d'ajuster la surface de la foliole *a posteriori* dans le fichier de données produit par le 6400 XT car cela impacte directement les valeurs d'assimilation de  $\text{CO}_2$  et de transpiration.

Le choix des folioles se porte sur des échantillons sains ne présentant pas de signe de sénescence (chlorose ou décoloration). Hormis ce critère, les feuilles sont choisies au hasard, aussi bien sur des rameaux de l'année que des rameaux plus âgés. Les folioles étudiées sont toutes localisées dans la partie orientée Sud et dans la partie supérieure de la couronne (hauteur = 10 m), c'est-à-dire en pleine lumière tout au long de la journée.

La foliole est introduite dans la chambre de mesure de manière à ce que le rachis soit parallèle à la longueur de la chambre. Le but est d'y insérer le plus de foliolules possible ; cette position permet de maximiser la surface occupée dans la chambre et donc de maximiser la variation de concentration de vapeur d'eau et de  $\text{CO}_2$  captée par les IRGA.

Après avoir réalisé une courbe A-C<sub>i</sub> et une courbe A-PAR sur la même foliole, cette dernière est prélevée et mise de côté dans un sac d'échantillonnage destiné à l'étuve. La foliole est placée dans le sac de manière à ce que les foliolules ne se superposent pas. Idéalement, le sac doit être pressé de manière à immobiliser la foliole et à ce que celle-ci reste plane.

En fin de journée, toutes les folioles prélevées sont scannées à l'aide d'un scanner CanoScan LiDE 120. Pour un meilleur rendu et accentuer les contrastes, une feuille blanche A4 est déposée par dessus les folioles au moment de scanner ces dernières. L'image ainsi obtenue est utilisée pour estimer les surfaces de chaque foliole avec le logiciel ImageJ. Un zoom de 300 % est effectué sur les folioles, et les foliolules sont mesurées une à une de haut en bas et de gauche à droite, (Photo 5). Les foliolules sont mesurées en longueur – de l'apex de la foliolule jusqu'au rachis de la foliole, parallèlement à la nervure principale de la foliolule – et en largeur – à la moitié de la foliolule et perpendiculairement à la mesure en longueur. L'hypothèse selon laquelle les foliolules peuvent être approximées comme des rectangles est posée. La surface d'une foliole vaut la somme de la surface de ses foliolules.

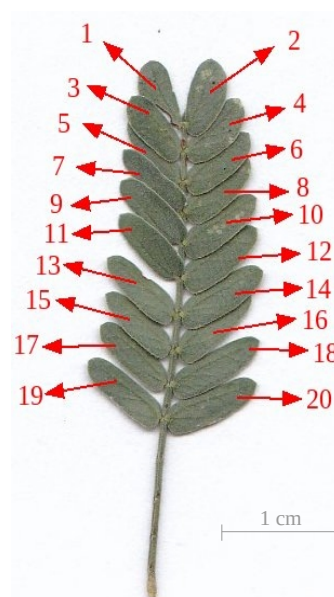


Photo 5: Ordre de mesure des foliolules sur une foliole de *Faidherbia albida*

Après avoir été scannées, les folioles sont replacées dans leur sac d'échantillonnage respectif et séchées dans une étuve à 65°C pendant 72 heures. Elles sont ensuite pesées à l'aide d'une balance précise au milligramme près (masse minimale de 0,02 g, masse maximale de 320 g). Le SLA vaut le rapport de la surface sur la masse et est exprimé en [ $m_{\text{feuille}}^2 \text{ kg}_{\text{feuille}}^{-1}$ ]. L'erreur de mesure sur la surface et sur le SLA est détaillée à l'Annexe 1. 105 folioles ont été utilisées pour estimer le SLA pour un total de 2009 foliolules.

#### d. Mesures de chlorophylle et dosage en carbone et azote isotopique

La chlorophylle est mesurée à l'aide d'un SPAD502-Plus<sup>5</sup> (Konica Minolta Optics, Japan). Les mesures sont effectuées sur le même arbre que les mesures de photosynthèse. La mesure est prise sur les foliolules numérotées 1 ou 2 (voir photo 5). Ces foliolules sont légèrement plus larges que les autres, ce qui assure de recouvrir complètement le capteur du SPAD qui ne mesure que deux millimètres par trois (pour rappel, les foliolules sont de six millimètres par trois en moyenne). Pour limiter l'incertitude de la mesure liée à l'appareil, chaque foliolule est mesurée quatre fois successivement. Les feuilles sont choisies à quatre étages différents de la couronne à quatre, six, huit et dix mètres au dessus du sol. Deux foliolules sont mesurées par étage et par campagne de mesure. Nous obtenons donc des mesures sur huit foliolules différentes, chacune avec quatre répliqua, ce qui donne un total de 32 mesures de chlorophylle par campagne.

5 <https://www.konicaminolta.eu/eu-en/hardware/measuring-instruments/colour-measurement/chlorophyll-meter/spad-502plus>

En ce qui concerne le dosage en carbone et en azote isotopique, les prélèvements et conditionnements ont été réalisés à chaque campagne mais les analyses seront réalisées en-dehors du cadre de ce mémoire. Les échantillons ont été prélevés sur des rameaux feuillés de lumière, orientés Sud, sur trois arbres de la station, les mêmes à chaque campagne systématiquement (arbres 2, 11 et 12). Les échantillons sont séchés en étuve à 65°C pendant 72 heures et seront analysés par le Laboratoire de Moyen Analytique (LAMA) de Dakar. Ces analyses n'ont pas pu être réalisées en cette première moitié de l'année 2024 pour cause de réfection des bâtiments.

#### **e. Élaboration d'une base de données photosynthèse-microclimat**

Toutes les données produites sont compilées dans une base de données unique sur Excel et exploitable dans RStudio. Les mesures de réponse photosynthétique du 6400 XT sont importées au format .xls depuis l'appareil via un câble Ethernet et l'application Win-SCP. Les mesures de surface et de masse sont ajoutées manuellement, au même titre que les données de chlorophylle produites par le SPAD502-Plus.

À chaque ligne de la base de donnée est associé un identifiant unique permettant de connaître le type de courbe (A-C<sub>i</sub> ou A-PAR) auquel appartient la mesure ainsi que le palier auquel la mesure a été effectuée. Les courbes sont numérotées à partir de 1. Au début d'une journée de mesure, le numéro de la première courbe effectuée reprend là où le compte s'était arrêté la veille ou lors de la campagne de mesure précédente. Par exemple, les données de la ligne A\_PAR17\_02 correspondent aux données mesurées pendant la 17<sup>e</sup> courbe A-PAR et à son deuxième pallier de mesure, soit à PAR = 2000 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

#### **f. Résumé sur les campagnes de mesures**

Le Tableau 1 est une synthèse du nombre de mesures prises tout au long de la saison. Les échantillons nécessaires à l'analyse carbone/azote ne sont pas repris car ils ne seront pas abordés dans le cadre de ce mémoire.

Les campagnes 1 et 2 étaient exploratoires, c'est pourquoi le nombre de courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> réalisées n'est pas identique pour ces deux campagnes-là. Pour les campagnes 3 et 4, des problèmes technique ont été rencontrés sur le terrain. Idem lors de la dernière campagne, ce qui explique le faible nombre de courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> au cours de celle-ci. À noter également que sur la totalité des courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> réalisées (soit 83 et 82 respectivement), toutes ne sont pas exploitables. Toutes les courbes ne présentant pas l'allure typique qui est attendue sont automatiquement écartées des analyses statistiques. Au final, 60 courbes A-PAR et 56 courbes A-C<sub>i</sub> sont conservées.

Tableau 1: Nombre de mesures réalisées au cours des différentes campagnes. Les données relatives à la photosynthèse et le SLA sont réalisées tout au long des campagnes, tandis que la chlorophylle n'est mesurée qu'une fois par campagne sur huit foliolules différentes et avec quatre répétitions. Température en °C, min et max sur l'ensemble de la campagne.

N-° Campagne	Date	Température		Photosynthèse		SLA	Chlorophylle
		Min	Max	A-PAR	A-C <sub>i</sub>		
1	25 – 26 janvier	22,7	38,9	4	7	6	8x4
2	08 – 11 février	21,0	44,5	8	12	17	8x4
3	22 – 25 février	22,8	36,8	20	17	20	8x4
4	05 – 07 mars	20,9	40,8	17	12	17	8x4
5	19 – 21 mars	22,0	43,9	18	18	18	8x4
6	02 – 04 avril	24,0	41,9	14	14	14	8x4
7	16 – 19 avril	28,9	42,5	2	2	13	8x4

### 3.3. Traitement des données

#### a. Courbes A-C<sub>i</sub> et A-PAR

Avant toute chose, un nettoyage des données brutes est effectué pour enlever les valeurs aberrantes du jeu de données. Les valeurs de conductance stomatique foliaire négatives sont enlevées de la base de données, tout comme les valeurs négatives de concentration en CO<sub>2</sub> intercellulaire et les valeurs de respiration inférieures à  $-5 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}_{\text{feuille}}^{-2}\text{s}^{-1}$  (seuil arbitraire).

*Traitement des courbes A-C<sub>i</sub> avec la feuille de calcul de Sharkey et al. (2007)*

Suivons l'ordre chronologique de parution des outils de traitements des courbes. L'extraction des paramètres de la photosynthèse ( $J_{\text{max}}$ ,  $V_{\text{cmax}}$ , TPU et  $R_d$ ) avec Sharkey et al. (2007) est laborieuse, il faut copier les valeurs de photosynthèse mesurées pour une courbe A-C<sub>i</sub> et la concentration en CO<sub>2</sub> intercellulaire correspondante dans les cellules prévues à cet effet dans la feuille de calcul de Sharkey. Les cellules sont déjà liées entre elles et les équations ne doivent pas être encodées manuellement pour obtenir les différents paramètres de la photosynthèse. Ce qu'il faut faire manuellement par contre, c'est encoder le type de limitation métabolique pour la photosynthèse (cfr. 2.3.c. Éléments limitants la photosynthèse) pour chaque mesure. La détermination du type de limite se fait sur base subjective par l'utilisateur. La seule règle est que le type de limitation doit suivre l'ordre Rubisco-limitant < RuBP-limitant < TPU-limitant, quand on considère que le point de départ est C<sub>i</sub> = 0 ppm et que celui-ci augmente progressivement. Il va de soi que plusieurs points sur

la courbe ont le même type de limite métabolique mais il est, par exemple, impossible de passer d'un état RuBP-limitant à un état Rubisco-limitant si la mesure de  $C_i$  est plus élevée pour le premier que pour le second.

Une fois les trois types de limitation déterminés pour chaque point de la courbe, la fonction « Solveur » d'Excel est utilisée, avec comme cellule cible la cellule contenant la somme des écarts quadratiques moyens (RMSE) de chaque point. Les cellules variables sont les paramètres de la photosynthèse du modèle de Farquhar. Dans la méthode de Sharkey, la valeur de la conductance mésophyllienne  $g_m$  est aussi estimée, en plus des quatre paramètres, et est obligatoirement comprise entre 0 et  $30 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ , et  $R_d$  est forcément positif.

Après avoir utilisé le Solveur une première fois, il est probablement nécessaire de réajuster les limites métaboliques déterminées arbitrairement pour correspondre un peu mieux au modèle. C'est notamment le cas pour les points de mesure se trouvant à la limite de basculement entre deux états limitants. Le point de basculement entre l'état Rubisco-limitant/RuBP-limitant et l'état RuBP-limitant/TPU-limitant peut être laborieux à identifier, d'où la nécessité d'essayer plusieurs combinaisons d'état limitants pour le jeu de mesure. Après chaque modification des états limitants, il convient d'utiliser le Solveur et de ne garder que les paramètres trouvés par Excel qui minimisent le plus le RMSE.

Pour information, il existe des feuilles de calcul permettant de traiter les courbes A-PAR (Lobo et al., 2013; Sharkey, 2016) mais celles-ci ne seront pas utilisées dans le cadre de ce travail, qui se concentre principalement sur les courbes A- $C_i$ . Utiles pour visualiser directement le résultat sur une seule courbe, ces feuilles de calcul ont un intérêt limité pour le traitement de nombreuses courbes puisqu'il est nécessaire d'ajuster manuellement et individuellement chaque courbe, ce qui est chronophage.

#### *Traitement des courbes A- $C_i$ et A-PAR avec des packages RStudio*

Le package « Plantecophys » (Duursma, 2015) propose un ajustement des courbes A- $C_i$  pour les plantes en  $C_3$  tandis que le package « Photosynthesis » (Stinziano et al., 2023) propose en plus de traiter les courbes A-PAR. Afin de choisir le meilleur modèle d'ajustement, les courbes A- $C_i$  seront traitées avec les deux packages et celui présentant l'ajustement le plus fidèle aux données sera conservé. Le RMSE sera utilisé comme indicateur de la fidélité des deux modèles. Celui ayant la plus petite somme sur l'ensemble des courbes traitées sera conservé. Les deux packages se basent sur le modèle de (FvCB) (1980), détaillé dans l'état de l'art, pour déterminer les différents paramètres de la photosynthèse.

Une fois les paramètres  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , TPU et  $R_d$  extraits par les trois méthodes (Sharkey, Duursma, Stinziano), ceux-ci seront commentés, tout comme l'investissement temporel pour chaque méthode et la mise en graphique des ajustements. Seuls les paramètres de la meilleure méthode (d'un point de vue statistique et efficacité) seront conservés pour la suite de l'analyse des résultats.

Ensuite, le traitement des courbes A-PAR s'effectue grâce au package « Photosynthesis », qui se base sur le modèle de Marshall & Biscoe (1980) et permet d'extraire  $R_d$ . Le  $R_d$  des courbes A-PAR est privilégié à celui retourné par les ajustements des courbes A- $C_i$  car les modèles A- $C_i$  extrapolent ce paramètre, au contraire des modèles se basant sur les courbes A-PAR où la valeur est mesurée.

Pour le package de Duursma, la fonction « fitaci » est utilisée pour ajuster les courbes A- $C_i$ , pour le package de Stinziano c'est la fonction « fit\_aci\_response ». Pour les courbes A-PAR, la fonction « fit\_photosynthesis », en spécifiant la sous-fonction « aq\_response », est utilisée .

Les scripts R écrits dans le cadre de cette section sont disponibles à l'Annexe 2.

### **b. Dynamique journalière de la photosynthèse et de la conductance stomatique à partir des courbes A- $C_i$ et A-PAR**

Afin de diminuer les facteurs ayant une influence sur le taux de photosynthèse, les données sont filtrées pour ne garder que les paliers des mesures réalisées à une concentration en  $\text{CO}_2$  comprise entre 400 et 450 ppm ( $\approx [\text{CO}_2]_{\text{ambiante}}$ ) et à une intensité lumineuse saturante de  $2500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Ces mesures sont portées sur un graphique en fonction de la date et de l'heure de la journée.

En outre, la variation du taux maximum de photosynthèse des courbes A- $C_i$  et A-PAR au cours d'une journée est également dressée graphiquement.

Enfin, l'hypothèse selon laquelle les paramètres de la photosynthèse  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , TPU et  $R_d$  sont invariables au cours de la journée est vérifiée. Pour cela, les paramètres estimés sur l'ensemble de la saison sont répartis en trois groupes d'heures. Les groupes d'heures ont été déterminés arbitrairement de manière à obtenir une taille d'échantillon similaire dans chaque groupe.  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU (obtenus par les courbes A- $C_i$ ) sont répartis comme suit : de 07 h 00 à 09 h 30, 09 h 31 à 11 h 30 et 11 h 31 à 17 h 30.  $R_d$  (obtenu par les courbes A-PAR) est réparti comme suit : 07 h 30 à 11 h 00, 11 h 01 à 13 h 30 et 13 h 31 à 19 h 00. Un test statistique est ensuite effectué pour vérifier qu'il n'y a pas de différence significative entre les groupes d'heure. Les tests statistiques ont été effectués sur des données standardisées à  $25^\circ\text{C}$  (voir point f. de cette section).

### **c. Dynamique saisonnière et effet de la température**

Les différents tests statistiques pour juger de l'effet date sont décrits au point f de cette section.

Les analyses de l'effet date sont réalisées sur des paramètres à la température standardisée de  $25^\circ\text{C}$  et des régressions sont effectuées sur les paramètres à température ambiante pour juger de leur sensibilité à ce paramètre.

Seuls les paramètres  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  extraits via les modèles d'ajustement des courbes A-C<sub>i</sub> sont déjà standardisés à 25°C. Tous les autres paramètres sont valables à température ambiante. Il faut donc réaliser une opération supplémentaire sur les résultats des paramètres retournés par les ajustements pour les paramètres  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et  $R_d$ . La modification de leur valeur en fonction de la température est la même pour ces deux paramètres et suit la forme (Harley et al., 1992) :

$$\text{Paramètre}_{T_a} = \text{Paramètre}_{T_{25}} \cdot e^{\left(c - \frac{\Delta H_a}{RT}\right)} \quad (29)$$

Où Paramètre<sub>T<sub>a</sub></sub> =  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  ou  $R_d$  à température ambiante et Paramètre<sub>T<sub>25</sub></sub> =  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  ou  $R_d$  à 25°C

La constante (adimensionnelle)  $c$  et l'énergie d'activation  $\Delta H_a$  valent : 26,355 et 65,33 kJ mol<sup>-1</sup> pour  $V_{\text{cmax}}$  ; 17,71 et 43,9 kJ mol<sup>-1</sup> pour  $J_{\text{max}}$  et 18,72 et 46,39 kJ mol<sup>-1</sup> pour  $R_d$ .  $R = 0,008314$  kJ mol<sup>-1</sup>K<sup>-1</sup> et  $T$ , la température, est en Kelvin (Bernacchi et al., 2003).

Pour TPU la relation est légèrement différente et vaut :

$$\text{TPU}_{T_a} = \text{TPU}_{T_{25}} \cdot \frac{e^{\left(c - \frac{\Delta H}{RT}\right)}}{1 + e^{\left(\Delta S T - \frac{\Delta H_d}{RT}\right)}} \quad (30)$$

Où  $\Delta H = 53,1$  kJ mol<sup>-1</sup>,  $c = 21,46$ ,  $\Delta H_d = 201,8$  kJ mol<sup>-1</sup> et  $\Delta S = 0,65$  kJ mol<sup>-1</sup>K<sup>-1</sup> (Sharkey, 2007)

La modification de la valeur de TPU en fonction de la température ne suit pas exactement le même modèle que pour les autres paramètres. Cela est dû à des mécanismes de compensation pour éviter à la plante des voies métaboliques délétères (Sharkey, 2007).

Il existe normalement une faible variabilité interspécifique pour les paramètres  $c$  et  $\Delta H$ . Une vérification de l'applicabilité des paramètres de Bernacchi et al. (2003) est effectuée sur  $R_d$  car ce paramètre est estimé à température ambiante, tout comme TPU, mais contrairement à  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  qui sont estimés à 25°C dans les différentes méthodes de traitement des courbes A-C<sub>i</sub> et A-PAR.  $R_d$  est préféré à TPU car tous les ajustements des courbes A-C<sub>i</sub> n'atteignent pas le plateau de photosynthèse permettant d'estimer TPU. Il y a donc moins de données disponibles pour TPU que pour  $R_d$ .

Concrètement, pour vérifier l'applicabilité des paramètres,  $R_d$  à 25°C ( $R_{d25}$ ) est calculé grâce à une régression exponentielle sur l'ensemble des  $R_d$  mesurés. Cette valeur standardisée est utilisée pour estimer les paramètres  $c$  et  $\Delta H$  grâce à l'équation 29. Les paramètres  $c$  et  $\Delta H$  sont d'abord fixés arbitrairement selon les valeurs de Bernacchi et al. (2003) où  $c = 18,72$  et  $\Delta H = 46,39$  kJ mol<sup>-1</sup>. Ceci permet de trouver des  $R_d$  modélisés ( $R_{dMod}$ ) qui sont ensuite comparés avec les  $R_d$  mesurés ( $R_{dMes}$ ). La fonction « Solveur » d'Excel est utilisée pour minimiser la somme des carrés des écarts entre  $R_{dMes}$  et  $R_{dMod}$  et les cellules cibles du « Solveur » sont  $c$  et  $\Delta H$ .

#### **d. Conductance stomatique et couplage Jarvis – Farquhar**

Le modèle de Jarvis est appliqué tel que décrit dans la section qui lui est dédiée dans l'état de l'art (2.4.c. Modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis). Tous les paramètres nécessaires au modèle de conductance de Jarvis (Équation 15) sont mesurés par le 6400 XT à l'exception du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_1$ ).  $\Psi_1$  est estimé sur base des données mesurées du potentiel hydrique de base et du potentiel hydrique minimum mesurés sur une saison complète de végétation de *Faidherbia* en 2020 (Diouf, 2020). Les données ont été interpolées pour obtenir des valeurs par pas de temps de 1 minute et ensuite extrapolées sur six années complètes (dont nos propres périodes de mesure en 2024) pour correspondre avec l'heure de mesure des autres données climatiques.

Le modèle empirique de Jarvis est ensuite couplé avec les paramètres de la photosynthèse extraits du modèle FvCB. Les paramètres d'intérêt pour le couplage Jarvis-Farquhar sont  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et  $R_d$ . Pour le couplage, les paramètres ne doivent pas être exprimés pour une température standardisée à 25°C comme c'est le cas pour  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  lorsqu'ils sont extraits des modèles sur base des courbes A-C<sub>i</sub>. Pour obtenir ces paramètres à température ambiante, la moyenne des valeurs données par le modèle pour ces deux paramètres est utilisée comme valeur de référence pour ensuite calculer leur valeur à température ambiante grâce à la relation de Harley et al. (1992) (Équation 29). Pour  $R_d$ , bien que ce paramètre soit donné à température ambiante, il a été décidé d'estimer un  $R_d$  moyen à 25°C (toujours en utilisant l'équation 29) et d'estimer ensuite  $R_d$  à température ambiante à partir de ce  $R_d$  moyen. Cela permet d'éviter la variabilité liée aux mesures. Concrètement, pour chaque  $R_d$  à température ambiante mesuré, un  $R_d$  à 25°C a été calculé et la moyenne de ces  $R_d$  à 25°C a été utilisée pour estimer les  $R_d$  à température ambiante.

Le couplage des modèles de conductance de Jarvis et de photosynthèse de Farquhar permet de calculer la photosynthèse théorique d'une feuille en fonction des paramètres climatiques (Figure 13).

Le couplage avec le modèle de Farquhar est obtenu via une solution analytique développée par Wang & Jarvis (1993) plutôt que par itération. Ces méthodes permettent de trouver la valeur de  $C_i$  modélisée compatible à la fois avec la photosynthèse et la conductance mesurée.

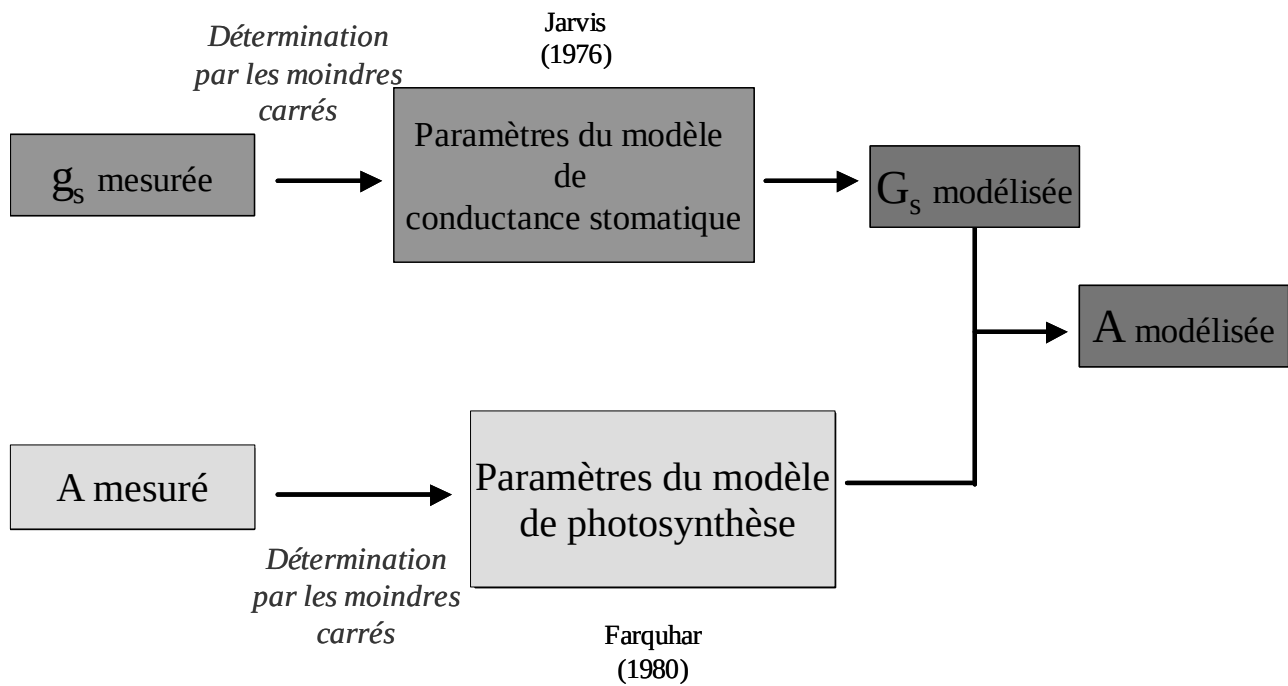


Figure 13 : Principe de la modélisation de la photosynthèse (Farquhar et al, 1980) et de la conductance stomatique (Jarvis, 1976) selon la méthode analytique. Extrait de Deveau (2003).

### e. Chlorophylle

La moyenne des quatre répliqua de chaque foliolule est effectuée pour obtenir une seule valeur par foliolule.

Les valeurs moyennes sont ensuite regroupées par campagne de mesure et un test statistique est effectué pour tenter de mettre un effet date en évidence. Le test est analogue à celui réalisé pour juger de l'effet date sur les paramètres de la photosynthèse.

Les valeurs données par le SPAD502-Plus ne sont pas des unités standards, il faut appliquer la transformation suivante pour avoir des données de chlorophylle en  $\mu\text{g cm}^{-2}$  (Roupsard, communication personnelle).

$$\text{Chlorophylle}(a+b) = -0,003 \text{Chlo}_{\text{SPAD}}^2 + 1,1272 \text{Chlo}_{\text{SPAD}} + 5,4823 \quad (31)$$

### f. Tests statistiques

Pour tous les tests statistiques effectués dans ce mémoire (juger de l'effet date, de l'effet heure ou de l'effet méthode), la méthodologie est identique.

La première étape est de vérifier la normalité de la distribution des données de chaque variable avec le test de Shapiro-Wilk. Celui-ci est considéré comme concluant si la p-valeur retournée est supérieure à 0,05. Si un groupe présente une p-valeur inférieure à 0,05, les transformations racine carré,  $\log_{10}$  et inverse sont appliquées pour tenter de normaliser la distribution des données.

Minimum trois données par groupe sont nécessaires pour effectuer le test de Shapiro-Wilk. Pour cette raison, ce test n'a pas pu être effectué sur les valeurs de TPU pour déterminer l'effet méthode de Stinziano (il semblerait que le modèle de Stinziano peine à estimer ce paramètre).

Ensuite, l'homogénéité des variances d'un paramètre est vérifiée grâce au test de Bartlett. Le test est considéré comme concluant si la p-valeur est supérieure à 0,05.

Si le test de Shapiro-Wilk et celui de Bartlett sont tous les deux concluants, alors une Anova est réalisée pour déterminer s'il y a des différences significatives entre au moins deux groupes différents. Une p-valeur inférieure à 0,05 indique une différence significative. Si tel est le cas, alors un test de Dunn est effectué pour déterminer quel groupe est significativement différent des autres par une comparaison un à un.

Si Shapiro-Wilk et/ou Bartlett ne sont pas concluants, malgré la transformation des données, alors l'Anova ne peut pas être effectuée et le test non paramétrique de Kruskal-Wallis est préféré. Si une différence significative se dessine (p-valeur < 0,05) alors un test de Dunn est également effectué.

Les tests statistiques Anova et Kruskal-Wallis ont été choisis car les données récoltées sont des variables continues, non appariées et avec plus de deux groupes (Parab & Bhalerao, 2010). Le test de Dunn est un test *post-hoc* applicable aux données non-paramétriques qui permet de comparer plusieurs groupes entre eux, à la différence du test de Wilcoxon qui ne permet pas de comparer plus de deux groupes (Nayak & Hazra, 2011).

## 4. Résultats

Cette section commence avec une comparaison entre les méthodes de Sharkey (2007), Duursma (2015) et Stinziano (2023). Des arguments sont avancés pour justifier le rejet de deux des trois méthodes pour le traitement des courbes A-C<sub>i</sub> d'où sont extraits les paramètres  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU.  $R_d$  est extrait des courbes A-PAR sur base du package « Photosynthesis » de Stinziano (2023) puisque que le package « Plantecophys » de Duursma (2015) ne propose pas de fonction pour traiter ces courbes, bien qu'une valeur de  $R_d$  soit extrapolée pour chaque courbe A-C<sub>i</sub>. Dans un second temps, la variabilité saisonnière du SLA, des paramètres de la photosynthèse ( $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , TPU et  $R_d$ ), ainsi que la teneur en chlorophylle, sont analysées. Subséquemment, la sensibilité à la température des paramètres de la photosynthèse est également investiguée. Ensuite, la dynamique journalière de la photosynthèse et de la conductance stomatique sera analysée. Enfin, cette section se termine par la présentation de la précision et de la justesse de la calibration des modèle de prédiction de la conductance stomatique et de la photosynthèse foliaire couplée, sur base de paramètres climatiques.

### 4.1. Estimation des paramètres de photosynthèse : comparaison des méthodes de Sharkey, Duursma et Stinziano

Nous avons testé la précision (RMSE) et l'ergonomie (facilité/temps de traitement) de trois méthodes disponibles dans la littérature pour l'estimation des paramètres de photosynthèse. Un sous-échantillon de notre jeu total de données, soit 20 courbes A-C<sub>i</sub> a été traité avec la feuille de calcul Excel de Sharkey (2007) contre 82 avec les packages RStudio de Duursma (2015) et Stinziano (2023). Afin de comparer ce qui est comparable, il convenait d'analyser les paramètres issus des mêmes courbes pour les trois méthodes, en partant des paramètres des 20 courbes ajustées avec Sharkey, mais en éliminant quatre courbes car le modèle de Duursma, et/ou celui de Stinziano, renvoyaient une valeur négative de  $R_d$  (ce qui est irréaliste). Le Tableau 2 propose une synthèse des valeurs moyennes des paramètres, par méthode, et pour les 16 courbes finalement concernées par l'analyse. Les résultats obtenus pour les trois méthodes et un tableau présentant les résultats complets, par courbe, est disponible à l'Annexe 3.

Tableau 2: Synthèse de la moyenne des paramètres (en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) de la photosynthèse (à 25°C) sur 16 courbes A-C<sub>i</sub>

	$V_{\text{cmax}}$	$J_{\text{max}}$	TPU	$R_d$	RMSE	
					moyenne	somme
Sharkey	98,5 ± 48,5	100,3 ± 43,1	6,6 ± 2,0	2,7 ± 1,5	9,5 ± 10,4	152,8
Duursma	100,4 ± 70,3	124,7 ± 45,6	6,6 ± 2,7	1,8 ± 0,9	2,9 ± 2,0	46,9
Stinziano	137,4 ± 58,6	120,3 ± 53,7	9,7 ± 3,2	1,4 ± 0,7	8,7 ± 3,9	138,9

La méthode de Duursma présente le RMSE le plus faible, statistiquement il s'agit donc de la meilleure méthode.

Nous avons également recherché s'il existait des différences significatives entre les trois méthodes pour chacun des quatre paramètres de la photosynthèse. Le Tableau 3 montre les résultats des différents tests statistiques effectués pour déterminer l'équivalence des trois méthodes.

*Tableau 3: Détail des tests statistiques (et p-valeurs associées) pour mettre en évidence l'équivalence des méthodes de paramétrisation de la photosynthèse*

Paramètres	Shapiro-Wilk	Bartlett	Anova	Kruskall-Wallis	Dunn
$V_{\text{cmax}}$	< 0,05	0,37	/	0,03	Stinziano ≠ Sharkey et Duursma
$J_{\text{max}}$	< 0,05	0,68	/	0,32	/
TPU	0,14	0,56	0,25	/	/
$R_d$	< 0,05	< 0,05	/	< 0,05	Stinziano ≠ Sharkey et Duursma

Les résultats de l'Anova et du test non paramétrique de Kruskal-Wallis de  $J_{\text{max}}$  et TPU indiquent qu'il n'y a pas de différence significative entre les méthodes car leur p-valeur sont supérieures à 0,05.

Pour  $V_{\text{cmax}}$  et  $R_d$  cependant, les résultats indiquent qu'il y a une différence significative (p-valeur < 0,05) entre au moins deux groupes. Le test de Dunn permet de conclure que, d'un point de vue statistique, Stinziano est significativement différent de Duursma et Sharkey.

Seules les méthodes de Sharkey et Duursma sont donc équivalentes.

En ce qui concerne les graphiques (Figure 14) et l'aspect visuel, les graphiques retournés par le modèle de Duursma sont préférés. Ces graphiques sont intégrés directement dans le package, comme chez Stinziano, et il n'est malheureusement pas possible d'uniformiser les échelles entre les graphiques sans extraire toutes les métadonnées du modèle. Chez Sharkey, il suffit de fixer l'échelle dans les paramètres du graphique préconstruit dans la feuille de calcul pour régler ce problème.

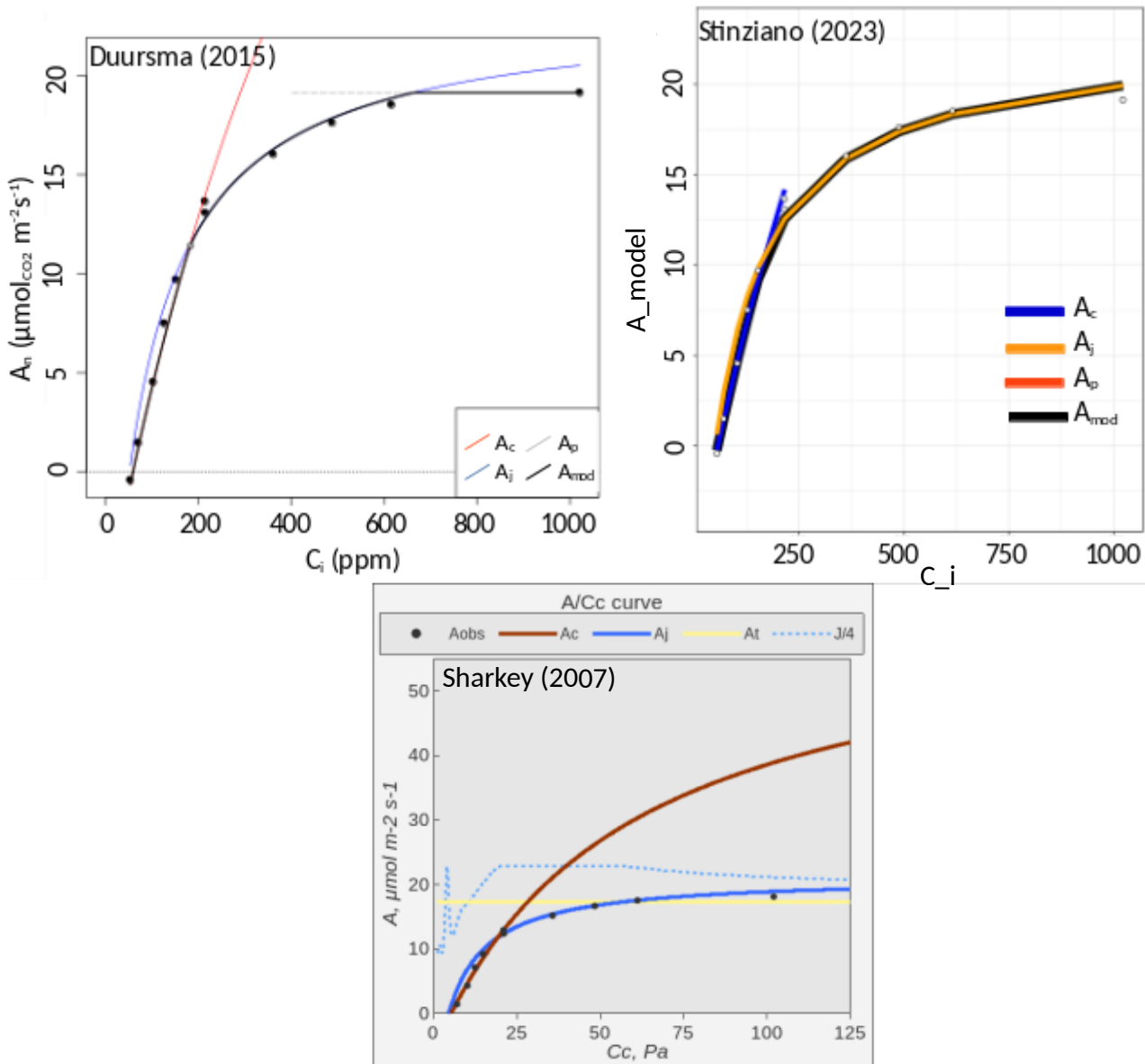


Figure 14 : Exemple de mise en graphique des ajustements de Duursma (en haut à gauche), Stinziano (en haut à droite) et Sharkey (en bas) pour la courbe A-C<sub>i</sub>28. Duursma :  $A_n$  = photosynthèse nette en  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $C_i$  = CO<sub>2</sub> intercellulaire en PPM, ligne rouge = Rubisco-limitant, ligne bleue = RuBP-limitant, ligne gris pointillée = TPU-limitant, ligne noire = modèle. Stinziano :  $A_{\text{model}}$  = photosynthèse modélisée en  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $C_i$  = CO<sub>2</sub> intercellulaire en PPM, ligne bleue = Rubisco-limitant, ligne orange = RuBP-limitant, ligne rouge (absente ici) = TPU limitant, ligne noire = modèle. Sharkey :  $A_n$  = photosynthèse nette en  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $C_c$  = concentration en CO<sub>2</sub> dans les chloroplastes en Pa, ligne rouge = Rubisco-limitant, ligne bleue = RuBP-limitant, ligne jaune = TPU-limitant, ligne bleue pointillée = taux de transfert des électrons.

Traiter une seule courbe de Sharkey nécessite 15 à 20 min tandis que l'écriture des codes pour Duursma et Sharkey a nécessité un investissement d'une quarantaine d'heures (en partant de néant en terme de connaissance de l'outil). Le plus grand désavantage de la méthode de Sharkey est qu'il n'est pas possible de réduire le temps qu'il faut pour traiter une courbe. Pour Duursma et Stinziano, certes l'écriture des codes est chronophage, mais l'investissement est amorti à chaque nouvelle

courbe traitée car il suffit juste de charger les données et d'exécuter le code pour obtenir les paramètres et les graphiques de chaque courbe en moins de deux minutes, là où il faudrait encore 60 heures de plus pour traiter le reste des courbes avec la méthode de Sharkey.

Comme la méthode de Duursma obtient le plus petit RMSE, qu'elle est statistiquement similaire à celle de Sharkey (contrairement à celle de Stinziano), et qu'elle permet une automatisation du traitement des courbes A-C<sub>i</sub>, cette méthode de Duursma (2015) sera finalement retenue dans la suite des résultats.

## 4.2. Variabilité saisonnière

### a. Surface spécifique des feuilles (SLA)

En moyenne, une foliolule mesure  $0,18 \pm 0,04$  cm<sup>2</sup> pour une masse de  $0,023 \pm 0,005$  g. Le SLA moyen des 105 foliolules a été calculé comme étant égal à  $14,93 \pm 2,51$  m<sup>2</sup> kg<sub>feuille</sub><sup>-1</sup>.

L'aire estimée d'une foliolule (0,18 cm<sup>2</sup>) est utilisée, *a posteriori*, pour ajuster le taux de photosynthèse calculé par le 6400 XT. L'aire est multipliée par le nombre de foliolules présentes dans la chambre de mesure au moment de la réalisation des courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub>.

L'effet date sur le SLA a été vérifié, les résultats des différents tests statistiques sont présentés dans le Tableau 4.

Tableau 4: Résultats des tests statistiques de l'effet date sur le SLA

n-°Campagne	Nombre de mesures	Moyenne et écart-type	Shapiro-Wilk	Bartlett	Anova
1	6	15,58 ± 2,99			
2	17	13,75 ± 1,35			
3	20	15,46 ± 1,93			
4	17	14,18 ± 1,79	0,09	0,20	0,14
5	18	16,18 ± 2,20			
6	14	15,97 ± 1,78			
7	13	14,86 ± 2,50			

Les données de toutes les campagnes sont réparties selon une loi normale (test de Shapiro-Wilk, p-valeur > 0,05). L'homogénéité des variances est évaluée grâce au test de Bartlett et il apparaît que ce critère est également respecté (p-valeur > 0,05). L'Anova indique qu'il n'y a pas de variation significative du SLA (p-valeur > 0,05) sur l'ensemble des mesures.

### b. Paramètres $V_{\text{cmax}}$ , $J_{\text{max}}$ et TPU obtenus à partir des courbes A-C<sub>i</sub>

La Figure 15 permet de mettre en évidence les éventuelles variations d'une campagne à l'autre. Il apparaît que les valeurs de la première campagne sont supérieures pour les trois paramètres. Cela peut être dû au faible nombre de répétition lors de la première campagne de mesure. En moyenne,  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU valent  $84,1 \pm 50,4$ ,  $112,7 \pm 52,4$  et  $6,6 \pm 2,4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement sur l'ensemble des campagnes de mesure.

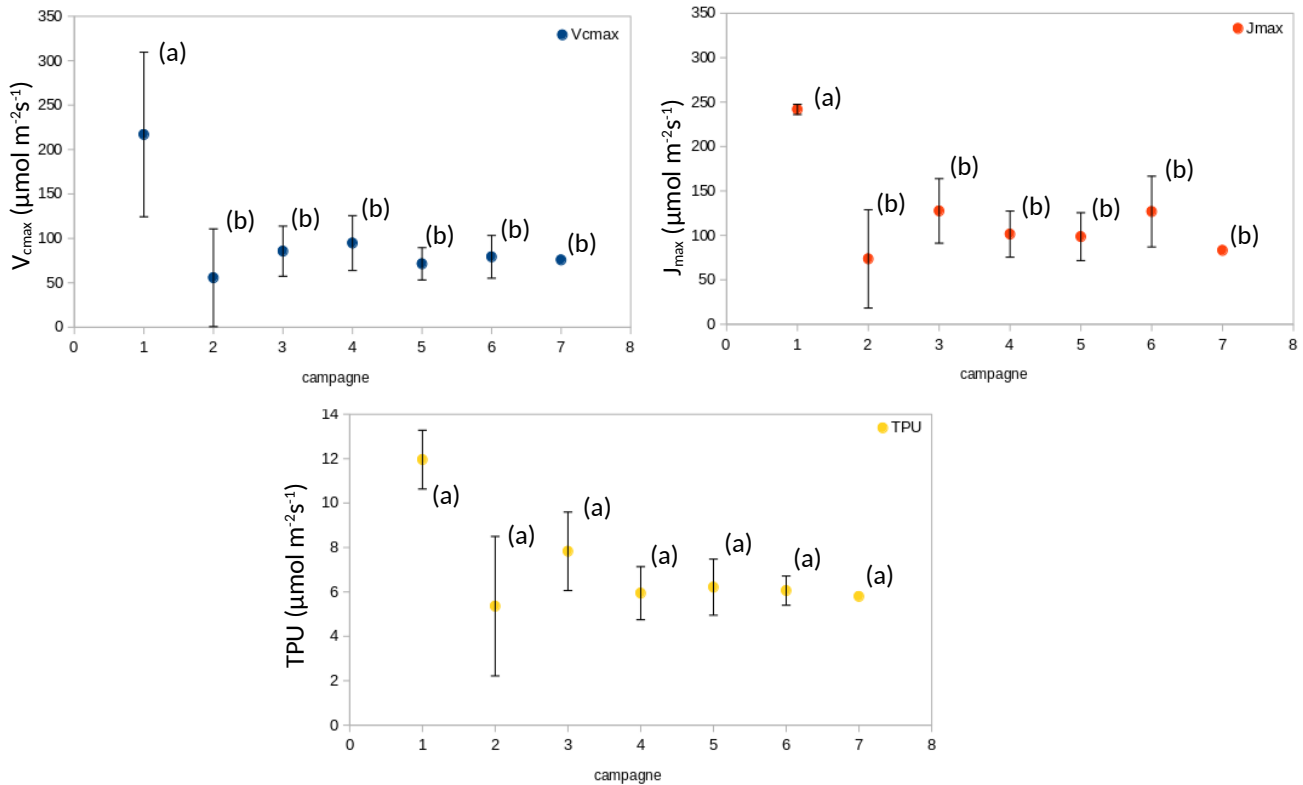


Figure 15: Moyenne et écart-type de  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) à 25°C en fonction des campagnes de mesure. Un point = valeur moyenne du paramètre sur l'ensemble de la campagne de mesure

Des tests statistiques (Anova, Kruskal-Wallis et Dunn) confirment que les paramètres de la première campagne de mesure sont significativement supérieurs aux autres campagnes pour  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$ . En ce qui concerne TPU, il n'y a statistiquement pas de différence. Les résultats des tests statistiques sont synthétisés dans le Tableau 5 (le Tableau 15 à l'Annexe 5 apporte plus de détails).

Pour s'assurer qu'il n'y a pas d'autres différences entre les campagnes 2 à 7, les tests ont été effectués une seconde fois en écartant la campagne 1 (Tableau 6). Les conclusions sont identiques, il n'y a pas d'effet date sur le reste des campagnes.

Tableau 5: Synthèse des résultats des tests statistiques de l'effet date des campagnes 1 à 7 sur les paramètres  $J_{max}$ ,  $V_{cmax}$  et TPU à 25°C (en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Pour l'effet date, en bleu = p-valeur de l'Anova, en rouge = p-valeur du test de Kruskal-Wallis

Campagne	Nombre de mesure	Moyenne et écart-type			Effet date		
		$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU	$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU
1	3	216,9 ± 95,6	241,7 ± 5,8	12,0 ± 1,3			
2	12	55,7 ± 55,0	73,6 ± 55,3	5,4 ± 3,1			
3	14	85,6 ± 28,2	127,5 ± 36,3	7,8 ± 1,8			
4	8	94,7 ± 30,1	101,4 ± 25,9	5,9 ± 1,2	0,02	0,004	0,2
5	9	71,4 ± 18,2	98,6 ± 26,9	6,2 ± 1,3			
6	9	79,2 ± 24,0	126,8 ± 39,8	6,1 ± 0,7			
7	1	75,8	83,1	5,8			

Tableau 6: Synthèse des résultats des tests statistiques de l'effet date des campagnes 2 à 7 sur les paramètres  $J_{max}$ ,  $V_{cmax}$  et TPU à 25°C (en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Pour l'effet date, en bleu = p-valeur de l'Anova, en rouge = p-valeur du test de Kruskal-Wallis

Campagne	Taille de l'échantillon	Moyenne et écart-type			Effet date		
		$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU	$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU
2	12	55,7 ± 55,0	73,6 ± 55,3	5,4 ± 3,1			
3	14	85,6 ± 28,2	127,5 ± 36,3	7,8 ± 1,8			
4	8	94,7 ± 30,1	101,4 ± 25,9	5,9 ± 1,2			
5	9	71,4 ± 18,2	98,6 ± 26,9	6,2 ± 1,3	0,2	0,09	0,85
6	9	79,2 ± 24,0	126,8 ± 39,8	6,1 ± 0,7			
7	1	75,8	83,1	5,8			

La taille de l'échantillon est inférieure au nombre de courbes A-C<sub>i</sub> réalisées car, lors du traitement avec le package de Duursma, plusieurs courbes présentaient des résultats impossibles. Sur les 82 courbes A-C<sub>i</sub> réalisées, 26 courbes ont été écartées de l'échantillon.

### c. Paramètre $R_d$ obtenu à partir des courbes A-PAR

Sur les 83 courbes A-PAR traitées par le package de Stinziano basé sur le modèle de Marshall et Biscoe (1980), 60 sont conservées pour le traitement des données. 17 courbes avec un facteur  $\Theta_j$  (fraction de la lumière absorbée) égal à 0 ou à 1 sont enlevées car il est impossible que les feuilles utilisent 0 % ou 100 % de la lumière perçue pour réaliser leur photosynthèse. 6 courbes n'ont pas pu être ajustées car l'allure typiquement attendue n'était pas obtenue.

Sur l'ensemble des campagnes de mesure, la moyenne des  $R_d$  normalisés à 25°C vaut  $0,32 \pm 0,18 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

La campagne 1 semble présenter des  $R_d$  plus élevés que les autres (Figure 16). Cependant, il apparaît qu'il n'existe pas d'effet date significatif sur ce paramètre d'après le test Kruskal-Wallis (Tableau 7). On peut toutefois noter une tendance (non-significative) à la hausse de  $R_d$  au fur et à mesure des campagnes, ce qui est cohérent avec une hausse des températures moyennes dans le courant de la saison sèche.

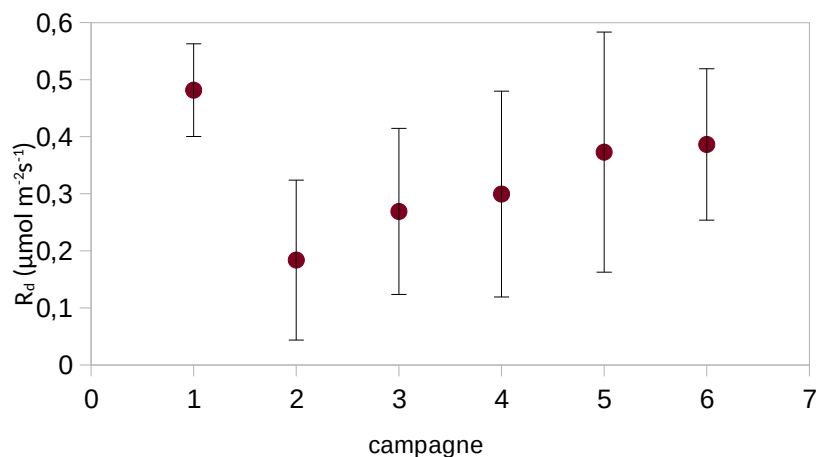


Figure 16 : Moyenne et écart-type de  $R_d$  ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) à 25°C en fonction des campagnes de mesure

Tableau 7: Détail des résultats des tests statistiques de l'effet date sur  $R_d$  à 25°C en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Campagne	Nombre de mesures	Moyenne et écart-type	Shapiro-Wilk	Bartlett	Kruskall-Wallis
1	4	0,48 ± 0,08			
2	6	0,18 ± 0,14			
3	15	0,27 ± 0,15			
4	12	0,30 ± 0,18	0,048	0,4	0,054
5	16	0,37 ± 0,21			
6	8	0,39 ± 0,13			

Les résultats des ajustements sont disponibles à l'Annexe 4.

#### d. Mesures de chlorophylle

La valeur moyenne en chlorophylle, toutes campagnes confondues, est de  $51,2 \pm 12,5 \mu\text{g cm}^{-2}$ . Les mesures ont été effectuées sur huit foliolules à chaque campagne, quatre réplicats par foliolule.

Comme illustré par la Figure 17, aucune tendance ne semble émerger à l'échelle de la saison. Les données de deux campagnes supplémentaires, non prévues dans le protocole initial, ont été ajoutées dans l'espoir de voir une tendance à la baisse se dessiner vers la fin de la saison sèche. Ces campagnes supplémentaires n'ont pas permis de mettre en lumière cette diminution, ce qui est corroboré par l'analyse statistique (Tableau 8).

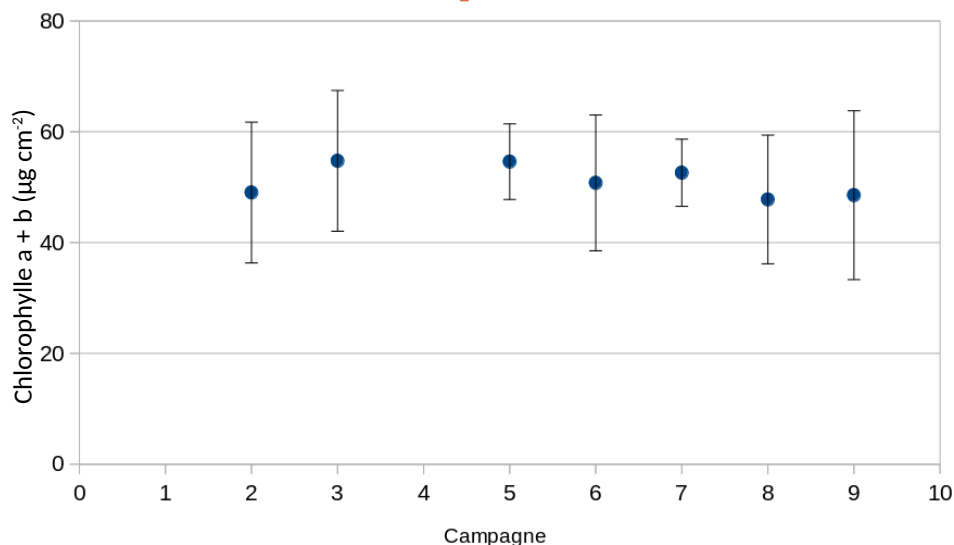


Figure 17: Teneur en chlorophylle a et b en fonction des campagnes de mesures

Tableau 8: Détail des tests statistiques de l'effet date sur la teneur en chlorophylle (en  $\mu\text{g cm}^{-2}$ )

Campagne	Échantillon	Moyenne et écart-type	Shapiro	Bartlett	Kruskall-Wallis
1	8x4	/			
2	8x4	49,0 ± 12,7			
3	8x4	54,7 ± 17,6			
4	8x4	/			
5	8x4	54,6 ± 6,8	< 0,05	<0,05	0,054
6	8x4	50,8 ± 12,7			
7	8x4	52,6 ± 6,1			
8	8x4	47,8 ± 11,6			
9	8x4	48,6 ± 15,2			

### 4.3. Dynamique infra-journalière de la photosynthèse et de la conductance stomatique

#### a. Photosynthèse et conductance stomatique en condition de lumière saturante et de concentration de CO<sub>2</sub> ambiante

Les dynamiques journalières de  $g_s$  et de  $A_n$  suivent une courbe en cloche sauf pour la journée du 26 janvier (campagne de mesure exploratoire, les mesures n'avaient pas commencé au lever du soleil). La baisse de photosynthèse et de conductance observée lors de cette première campagne de mesure nous a poussé à vérifier l'effet cloche et à commencer les mesures dès le lever du soleil sur les campagnes suivantes.

Les maxima journaliers de  $A_n$  et de  $g_s$  se situent entre 8 h 00 et 11 h 00 du matin, soit entre 1 h 00 et 3 h 30 après le lever du soleil en fonction de l'avancement dans la saison et de variables climatiques (Figure 18). Le taux de photosynthèse et la conductance stomatique augmentent dans les minutes qui suivent le lever du soleil (07 h 00 le 24 février, 06 h 30 pour le 16 avril). Le taux de photosynthèse et la conductance stomatique semblent fortement corrélés.

Le maximum journalier de  $A_n$  et de  $g_s$ , en condition de lumière saturante et à CO<sub>2</sub> ambiant, varient entre 10,2 et 25,7  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et entre 0,18 et 0,08  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement.

Les graphiques de la Figure 18 ont été réalisés sur base des points mesurés aux paliers des courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> où PAR = 2500  $\mu\text{mol} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et C<sub>a</sub> = [400 ;450] ppm. Cela représente donc un point par courbe A-PAR et trois points par courbe A-C<sub>i</sub>.

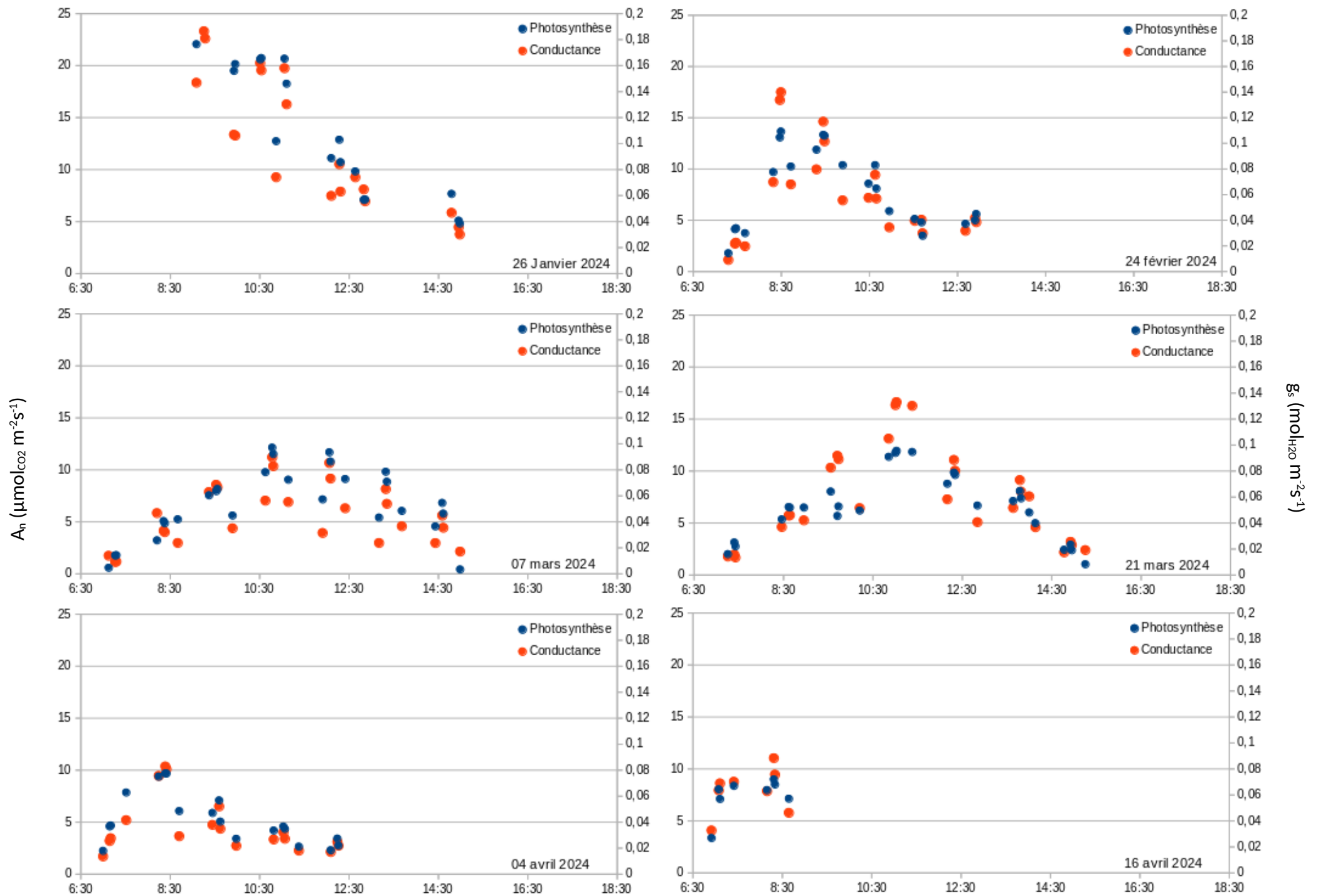


Figure 18: Évolution journalière de la photosynthèse d'un *Faidherbia albida* adulte en condition de lumière saturante ( $\text{PAR} = 2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et à concentration en  $\text{CO}_2$  ambiante ([400 ; 450] ppm). Photosynthèse en bleu ( $A_n$ , axe  $O_y$  principal) et conductance stomatique à l'eau en rouge ( $g_s$ , axe  $O_y$  secondaire) en fonction de l'heure de la journée.

La photosynthèse et la conductance stomatique en condition de lumière saturante et à concentration en CO<sub>2</sub> ambiant sont reliées par une relation strictement linéaire (Figure 19 et Tableau 9). Cette relation induit que la conductance stomatique est le facteur influençant principalement le taux de photosynthèse. La Figure 19 a été réalisée sur base de la totalité des points mesurés à PAR = 2500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et C<sub>a</sub> = [400 ;450] ppm sur l'ensemble des campagnes de mesures (à l'instar de la Figure 18).

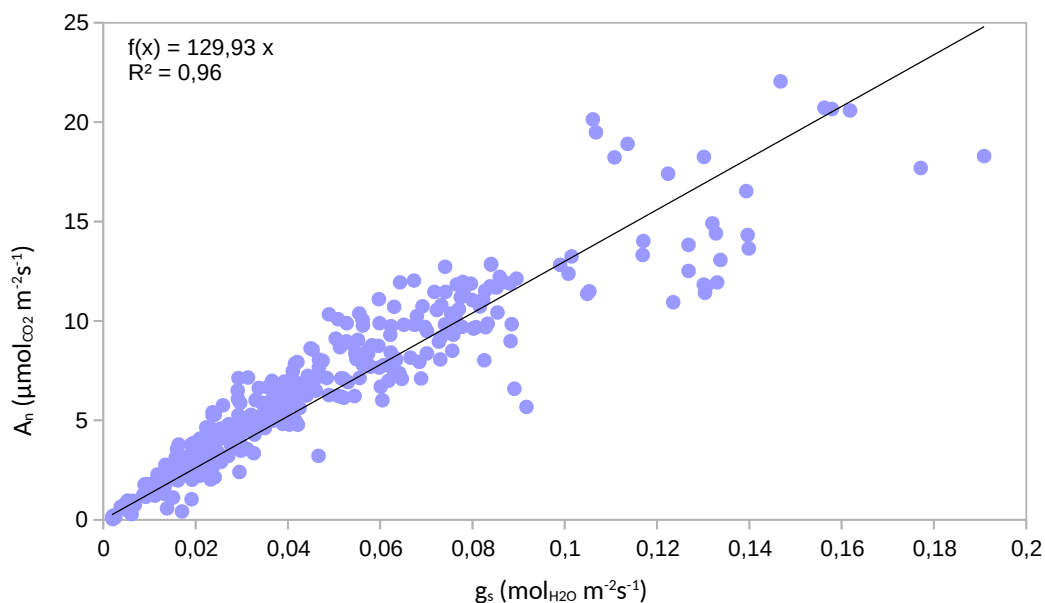


Figure 19: Photosynthèse ( $A_n$ ) en fonction de la conductance stomatique à la vapeur d'eau ( $g_s$ ) pour les mesures réalisées lorsque PAR = 2500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et C<sub>i</sub> = [400 ;450] ppm

Tableau 9: Statistiques liées à la régression linéaire de la photosynthèse en fonction de la conductance stomatique à la vapeur d'eau

R <sup>2</sup>	0,96
Erreur type	1,69
Observations	345
R <sup>2</sup> ajusté	0,96
P-valeur	< 0,001

### b. Influence du CO<sub>2</sub> et du PAR : courbes A-C<sub>i</sub> et A-PAR

La Figure 20 met en évidence la variabilité de la réponse photosynthétique au CO<sub>2</sub> en fonction de l'heure de la journée pour une journée type (6 mars 2024). Le taux de photosynthèse maximal augmente progressivement jusqu'à 13 h 10 environ. Passé 13 h 10, il est encore possible de réaliser des mesures mais le plafond devient difficilement identifiable pour les courbes A-C<sub>i</sub>. La forme typique des courbes A-C<sub>i</sub> n'est plus obtenue et le taux maximal de photosynthèse diminue progressivement. Le changement d'allure des courbes se produit systématiquement au moment du maximum de photosynthèse journalier, qui ne se produit pas toujours à la même heure comme vu précédemment. Cela dépend, *a priori*, des conditions microclimatiques de la journée.

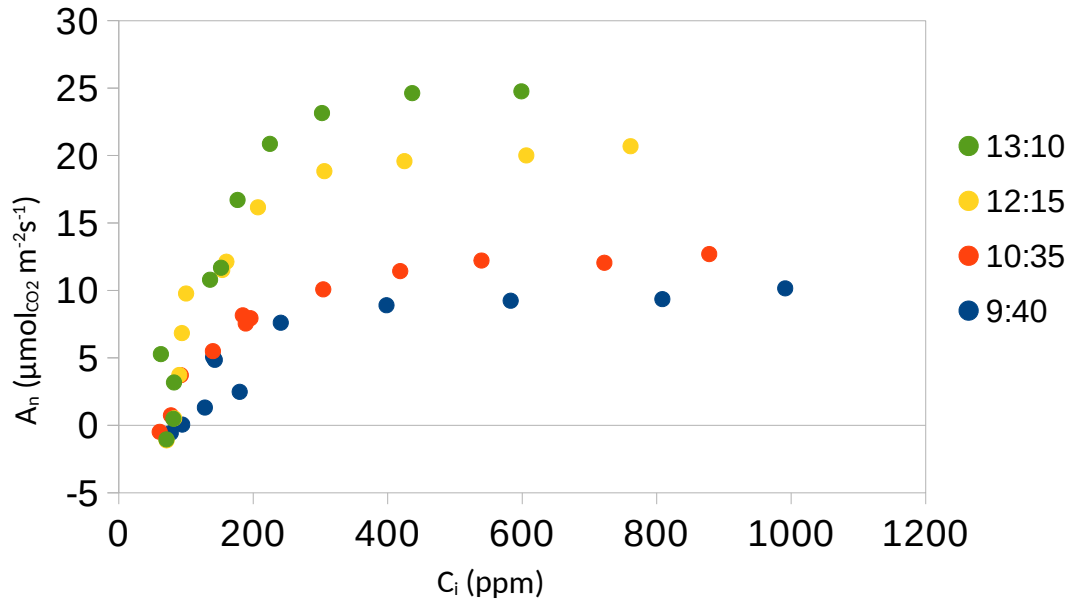


Figure 20 : Évolution des courbes A-C<sub>i</sub> pour la journée du 6 mars 2024

Pour les courbes A-PAR, la dynamique journalière n'est pas exactement la même que pour les courbes A-C<sub>i</sub> (Figure 21). Le taux maximum de photosynthèse augmente progressivement au début de la journée puis redescend progressivement en conservant l'allure typique d'une courbe A-PAR tout au long de la journée. La pente initiale de la courbe indique que la feuille présente une bonne efficacité de l'utilisation lumineuse.

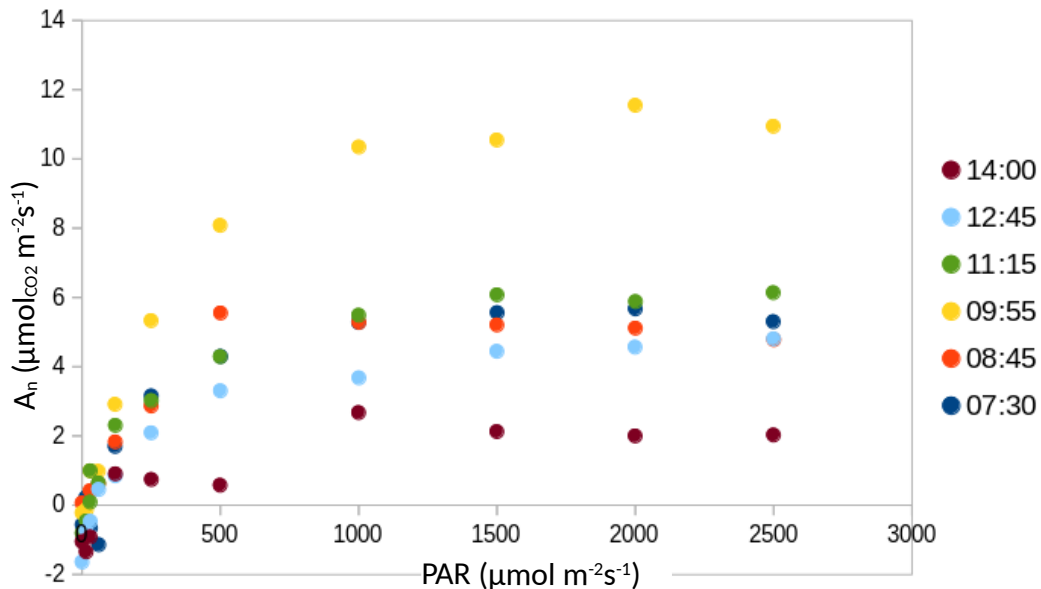


Figure 21 : Évolution journalière des courbes A-PAR pour la journée du 20 mars 2024

Les journées du 6 et du 20 mars sont celles qui mettent le mieux en évidence les phénomènes de variation journalière des courbes A-C<sub>i</sub> et A-PAR. Le phénomène a été observé sur d'autres journées mais l'allure générale des courbes était moins nette. Ces deux journées ont été choisies pour deux raisons qui expliquent pourquoi l'évolution journalière est mieux observée graphiquement en mars

qu'en janvier, février et avril. Premièrement, car les journées de mesures où le maximum de photosynthèse est atteint après seulement deux voire trois courbes A-C<sub>i</sub> et A-PAR ne permettent pas de voir une évolution progressive comme pour les journées du 6 et du 20 mars. Deuxièmement, les premières campagnes (janvier et février) ont été exploratoires et de nombreux problèmes ont été rencontrés sur le terrain. Le 6400 XT surchauffait et plusieurs courbes ne sont pas exploitables dû au dysfonctionnement de l'appareil. Un ventilateur et des réflecteurs ont été installés suite à ce problème et ce dernier ne s'est plus représenté par la suite. Ce problème couplé aux aléas du terrain, a fait que trois des six journées de mesures de février n'ont pas pu être commencées au lever du soleil, rendant impossible la visualisation de la dynamique journalière.

### c. Les paramètres de la photosynthèse – V<sub>cmac</sub>, J<sub>max</sub>, TPU et R<sub>d</sub>

L'effet heure sur les paramètres de la photosynthèse a été investigué sur les données de l'ensemble des campagnes (Tableau 10), excepté la première car, comme vu précédemment, c'est la seule qui est statistiquement différente des autres. Nombre de mesures pour juger de l'effet date ; groupe 1 : V<sub>cmac</sub> = 19, J<sub>max</sub> = 19, TPU = 12, R<sub>d</sub> = 21 ; groupe 2 : V<sub>cmac</sub> = 18, J<sub>max</sub> = 18, TPU = 14, R<sub>d</sub> = 20 ; groupe 3 : V<sub>cmac</sub> = 14, J<sub>max</sub> = 14, TPU = 5, R<sub>d</sub> = 19. V<sub>cmac</sub>, J<sub>max</sub> et TPU sont extraits des courbes A-C<sub>i</sub>, R<sub>d</sub> des courbes A-PAR. Les quatre sont considérés à températures normalisées à 25°C.

Tableau 10: Synthèse des résultats des tests statistiques de l'effet heure sur les données des campagnes 2 à 7 pour les paramètres V<sub>cmac</sub>, J<sub>max</sub>, TPU et R<sub>d</sub> à 25°C (en μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). Pour l'effet heure, en bleu = p-valeur de l'Anova, en rouge = p-valeur du test de Kruskal-Wallis

groupe heure	Moyenne et écart-type				Effet heure			
	V <sub>cmac</sub>	J <sub>mac</sub>	TPU	R <sub>d</sub>	V <sub>cmac</sub>	J <sub>mac</sub>	TPU	R <sub>d</sub>
1	97,9 ± 32,3	108,9 ± 36,0	6,2 ± 2,2	0,30 ± 0,23				
2	75,7 ± 26,8	105,6 ± 35,1	6,9 ± 1,4	0,34 ± 0,15	0,004	0,72	0,24	0,46
3	59,2 ± 30,3	114,6 ± 50,5	4,4 ± 2,3	0,33 ± 0,14				

Il apparaît que seul V<sub>cmac</sub> est impacté par l'heure de la journée. Un test de Dunn nous apprend que le groupe heure 1 est significativement supérieur au groupe 2 et 3 (qui sont statistiquement équivalents entre eux). Le groupe 1 est celui qui commence à 07 h 00 et termine à 09 h 30.

## 4.4. Variabilité liée à la température

### a. Paramètres $V_{cmax}$ , $J_{max}$ et TPU – courbes A- $C_i$

Contrairement à ce qui est attendu, aucune tendance de la température sur les paramètres  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  et TPU (Figure 22) n'a été rencontrée. La p-valeur des régressions linéaires de chacun des trois paramètres abonde dans ce sens (p-valeur > 0,05, donc effet de la température non significatif).

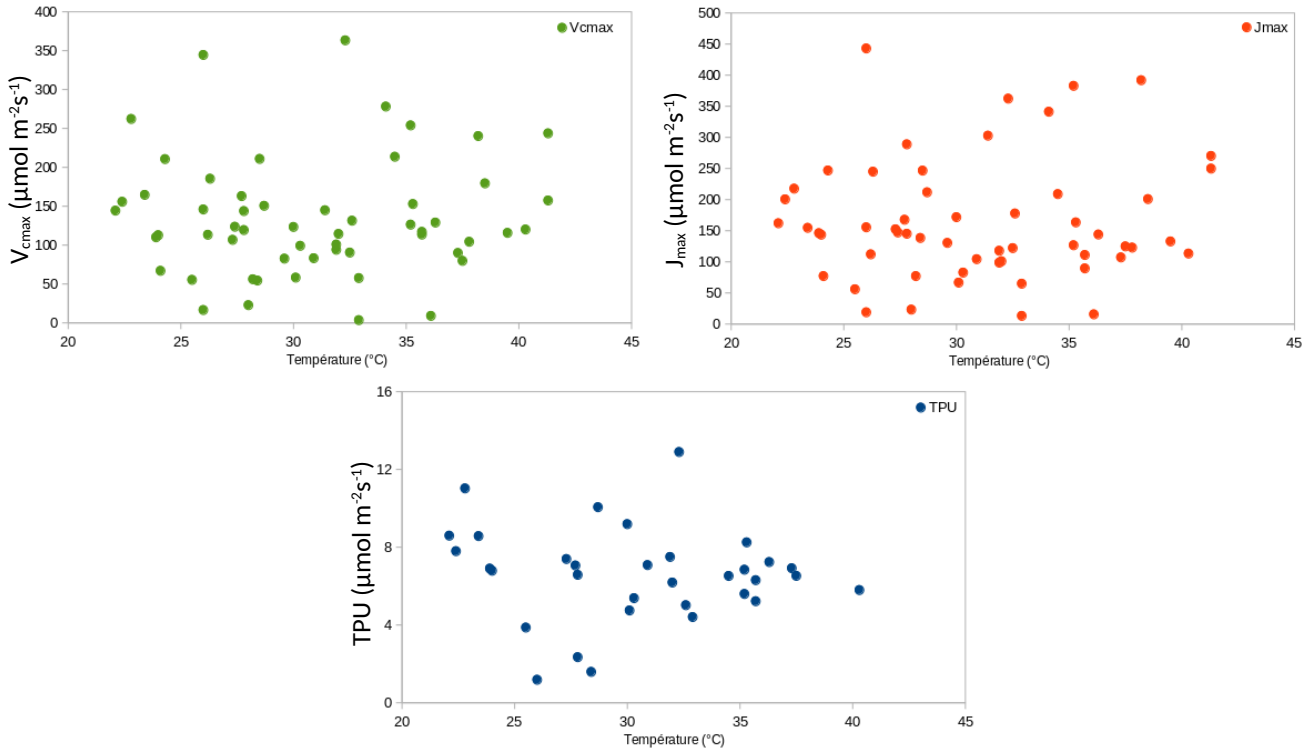


Figure 22:  $V_{cmax}$  (en haut à gauche),  $J_{max}$  (en haut à droite) et TPU (en bas) en fonction de la température.  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  extraits à 25°C depuis le modèle de Duursma et déterminés à température ambiante via les paramètres de Bernacchi et al. (2003). TPU extrait à température ambiante depuis le modèle de Duursma.

### b. Paramètres $R_d$ – courbes A-PAR

Le paramètre  $R_d$  est retourné par l'ajustement des courbes A-PAR grâce au package de Stinziano (2023) basé sur le modèle de Marshall & Biscoe (1980).

La Figure 23 semble indiquer une relation croissante entre  $R_d$  et la température. Une régression exponentielle indique une p-valeur inférieure à 0,05. Cela signifie donc que la température a effectivement un effet significatif sur  $R_d$ .

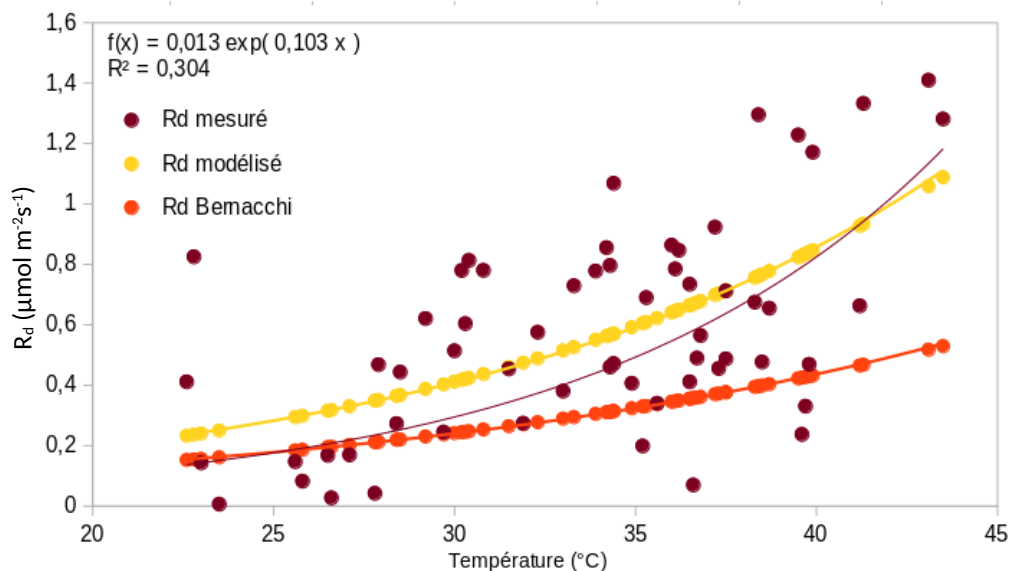


Figure 23 :  $R_d$  en fonction de la température, toutes dates confondues

En se basant sur la régression exponentielle (courbe marron sur la Figure 23),  $R_d$  à 25°C ( $R_{d25}$ ) est calculé et vaut  $0,18 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Cette valeur standardisée est utilisée pour estimer les paramètres  $c$  et  $\Delta H$  grâce à l'équation 29 présentée dans la section « Matériel et méthode ». Les valeurs des paramètres de Bernacchi et des paramètres modélisés sont présentées dans le Tableau 11.

Tableau 11: Paramètres  $c$  et  $\Delta H$  issus de la littérature (Bernacchi et al., 2003) et modélisés

	Paramètres	
	Modélisés	Bernacchi et al.
$c$	23,65	18,72
$\Delta H$	57,47	46,39

La Figure 24 met en évidence que les paramètres de Bernacchi et al. (2003) sous-estiment plus  $R_d$  pour *Faidherbia* que les paramètres modélisés.

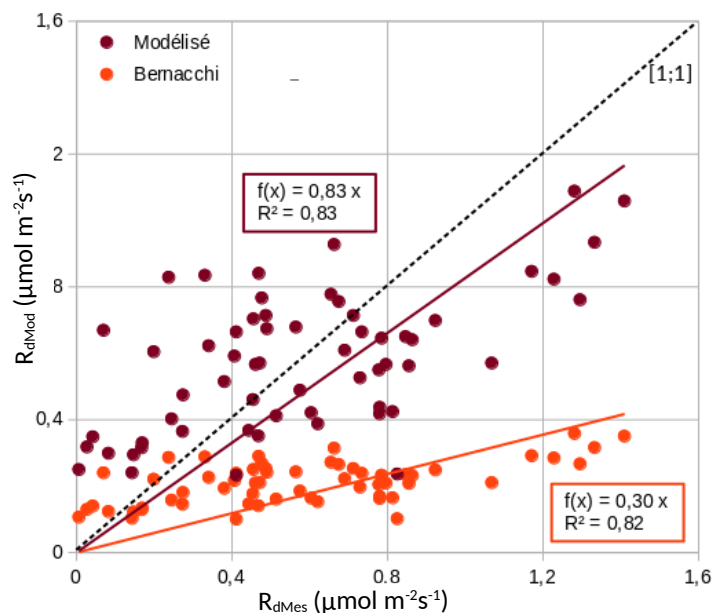


Figure 24: Paramètres ajustés de *Faidherbia* vs Paramètres de Bernacchi et al., 2003

#### 4.5. Le modèle de Jarvis et couplage avec le modèle FvCB

Le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976) nécessite des données climatiques d'intensité lumineuse, de température, de concentration en CO<sub>2</sub> ambiant, de déficit de pression vapeur et de potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_1$ ). Le 6400 XT mesure toutes ces variables à l'exception de la dernière. Il a donc fallu estimer  $\Psi_1$  avant d'utiliser le modèle de Jarvis (1976). La Figure 25 présente les valeurs de  $\Psi_1$  obtenues (en orange), par pas de temps de 1 min, pour l'année 2024, extrapolées à partir des données ponctuelles empiriques de Diouf (2020). Les points bleus sont les valeurs de conductance stomatique mesurées au cours des différentes campagnes de mesures.

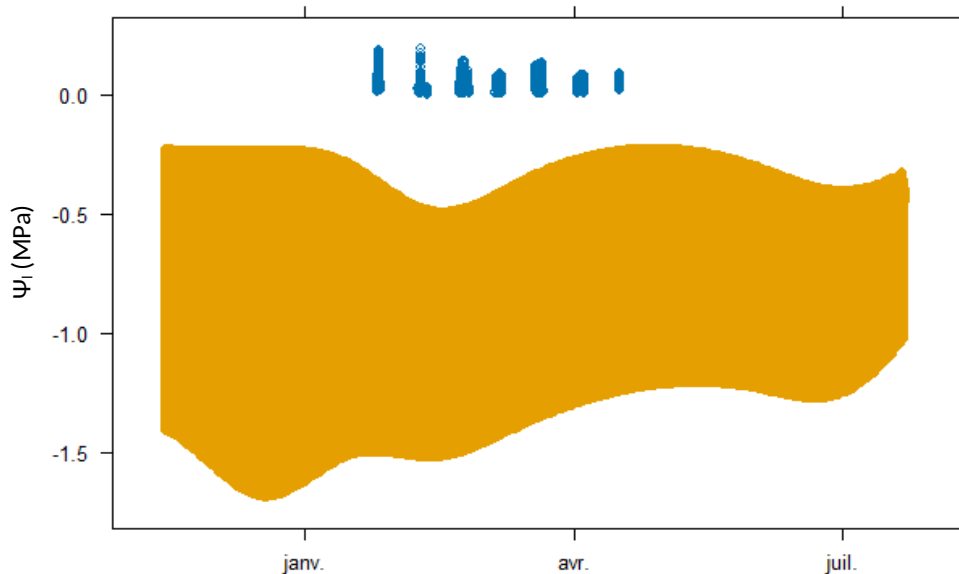


Figure 25 : Potentiel hydrique foliaire de la saison sèche 2023-2024 par pas de 1 minute (en orange, en MPa) extrapolé sur base de données empiriques réalisées en 2020. En bleu : conductance stomatique empirique au cours des sept campagnes de mesure (en  $\mu\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

Les résultats de la modélisation de  $g_s$  sont illustrés sur la Figure 26. Les valeurs mesurées présentent, dans l'ensemble, une distribution relativement similaire à ce qui est attendu pour chaque variable climatique du modèle, à l'exception de  $\Psi_1$ . À noter qu'il a parfois fallu faire descendre les courbes-enveloppe sous les valeurs mesurées pour améliorer la qualité du modèle.

Pour la conductance en fonction du PAR (en haut à gauche sur la Figure 26), la courbe enveloppe modélisée suit très bien les données mesurées. Les points présentant une anomalie sont ceux à 2500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de PAR. Ceci s'explique par le fait que toutes les courbes A-C<sub>i</sub> ont été effectuées à cette intensité lumineuse et donc la conductance est également impactée par la concentration ambiante en CO<sub>2</sub> en plus du PAR.

En ce qui concerne la conductance en fonction de la température (en haut à droite sur la Figure 26), une courbe en cloche est attendue. La pente de la cloche est relativement bien identifiable pour la partie droite de la courbe (donc après le maximum) mais ce n'est pas le cas pour la partie gauche. Peu de données ont été produites entre 20 et 25°C car les températures augmentent rapidement

après le lever du soleil. Il n'y a pas de données en dessous de 20°C car aucune courbe de réponse à la température n'a été effectuée et que des températures inférieures à 20 °C ne sont obtenues que durant la nuit, lorsqu'il n'y a pas de photosynthèse.

La conductance en fonction de la concentration en CO<sub>2</sub> ambiante (au milieu à gauche sur la Figure 26) présente une faible pente négative.

La conductance en fonction du déficit de pression vapeur (au milieu à droite sur la Figure 26), présente une courbe enveloppe avec une forte pente négative.

Enfin, la conductance en fonction du potentiel hydrique foliaire (en bas sur la Figure 26) présente une allure atypique. Habituellement, la pente de la courbe enveloppe présente une pente positive, or ici elle est légèrement négative. Un ajustement avec une pente positive a été essayé, mais finalement l'ajustement avec une pente négative a été retenu car il permettait de diminuer significativement l'ordonnée à l'origine et de se rapprocher d'une pente de 1 dans le modèle général de la conductance en fonction des variables climatiques, l'ensemble impactant positivement la qualité du modèle.

Ensuite, le couplage du modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976) au modèle de photosynthèse FvCB (Farquhar, 1980) permet d'estimer la photosynthèse foliaire sur base des paramètres climatiques. La méthode analytique de Wang & Jarvis (1993) est utilisée pour réaliser le couplage. Les paramètres de ce couplage sont utilisés pour estimer la photosynthèse sur base des paramètres climatiques mesurés durant les campagnes de mesures.

La Figure 27 (partie gauche) met en évidence la surestimation du modèle final pour la conductance, ainsi qu'une ordonnée à l'origine positive, un R<sup>2</sup> de 0,32 seulement et une pente inférieure à 1 : la qualité du modèle est donc jugée médiocre, mais à ce jour, aucune amélioration n'a été obtenue. Cependant, lorsque les valeurs issues du modèle de conductance sont couplées avec les paramètres de la photosynthèse du modèle de Farquhar, l'ajustement entre données mesurées et modélisées de A<sub>n</sub> est nettement meilleur (R<sup>2</sup> de 0,65). La pente, le R<sup>2</sup> et l'intercepte du graphique de la photosynthèse modélisée en fonction de la photosynthèse mesurée indiquent que le modèle de bonne qualité (partie droite de la Figure 27). On note aussi que les valeurs négatives de A<sub>n</sub> modélisées (donc de R<sub>d</sub>) sont proches des valeurs du modèle d'inversion de paramètres de Stinziano, alors que via Sharkey et Duursma, la respiration était environ cinq fois plus élevée, en valeur absolue, ce qui aurait dégradé nettement la qualité de l'ordonnée à l'origine.

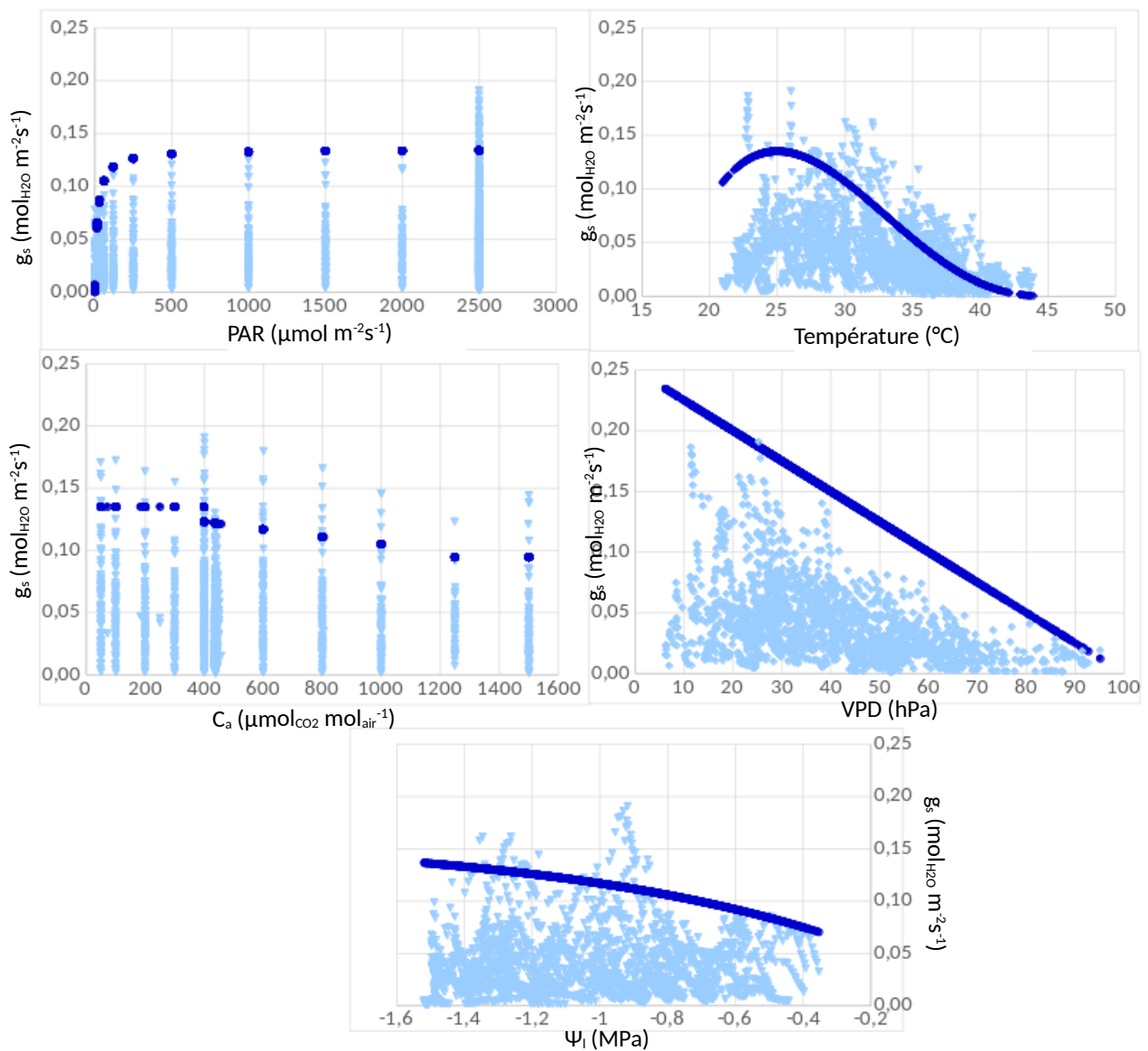


Figure 26: Conductance stomatique en fonction de cinq facteurs climatiques : l'intensité lumineuse (PAR ; en haut à gauche), la température ambiante (en haut à droite), la concentration ambiante en CO<sub>2</sub> ( $C_a$ ; au milieu à gauche), le déficit de pression vapeur (VPD ; au milieu à droite) et le potentiel hydrique des feuilles ( $\Psi_l$ ; en bas). Bleu clair = conductance mesurée, bleu foncé = conductance modélisée

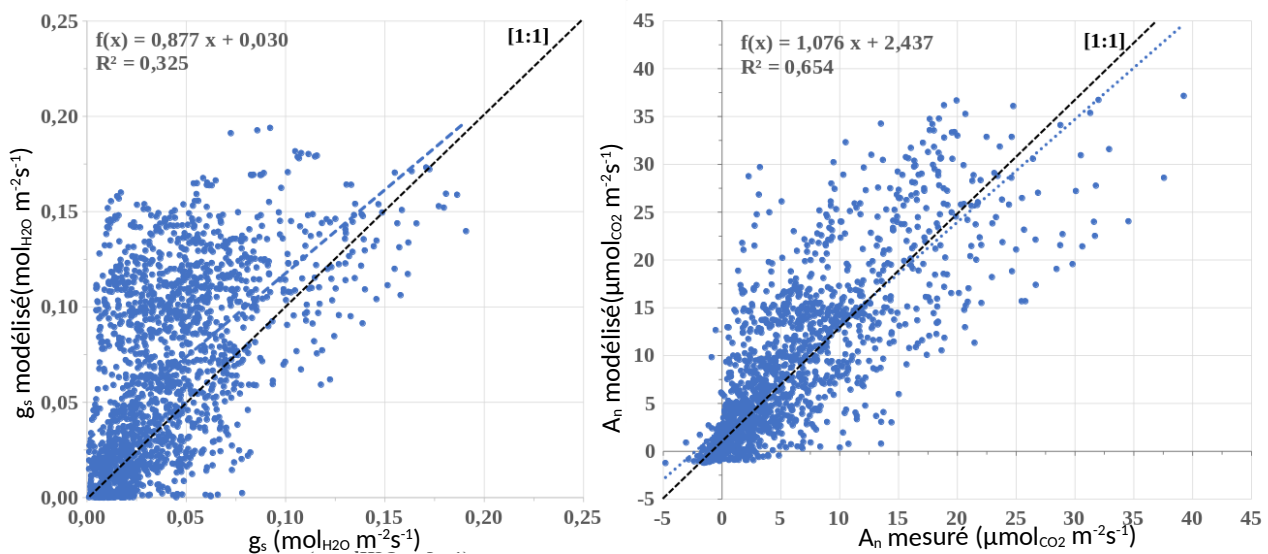


Figure 27: Conductance modélisée en fonction de la conductance mesurée (à gauche) et photosynthèse modélisée en fonction de la photosynthèse mesurée (à droite)

## 5. Discussions

Comme il n'y a, à ce jour, pas de littérature traitant des paramètres de la photosynthèse de *Faidherbia albida*, cette section se base sur des publications et des travaux portant sur d'autres espèces de la zone sahélienne ou sur des espèces à écologie comparable à celle de *Faiherbia*.

### 5.1. Drivers infra- journaliers de la photosynthèse

#### a. Influence de la conductance stomatique ( $g_s$ )

La dynamique journalière de  $g_s$  suit une courbe en cloche. Le maximum journalier est atteint entre 1 h 00 et 3 h 30 après le lever du soleil et varie entre 0,18 et 0,08  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Le maximum journalier de photosynthèse nette varie entre 10,2 et 25,7  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en condition de lumière saturante. Les maxima journaliers semblent diminuer au cours de la saison.

Kirschbaum et al. (1997) décrivent dans leur modèle la courbe en cloche de  $g_s$  en fonction de l'heure de la journée. Plus tard, Vialet-Chabrand et al. (2013), montrent la même allure de courbe en cloche mais précisent dans leur modèle que le caractère interspécifique est important et influence le maximum atteint par la courbe ainsi que la vitesse à laquelle ce maximum est atteint. Plus récemment, Matthews et al. (2018) confirment ces conclusions.

Pearce et al. (2006) obtiennent des valeurs de  $g_s$  variant de 0,1 à 0,45  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  sur des peupliers ripariens des zones semi-arides de la Colombie Britannique au Canada. Malgré leur appartenance à un biome très différent, ces arbres possèdent au moins deux points communs avec *Faidherbia* : ils sont potentiellement soumis à une forte demande évaporative puisqu'ils évoluent dans une zone semi-aride mais ne souffrent pas de stress hydrique grâce à leur caractère ripisylve et donc probablement phréatophyte. Les valeurs de  $g_s$  mesurées sur *Faidherbia* sont proches de celles mesurées par Pearce et al. (2006). Il est probable que des mesures effectuées plus tôt dans la saison de feuillaison de *Faidherbia* (octobre-novembre) montrent des valeurs de  $g_s$  plus élevées que les 0,18  $\text{mol}_{\text{H}_2\text{O}}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  obtenus au cours de la première campagne de mesure en janvier.

Pour ce qui est du taux maximum de photosynthèse, Sibret et al. (2021) ont mesuré des valeurs de 35,42 , 59,12 et 23,33  $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Ces valeurs moyennes sont obtenues sur les espèces respectives de *Acacia tortilis*, *Acacia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca*, qui sont des espèces ligneuses décidues également présentes à Niakhar. Les mesures de Sibret et al. (2021) sont globalement plus élevées que sur *Faidherbia*, et ces valeurs remarquablement fortes, plutôt inattendues jusqu'alors en milieu sahélien font d'ailleurs l'objet du titre de leur article. Ici encore, des mesures plus tôt dans la saison sèche permettraient probablement de se rapprocher de leurs valeurs.

Enfin, il était supposé qu'il n'y ait pas de variations journalières significatives pour les paramètres  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et  $R_d$  car ce sont des paramètres qui sont strictement liés aux capacités intrinsèques des feuilles (Farquhar, 1980), qui ne sont pas censées varier rapidement dans le temps. Pour TPU, il semblerait que certaines plantes soient effectivement concernées par une baisse de la conversion des trioses en amidon mais ce n'est pas une généralité (Sharkey, 1985). Sur *Faidherbia*, il a été mesuré que seul  $V_{\text{cmax}}$  variait significativement au cours de la journée. Aucune étude sur des espèces ligneuses ne rapporte cette observation à notre connaissance et aucune explication n'a été trouvée à ce jour pour expliquer notre observation.

### **b. Influence du CO<sub>2</sub> et du PAR : courbes A-C<sub>i</sub> et A-PAR**

La plupart des articles se basant sur les données de courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> pour décrire une dynamique journalière ne proposent pas d'analyse de l'allure des courbes au cours de la journée.

Toutefois, Singaas et al. (2000) montrent que les plantes présentent un déclin de la photosynthèse au cours de la journée même lorsque l'intensité lumineuse et la température sont artificiellement maintenues constantes. Au cours de leurs travaux sur des arbres des forêts tempérées, ils ont réalisé des courbes A-PAR à plusieurs heures de la journée et obtiennent la même dynamique journalière que celle observée sur *Faidherbia*. Les courbes atteignent un plafond de photosynthèse à la même intensité de PAR tout au long de la journée mais la valeur de ce plafond varie au cours de la journée. Il augmente progressivement en début de journée puis diminue et atteint des seuils inférieurs à ce qui est mesuré en début de journée.

Küppers et al. (1986) rapportent quant à eux l'évolution journalière de courbes A-C<sub>i</sub> sur des *eucalyptus* et des *acacia* en champs dans les monts Brindabella d'Australie (climat semi-continentale, absence de saison sèche et été doux). Leurs observations correspondent à ce que Singaas et al. (2000) ont observé ultérieurement concernant le déclin de la photosynthèse au cours de la journée. Toutes les courbes A-C<sub>i</sub> présentées par Küppers et al. (1986) dans leurs travaux atteignent des plateaux plus bas au fur et à mesure que la journée avance. Une dynamique différente a été observée sur *Faidherbia*, où le plateau augmente, finit même par disparaître, et où le taux de photosynthèse nette maximal diminue passé la disparition du plateau.

Pour expliquer les différences observées entre Küppers et al. (1986) et nos résultats, une piste peut se trouver du côté des stratégies d'adaptation des plantes en fonction du climat. Pour *Faidherbia*, les principaux éléments limitants dans son environnement sont la température et/ou le VPD car il est en pleine lumière, a accès à l'eau des nappes souterraines et n'a aucune concurrence. Pour les espèces étudiées par Küppers et al. (1986), elles sont en compétition avec d'autres espèces et la lumière est limitante. *Faidherbia* maximise possiblement sa photosynthèse en début de journée pour la diminuer quand les températures montent (via la fermeture des stomates, ce qui explique que C<sub>i</sub> n'augmente pas malgré la forte concentration ambiante lors des courbes A-C<sub>i</sub>, résultant en une

absence de plateau). Les espèces étudiées par Küppers et al. (1986) n'ont pas besoin de se prémunir de fortes chaleurs mais doivent par contre maximiser leur photosynthèse tout au long de la journée et de la saison de végétation pour rester compétitives.

Aucune étude plus récente et détaillant l'évolution des courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub> n'a été trouvée.

## 5.2. Variabilité saisonnière

### a. Surface spécifique des feuilles (SLA)

Dans leur méta-analyse, Poorter et al. (2009) nous apprennent que le SLA (soit l'inverse du LMA ou Leaf Mass Area présenté dans leur étude) des espèces ligneuses décidues augmente rapidement après le débourrement foliaire, reste stable tout au long de la saison de végétation, et chute rapidement au moment de la sénescence des feuilles.

Au cours de ce mémoire, nous n'avons néanmoins observé aucune variation temporelle significative du SLA. Cela ne contredit pas les conclusions de Poorter et al. (2009) puisque les données sur lesquelles se basent notre analyse statistique ne concernent qu'une fenêtre restreinte de la période de feuillaison. D'une part, il manque les données du début et de fin de la saison de végétation, et d'autre part, il y a un biais possible, lié au choix des feuilles utilisées pour faire les courbes A-PAR et A-C<sub>i</sub>. Les feuilles présentant des signes évidents de sénescence (chlorose ou décoloration) ne sont pas choisies, seules les feuilles saines sont utilisées. Ce sont ces mêmes feuilles qui sont utilisées pour estimer le SLA ensuite. Aucune feuille sénescence n'est donc mesurée, ce qui pourrait expliquer l'absence de variation dans le SLA.

Les valeurs moyennes de SLA d'un arbre adulte, de la variété locale, et sur l'ensemble de la saison, sont de  $14,93 \pm 2,51 \text{ m}^2 \text{ kg}_{\text{feuille}}^{-1}$  (N = 105) Ceci est cohérent avec les valeurs que Roupsard (1997) et Diémé et al. (2019) ont obtenus (14 à 15  $\text{m}^2 \text{ kg}_{\text{feuille}}^{-1}$ ) sur des plantules de *Faidherbia* de provenances diverses, ce qui suggère que le SLA pourrait être un caractère assez bien conservé au cours de la vie d'un arbre et entre provenances.

### b. Paramètres $V_{\text{cmax}}$ , $J_{\text{max}}$ , et TPU – courbes A-C<sub>i</sub>

Nous avons obtenus, en moyenne (standardisé à 25°C),  $V_{\text{cmax}} = 84,1 \pm 50,4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $J_{\text{max}} = 112,7 \pm 52,4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , et TPU =  $6,6 \pm 2,4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  sur l'ensemble des campagnes de mesure.

Avant de considérer les valeurs des paramètres en soi, il convient de se demander pourquoi la campagne 1 est la seule à présenter des valeurs significativement supérieures aux autres pour  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  à 25°C. Outre la possibilité d'un effet date, l'échantillon pour la campagne numéro 1 ( $N_{V_{\text{cmax}}}$

et  $N_{J_{\max}} = 3$ ) est faible par rapport aux autres campagnes ( $N = [9 ; 14]$ ), ce qui induit une diminution de la précision dans l'estimation des paramètres de la photosynthèse. Ce résultat devra donc être confirmé lors de la saison sèche de 2024-2025.

Une variabilité saisonnière significative de  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU a été rapportée à plusieurs reprises dans des écosystèmes tempérés (Wilson et al., 2000; Grassi et al., 2005; Van Goethem et al., 2014; Barnes et al., 2017; Potts et al., 2017) mais pas, à notre connaissance, dans des écosystèmes tropicaux et semi-arides. Wang et al. (2022) affirment qu'il existe une variation saisonnière des paramètres de la photosynthèse dans les écosystèmes de types savanes en se basant sur une inversion des modèles de photosynthèse et en utilisant les données de 176 tours à flux à travers le monde. Pour le Sénégal (site de Dahra, plus sec et situé dans le Ferlo au nord de Niakhar), Wang et al. (2022) obtiennent une valeur de  $V_{\text{cmax}} = 74 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en moyenne et standardisée à 25°C, ce qui est relativement proche de la valeur moyenne mesurée au cours de cette saison (rappel :  $V_{\text{cmax}} = 84,1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Il faut toutefois prendre l'estimation de Wang et al. (2022) avec prudence car elle est obtenue sur l'ensemble de l'écosystème, ce qui prend en compte les cultures en saison des pluies également.

En 2010, Domingues et al. ont rapporté des courbes A-C<sub>i</sub> sur une centaine d'arbres répartis entre le Ghana, le Burkina Faso et le Mali. Parmi les 39 espèces étudiées, dix sont présentes au Sénégal (*Acacia dudgeoni*, *Acacia gourmaensis*, *Acacia senegalensis*, *Adansonia digitata*, *Anogeissus leiocarpus*, *Combretum glutinosum*, *Combretum micranthum*, *Daniella oliveri*, *Terminalia avicennoides* et *Terminalia macroptera*). Ils ont rapporté que le  $V_{\text{cmax}}$  et le  $J_{\text{max}}$  à 25°C de ces espèces variaient entre 30,9 à 67,6  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et entre 70,5 à 116,5  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement. Les valeurs estimées sur *Faidherbia* dans le cadre de ce mémoire sont donc, en moyenne, supérieures pour  $V_{\text{cmax}}$  mais dans l'intervalle pour  $J_{\text{max}}$ . TPU n'a pas été documenté par Domingues et al. (2010).

Dans leur étude sur la capacité photosynthétique des écosystèmes sahéliens à Dahra, Sibret et al. (2021) obtiennent des valeurs moyennes, en août durant la saison des pluies, de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  égales à 65,6 et 305,3  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement.

Néanmoins, les valeurs obtenues par Sibret et al. (2021) et Domingues et al. (2010), ont été obtenues au cours de campagnes de mesures ponctuelles, donc non répétées au cours de la saison comme c'est le cas notre étude. Il convient de souligner un déficit de suivis saisonniers des paramètres de photosynthèse, ce qui fait l'une des originalités de notre étude.

Pour confirmer ou infirmer l'effet date, il faudrait donc être en possession de données supplémentaires depuis le début de la feuillaison de *Faidherbia*, c'est-à-dire mi-octobre, et jusqu'en fin de feuillaison, c'est-à-dire juillet.

### c. Paramètre $R_d$ – courbes A-PAR

À température standardisée à 25°C,  $R_d = 0,32 \pm 0,18 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (N = 60).

En 2015, Atkin et al., soulignaient le manque de données concernant  $R_d$ . L'étude de Atkins et al. (2015) se base sur un jeu de données à l'échelle globale, provenant de 100 sites différents et concernant 899 espèces ligneuses et herbacées. Depuis, la situation a peu évolué malheureusement. En outre, nous n'avons trouvé aucune donnée concernant des écosystèmes semi-arides comme le Sahel.

Toutefois, il apparaît que la variation à l'échelle saisonnière de la respiration mitochondriale des feuilles est sujette à des contradictions. Sur une espèce d'eucalyptus dans le Sud-Est de l'Australie, dans une zone présentant de larges amplitudes de température à l'échelle journalière et saisonnière, Atkin et al., 2000 ont mis en évidence la variabilité de  $R_d$ . Cette variation saisonnière a également été observée en milieu tempéré (Catoni et al., 2013; Xu & Griffin, 2006). Cependant, d'autres auteurs annoncent qu'il n'y a pas de variation saisonnière de  $R_d$ . C'est notamment le cas de Li et al. (2018) dans leurs travaux sur un arbuste du sud du désert de Gobi en Chine, ou encore de Mitchell et al. (1999) dans leur étude sur les forêts décidues mixtes de Caroline du Nord aux États-Unis.

En mettant de côté l'effet saisonnier, Sibret (2017) a estimé des valeurs de  $R_d$  grâce à des courbes A- $C_i$  couplées au modèle FvCB. Standardisées à 25°C les valeurs estimées sont de 1,22 , 1,06 et 0,88  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  sur les espèces *Acacia tortilis*, *Acacia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca*. La critique émise précédemment concernant l'absence de répétition des mesures au cours de la saison par Sibret et al. s'applique ici aussi, ainsi que celle concernant le manque de mesure en début de saison sèche pour apprécier l'effet date dans nos propres données.

Les valeurs de  $R_d$  estimées par Sibret (2017) sont toutes supérieures à celles estimées au cours de ce mémoire. Néanmoins, le paramètre  $R_d$  de Sibret a été estimé avec un modèle différent de celui estimé au cours de mémoire. Sibret se base sur des courbes A- $C_i$  et le modèle FvCB tandis que nous nous basons sur le modèle de Marshall et Biscoe (1980) appliqué à des courbes A-PAR. À titre de comparaison, les valeurs de  $R_d$  estimées sur base des courbes A- $C_i$  et du modèle FvCB se rapprochent de celles de Sibret (2017) et valent en moyenne 1,8  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . La moyenne de  $R_d$  estimée par les courbes A-PAR et le modèle de Marshall & Biscoe (1980), 0,32  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , a tout de même été préférée pour des raisons détaillées dans l'article de Stinziano, mesuré directement lorsque PAR = 0  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et non extrapolé comme pour les courbes A- $C_i$ . De plus, elle a permis d'obtenir de meilleurs résultats lors de la calibration du couplage des modèles de Jarvis (1976) et de Farquhar (1980).

#### d. Chlorophylle

Dans les forêts tempérées, la variation saisonnière en chlorophylle suit, en principe, fortement la variation saisonnière du LAI (Leaf Area Index). Elle augmente au moment du débourrement foliaire, se stabilise à un maximum et diminue en fin de saison de végétation au moment de la sénescence des feuilles (Croft et al., 2014).

Dos Santos et al. (2013) ont travaillé sur la différence entre des essences des milieux semi-arides et semi-humides. Ils obtiennent une dynamique variable sur le site semi-aride au cours de la saison de végétation 2006-2007 dans la zone d'Agreste au Brésil (saison des pluies d'avril à août). Au cours de leurs recherches, des mesures de chlorophylle au SPAD502-plus ont été effectuées et ces valeurs sont en moyenne de 40,0 SPAD-Unit soit  $42,7 \mu\text{g cm}^{-2}$ . En 2020, Croft et al. proposent un modèle de prédiction de la teneur en chlorophylle moyenne à l'échelle globale et estiment que, pour la zone sahéenne, cette teneur varie de 45 à  $60 \mu\text{g cm}^{-2}$ . Ces valeurs sont cohérentes avec la moyenne mesurée sur *Faidherbia* sur l'ensemble des mesures ( $51,2 \pm 12,5 \mu\text{g cm}^{-2}$ ).

À nouveau, la dynamique saisonnière complète n'est pas encore car des données pour le début et la fin de la période de feuillaison n'ont pas pu être produites.

### 5.3. Variabilité liée à la température

#### a. $V_{\text{cmax}}$ , $J_{\text{max}}$ , et TPU – courbes A-C<sub>i</sub>

Aucune variabilité liée à la température n'a été observée entre janvier et avril. Cela est contradictoire avec la théorie de Harley et al. (1992) qui décrit la relation exponentielle entre les paramètres de la photosynthèse et la température (Équation 29). En outre, Fan et al. (2011) rapportent que  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$ , sur une plante en C<sub>3</sub> dans les plateaux semi-arides de l'Est de la Chine, suivent en effet une courbe non linéaire exponentielle en fonction de la température. En 2016, Yang et al., démontrent que TPU est également fortement impacté par la température. Dreyer et al. (2001) et Medlyn et al. (2002), rapportent également une allure exponentielle mais notent tout de même que  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  atteignent un maximum suivi d'une baisse pour des températures supérieures à 35°C sur des plantules de sept espèces décidues tempérées.

Bien que Fan et al. (2011) aient travaillé sur des espèces semi-arides, leurs résultats sur l'influence de la température se limitent à 30°C, contrairement à Dreyer et al. (2001) et Medlyn et al. (2002) qui montrent des résultats jusqu'à 40°C.

Dreyer et al. (2001) exposent dans leurs résultats la variabilité croissante de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  avec la température. De 10 à 30°C, les valeurs mesurées apparaissent comme très similaires, contrairement à ce qui est mesuré entre 30 et 40°C. Malheureusement, nous ne disposons pas de données pour

$V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  en dessous de 20°C puisque ces températures ne sont atteintes que la nuit, quand *Faidherbia* ne fait pas de photosynthèse. Il n'est pas possible, à ce jour, de vérifier si la même dynamique est obtenue sur *Faidherbia*.

Rappelons enfin, que l'activité enzymatique de la RuBisCo-activase diminue à partir de 35°C (Eckardt & Portis, 1997). Il est possible que cela soit en lien avec la diminution des paramètres de la photosynthèse observée par Dreyer et al. (2001) et Medlyn et al. (2002).

Réaliser des courbes de réponses à la température permettrait éventuellement d'obtenir plus d'information quant à la réponse à la température.

#### **b. Paramètre $R_d$ – courbes A-PAR**

Outre Harley et al. (1992), plusieurs auteurs ont rapporté l'influence de la température sur le paramètre  $R_d$  en milieux tempérés (Le Roux et al., 1999 ; Turnbull et al., 2001; Dreyer et al., 2001; Warren & Dreyer, 2006 ; Kruse et al., 2017).

À notre connaissance, aucune étude en milieu semi-aride ne quantifie les paramètres  $c$  et  $\Delta H$  de la relation exponentielle (Équation 29) de Harley et al. (1992). Les paramètres de Benacchi et al. (2003) ( $c = 18,72$  et  $\Delta H = 46,39 \text{ kJ mol}^{-1}$ ) sous-estiment  $R_d$  progressivement plus avec l'augmentation des températures. Les paramètres modélisés surestiment  $R_d$  de manière presque constante jusqu'à 40°C. Au-delà le modèle sous-estime légèrement  $R_d$ .

Pourquoi  $R_d$  est-il sensible aux températures alors que les autres paramètres de la photosynthèse non ? Possiblement car les paramètres ne proviennent pas des mêmes modèles.  $R_d$  a été estimé via les courbes A-PAR et non les courbes A- $C_i$ . Ce paramètre était dès lors mesuré directement lorsque  $\text{PAR} = 0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  et non extrapolé comme pour les courbes A- $C_i$ .

### **5.4. Calibration du modèle de photosynthèse en fonction de paramètres climatiques**

Nos résultats de modélisation de la conductance foliaire avec le modèle de Jarvis restent médiocres. Cependant, lorsque ce modèle est couplé avec le modèle de photosynthèse de Farquhar pour obtenir un modèle de photosynthèse sur base de paramètres climatiques, la photosynthèse modélisée correspond relativement bien à la photosynthèse mesurée.

Le couplage du modèle de photosynthèse FvCB (Farquhar) avec le modèle de conductance foliaire de Jarvis (1976) peut être utilisé comme travail préliminaire pour la modélisation de la photosynthèse à l'échelle de la couronne et de la canopée. En se basant sur le modèle de conductance et sur les paramètres de la photosynthèse, Wang & Jarvis (1990), ont proposé un premier modèle (MAESTRO) qui a ensuite été amélioré par Medlyn (1999) pour intégrer les mesures d'échange gazeux à l'échelle de la canopée (MAESTRA). En 2012, Duursma & Medlyn,

ajoutent au modèle les bilans hydriques à l'échelle de la plante et la dynamique hydraulique (MAESPA). Bien que ces modèles soient largement documentés et utilisés couramment, peu de publications utilisent encore les résultats du couplage entre les modèles FvCB (1980) et Jarvis (1976). La plupart des études actuelles couplent selon Ball&Berry (Ball et al., 1987) et plus récemment selon Tuzet (Tuzet et al., 2003). Les trois options sont disponibles dans MAESPA.

À défaut d'avoir des résultats sur le couplage Jarvis-Farquhar, quelques auteurs ont calibré des modèles pour des espèces à écologie comparable à *Faidherbia*. Levy et al., (1997) rapportent, en milieu semi-aride, dans le Sahel nigérien, que les flux de CO<sub>2</sub> modélisés avec MAESTRO à l'échelle de parcelle sont proches des flux mesurés. Ils ont également proposé un modèle prédictif à l'échelle annuelle.

L'étude de Broadhead (2000) est sans doute celle qui se rapproche le plus de notre sujet. Sa recherche concerne l'écophysiologie des arbres indigènes dans les systèmes agroforestiers des zones semi-arides du Kenya. Dans sa thèse, Broadhead détaille ses résultats avec le modèle MAESTRA et obtient des résultats très convaincants de modélisation de la photosynthèse à l'échelle de la couronne.

Récemment, Yang et al. (2020), ont appliqué le modèle MAESPA à une parcelle d'*Eucalyptus tereticornis* en Australie. Cet *Eucalyptus* est capable de pousser en zone semi-aride avec des précipitations annuelles avoisinant les 500 mm an (Bois & forêts des tropiques, 1963). Les prédictions de production primaire brute du modèle MAESPA correspondent aux valeurs obtenues par Eddy-Covariance.

Au vu de la littérature, il apparaît que les modèles se basant sur la conductance et les paramètres de la photosynthèse sont capables d'estimer correctement les flux de photosynthèse à l'échelle de la couronne. Les articles ne détaillent pas si leur modèle de conductance de Jarvis (1976), qui peut être utilisé comme base du modèle MAESTRO, présente le même défaut que pour notre étude. Pour pouvoir comparer les résultats des études susmentionnées à nos résultats, il est dès lors nécessaire de changer d'échelle.

## 6. Conclusion et perspectives

Les dynamiques journalière et saisonnière de la photosynthèse et de la conductance stomatique de *Faidherbia albida* ont été mesurées à l'échelle foliaire sur un arbre en saison sèche, de fin janvier à mi-avril 2024, dans le parc agroforestier de Niakhar au Sénégal. Trois paramètres sont extraits des courbes A-C<sub>i</sub> ( $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU) et un paramètre est extrait des courbes A-PAR ( $R_d$ ). Ils sont associés aux différents états biochimiques limitant la photosynthèse et permettent donc, ensemble, de quantifier le taux de photosynthèse nette au niveau de la feuille durant la période de mesure.

$A_n$  commençait immédiatement après le lever du soleil et atteignait son maximum une à trois heures après environ. Dans des conditions de lumière saturante ( $\text{PAR} \geq 1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) et à concentration de  $\text{CO}_2$  ambiante,  $A_n$  pouvait atteindre des valeurs supérieures à  $10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . En revanche, quand le  $\text{CO}_2$  n'était pas limitant ( $[\text{CO}_2] \geq 1000 \text{ ppm}$ ),  $A_n$  pouvait dépasser  $30 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . La conductance stomatique à l'eau ( $g_s$ ) était plutôt faible, entre 0,02 et 0,2  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , et très sensible au VPD, elle était très bien corrélée linéairement à  $A_n$  ce qui expliquerait une faible activité photosynthétique l'après-midi.  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  à 25°C valaient en moyenne  $84,1 \pm 50,4 \text{ SD}$  et  $112,7 \pm 52,4 \text{ SD} \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement.

À contre-courant de ce qui est généralement rapporté dans la littérature, les quatre paramètres de la photosynthèse ne présentent pas de diminution au cours de la saison sèche entre début février et mi-avril. Les données récoltées fin janvier indiquent cependant qu'il y aurait bien une diminution significative mais le résultat n'est pas significatif pour l'instant et appelle à de nouvelles campagnes fin d'année 2024. Le SLA et la teneur en chlorophylle, deux indicateurs de l'état physiologique de l'arbre, sont également liés à la photosynthèse mais moins directement que  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , TPU et  $R_d$ . Les mesures effectuées sur le SLA et la chlorophylle au cours de la saison ne présentent pas non plus de variation saisonnière, contrairement à ce qui est observé sur d'autres espèces. Nous recommandons donc d'effectuer des mesures supplémentaires intégrant le début (depuis octobre de l'année précédente) et la fin (jusqu'en juillet de l'année en cours) de la saison de végétation de *Faidherbia albida* pour vérifier l'effet date, ce qui n'a pas été possible dans les dates de ce mémoire.

Il a été rapporté par plusieurs auteurs que les paramètres de la photosynthèse sont censés être dépendants de la température. Cependant, selon nos mesures, seul  $R_d$  semble significativement impacté par la température. Une explication réside dans la manière d'obtenir les paramètres.  $R_d$  est obtenu par ajustement de courbes A-PAR tandis que  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  et TPU sont obtenus par ajustement des courbes A-C<sub>i</sub>. L'ajustement avec le package « Plantecophys » (Duursma, 2015) des courbes A-C<sub>i</sub> extrapole  $R_d$  tandis que l'ajustement avec le package « Photosynthesis » des courbes A-PAR (Stinziano, 2023) détermine  $R_d$  directement depuis des mesures en absence de lumière. Des courbes de réponses à la température pourraient donc être effectuées pour vérifier l'effet de la température sur les paramètres de la photosynthèse.

Nous avons obtenues un modèle prédictif de photosynthèse en fonction des paramètres climatiques, en se basant sur le couplage des modèles de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976) et de photosynthèse foliaire FvCB (Farquhar, 1980).

En termes de perspective, il devient possible, grâce à ces nouveaux paramètres de modéliser la photosynthèse de toute la couronne avec MAESPA (Duursma & Medlyn, 2012), et de comparer les résultats à l'échelle de l'arbre avec les mesures de flux de CO<sub>2</sub> obtenues par Eddy-Covariance à l'échelle de la parcelle en saison sèche. En outre, les flux de sève pourraient être intégrés de façon à calculer les flux transpiratoires de l'arbre et la conductance du couvert, et les comparer aux flux d'évapotranspiration réelle mesurés par la tour-à-flux.

## Bibliographie

- Alexandre, D. Y., & Ouedraogo, S. J. (1992). *Variations in Root Morphology of Faidherbia albida in Relation to Soil and Agronomic Effects*. 107-110.
- ANSD. (2011). *Situation économique et sociale régionale*. Ministère de l'économie et des finances, Service Régional de la Statistique et de la Démographie de Fatick.  
[https://www.ansd.sn/sites/default/files/2022-12/SES\\_Fatick\\_2010.pdf](https://www.ansd.sn/sites/default/files/2022-12/SES_Fatick_2010.pdf)
- Atkin, O. K., Bloomfield, K. J., Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Asner, G. P., Bonal, D., Bönisch, G., Bradford, M. G., Cernusak, L. A., Cosio, E. G., Creek, D., Crous, K. Y., Domingues, T. F., Dukes, J. S., Egerton, J. J. G., Evans, J. R., Farquhar, G. D., Fyllas, N. M., Gauthier, P. P. G., ... Zaragoza-Castells, J. (2015). Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 206(2), 614-636.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13253>
- Atkin, O. K., Holly, C., & Ball, M. C. (2000). Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature : The importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. *Plant, Cell & Environment*, 23(1), 15-26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00511.x>
- Baillargeon, N. (2005). *Petit cours d'autodéfense intellectuelle*. Lux Éditeur.  
<https://luxediteur.com/catalogue/petit-cours-dautodefense-intellectuelle/>
- Baldocchi, D. D., & Harley, P. C. (1995). Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell & Environment*, 18(10), 1157-1173. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00626.x>
- Ball, J. T., Woodrow, I. E., & Berry, J. A. (1987). A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis under Different Environmental Conditions. In J. Biggins (Éd.), *Progress in Photosynthesis Research : Volume 4 Proceedings of the VIIth International Congress on Photosynthesis Providence, Rhode Island, USA, August 10–15, 1986* (p. 221-224). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-0519-6\\_48](https://doi.org/10.1007/978-94-017-0519-6_48)
- Barnes, M. L., Breshears, D. D., Law, D. J., Leeuwen, W. J. D. van, Monson, R. K., Fojtik, A. C., Barron-Gafford, G. A., & Moore, D. J. P. (2017). Beyond greenness : Detecting temporal changes in photosynthetic capacity with hyperspectral reflectance data. *PLOS ONE*, 12(12), e0189539. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189539>
- Bauer, G. A., Berntson, G. M., & Bazzaz, F. A. (2001). Regenerating temperate forests under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition : Comparing biochemical and stomatal limitation of photosynthesis. *New Phytologist*, 152(2), 249-266. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00255.x>
- BENSON, A. A., & CALVIN, M. (1950). The Path of Carbon in Photosynthesis : VII. RESPIRATION AND PHOTOSYNTHESIS 1. *Journal of Experimental Botany*, 1(1), 63-68.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/1.1.63>

- Bernacchi, C., Bagley, J., Serbin, S., Ruiz Vera, U., Rosenthal, D., & VanLoocke, A. (2013). Modeling C3 photosynthesis from the chloroplast to the ecosystem. *Plant Cell and Environment*. <https://doi.org/10.1111/pce.12118>
- Bernacchi, C. J., Pimen<sup>TEL</sup>, C., & Long, S. P. (2003). In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 26(9), 1419-1430. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01050.x>
- Birch, H. F. (1964). Mineralisation of plant nitrogen following alternate wet and dry conditions. *Plant and Soil*, 20(1), 43-49. <https://doi.org/10.1007/BF01378096>
- Bonaventura, C., & Myers, J. (1969). Fluorescence and oxygen evolution from *Chlorella pyrenoidosa*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 189(3), 366-383. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(69\)90168-6](https://doi.org/10.1016/0005-2728(69)90168-6)
- Bonnet, P., Grard, P., & Arbonnier, M. (2008). *Les ligneux du Sahel: Vol. 1.0*. Édition Quae.
- Broadhead, J. (2000, juillet 5). *Ecophysiology of indigenous trees in agroforestry systems in the semi-arid tropics* [Thesis (University of Nottingham only)]. University of Nottingham. <https://eprints.nottingham.ac.uk/12072/>
- Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., Jones, C., ... Péan, C. (2023). *IPCC, 2023 : Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]*. IPCC, Geneva, Switzerland. (First). Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Casenave, A., & Valentin, C. (1989). *Les états de surface de la zone sahélienne : Influence sur l'infiltration*.
- Catoni, R., Varone, L., & Gratani, L. (2013). Variations in leaf respiration across different seasons for Mediterranean evergreen species. *Photosynthetica*, 51(2), 295-304. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0026-1>
- Climat Fatick : Pluviométrie et Température moyenne Fatick, diagramme ombrothermique pour Fatick*. (2022). Climate Data. <https://fr.climate-data.org/afrique/senegal/fatick/fatick-2981/#climate-graph>
- Croft, H., Chen, J. M., Wang, R., Mo, G., Luo, S., Luo, X., He, L., Gonsamo, A., Arabian, J., Zhang, Y., Simic-Milas, A., Noland, T. L., He, Y., Homolová, L., Malenovský, Z., Yi, Q., Beringer, J., Amiri, R., Hutley, L., ... Bonal, D. (2020). The global distribution of leaf chlorophyll content. *Remote Sensing of Environment*, 236, 111479. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111479>
- Croft, H., Chen, J. M., & Zhang, Y. (2014). Temporal disparity in leaf chlorophyll content and leaf area index across a growing season in a temperate deciduous forest. *International Journal of*

- Applied Earth Observation and Geoinformation*, 33, 312-320.  
<https://doi.org/10.1016/j.jag.2014.06.005>
- Dark Respiration—An overview* | *ScienceDirect Topics*. (s. d.). Consulté 8 mai 2024, à l'adresse  
<https://www.sciencedirect.com/topics/engineering/dark-respiration>
- Dauzat, J., Franck, N., Rapidel, B., Luquet, D., & Vaast, P. (2006). *Simulation of Ecophysiological Processes on 3D Virtual Stands with the ARCHIMED Simulation Platform* (p. 108).  
<https://doi.org/10.1109/PMA.2006.52>
- De Pury, D. G. G., & Farquhar, G. D. (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell & Environment*, 20(5), 537-557.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x>
- Diagne, A. L. (2000). *Impact d'un déficit pluviométrique sur le fonctionnement hydrique foliaire de Acacia torilis en zone sem-aride (Ferlo-Nord, Sénégal)*. [Ph.D. Thesis]. Université Cheikh Anta Diop.
- Diémé, J. S., Armas, C., Rusch, G. M., & Pugnaire, F. I. (2019). Functional responses of four Sahelian tree species to resource availability. *Flora*, 254, 181-187.  
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.009>
- Diémé, J. S., Diouf, M., Armas, C., Rusch, G. M., & Pugnaire, F. I. (2018). Functional groups of Sahelian trees in a semiarid agroforestry system of Senegal. *Journal of Plant Ecology*, 11(3), 375-384. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw140>
- Diouf, K. (2020). *Evaluation de la transpiration par mesure du flux de sève chez l'espèce agroforestière Faidherbia albida (Del.) A. Chev. Dans un site semi-aride du bassin arachidier au Sénégal*. [Master Thesis]. École nationale supérieure d'agriculture (ENSA), Université de Thiès.
- Dixon, H. H., & Joly, J. (1895). On the Ascent of Sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B*, 186, 563-576. <https://www.jstor.org/stable/91804>
- Domingues, T. F., Meir, P., Feldpausch, T. R., Saiz, G., Veenendaal, E. M., Schrodte, F., Bird, M., Djagbletey, G., Hien, F., Compaore, H., Diallo, A., Grace, J., & Lloyd, J. (2010). Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. *Plant, Cell & Environment*, 33(6), 959-980. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02119.x>
- dos Santos, C. M., Verissimo, V., Wanderley Filho, H. C. de L., Ferreira, V. M., Cavalcante, P. G. da S., Rolim, E. V., & Endres, L. (2013). Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Industrial Crops and Products*, 41, 203-213. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.04.003>
- Dreyer, E., Le Roux, 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(4), 223-232. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.223>

- Dreyfus, B. L., & Dommergues, Y. R. (1981). Nodulation of Acacia Species by Fast- and Slow-Growing Tropical Strains of Rhizobium. *Applied and Environmental Microbiology*, 41(1), 97-99. <https://doi.org/10.1128/aem.41.1.97-99.1981>
- Duursma, R. A. (2015). Plantecophys—An R Package for Analysing and Modelling Leaf Gas Exchange Data. *PLOS ONE*, 10(11), e0143346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143346>
- Duursma, R. A., & Medlyn, B. E. (2012). MAESPA : A model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO<sub>2</sub>] × drought interactions. *Geoscientific Model Development*, 5(4), 919-940. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-919-2012>
- Eckardt, N. A., & Portis, A. R. (1997). *Heat Denaturation Profiles of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) and Rubisco Activase and the Inability of Rubisco Activase to Restore Activity of Heat-Denatured Rubisco*. 113.
- Ehleringer, J. R., & Cerling, T. E. (Éds.). (2002). *C3 and C4 photosynthesis: Vol. Volume 2, The Earth system:biological and ecological dimensions of global environmental change*, pp 186-190.
- Ellis, R. J. (1979). The most abundant protein in the world. *Trends in Biochemical Sciences*, 4(11), 241-244. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(79\)90212-3](https://doi.org/10.1016/0968-0004(79)90212-3)
- Evans, J. R., & Santiago, L. S. (2014). PrometheusWiki Gold Leaf Protocol : Gas exchange using LI-COR 6400. *Functional Plant Biology*, 41(3), 223-226. <https://doi.org/10.1071/FP10900>
- Fan, Y., Zhong, Z., & Zhang, X. (2011). Determination of photosynthetic parameters V<sub>cmax</sub> and J<sub>max</sub> for a C3 plant (spring hullless barley) at two altitudes on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(12), 1481-1487. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.06.004>
- FAO. (s. d.). *Agroforestry parklands in sub-Saharan Africa*. Consulté 26 novembre 2023, à l'adresse <https://www.fao.org/3/X3940E/X3940E11.htm>
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149(1), 78-90. <https://doi.org/10.1007/BF00386231>
- Fiches sur les essences de reboisement : (Caractères sylvicoles et méthodes de plantation) :  
Eucalyptus camaldulensis Dehnhardt et Eucalyptus tereticornis J. E. Smith. (1963). *BOIS & FORETS DES TROPIQUES*, 87, 27-34. <https://doi.org/10.19182/bft1963.87.a18901>
- Fortunel, C., Stahl, C., Coste, S., Ziegler, C., Derroire, G., Levionnois, S., Maréchaux, I., Bonal, D., Hérault, B., Wagner, F. H., Sack, L., Chave, J., Heuret, P., Jansen, S., John, G., Scoffoni, C., Trueba, S., & Bartlett, M. K. (2023). Thresholds for persistent leaf photochemical damage predict plant drought resilience in a tropical rainforest. *New Phytologist*, 239(2), 576-591. <https://doi.org/10.1111/nph.18973>

- Granier, A., Bréda, N., Biron, P., & Villette, S. (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116(2-3), 269-283. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00205-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00205-1)
- Grassi, G., Vicinelli, E., Ponti, F., Cantoni, L., & Magnani, F. (2005). Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern Italy. *Tree Physiology*, 25(3), 349-360. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.3.349>
- Hardy, M. (s. d.). 24.4 *The Calvin Cycle*. Consulté 8 mai 2024, à l'adresse <https://slcc.pressbooks.pub/collegebiology1/chapter/the-calvin-cycle/>
- Harley, P. C., Thomas, R. B., Reynolds, J. F., & Strain, B. R. (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell & Environment*, 15(3), 271-282. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00974.x>
- Jarvis, P. G. (1976). The Interpretation of the Variations in Leaf Water Potential and Stomatal Conductance Found in Canopies in the Field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 273(927), 593-610. <https://www.jstor.org/stable/2417554>
- Kirschbaum, M. U. F., Gross, L. J., & Pearcy, R. W. (1988). Observed and modelled stomatal responses to dynamic light environments in the shade plant *Alocasia macrorrhiza*. *Plant, Cell & Environment*, 11(2), 111-121. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11604898>
- Kirschbaum, M. U. F., Küppers, M., Schneider, H., Giersch, C., & Noe, S. (1997). Modelling photosynthesis in fluctuating light with inclusion of stomatal conductance, biochemical activation and pools of key photosynthetic intermediates. *Planta*, 204(1), 16-26. <https://doi.org/10.1007/s004250050225>
- Kruse, J., Adams, M. A., Kadinov, G., Arab, L., Kreuzwieser, J., Alfarraj, S., Schulze, W., & Rennenberg, H. (2017). Characterization of photosynthetic acclimation in *Phoenix dactylifera* by a modified Arrhenius equation originally developed for leaf respiration. *Trees*, 31(2), 623-644. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1496-0>
- Küppers, M., Wheeler, A. M., Küppers, B. I. L., Kirschbaum, M. U. F., & Farquhar, G. D. (1986). Carbon fixation in eucalypts in the field. *Oecologia*, 70(2), 273-282. <https://doi.org/10.1007/BF00379251>
- Le Roux, X., Grand, S., Dreyer, E., & Daudet, F.-A. (1999). Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology*, 19(8), 481-492. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.8.481>
- Leegood, R. C., Sharkey, T. D., & Caemmerer, S. von. (2000). *Photosynthesis : Physiology and Metabolism*. Springer Science & Business Media. <https://link.springer.com/book/10.1007/0-306-48137-5>
- Levy, P. E., Moncrieff, J. B., Massheder, J. M., Jarvis, P. G., Scott, S. L., & Brouwer, J. (1997). CO<sub>2</sub> fluxes at leaf and canopy scale in millet, fallow and tiger bush vegetation at the HAPEx-

- Sahel southern super-site. *Journal of Hydrology*, 188-189, 612-632.  
[https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(96\)03195-2](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(96)03195-2)
- Li, Z., Li, X., Rubert-Nason, K. F., Yang, Q., Fu, Q., Feng, J., & Shi, S. (2018). Photosynthetic acclimation of an evergreen broadleaved shrub (*Ammopiptanthus mongolicus*) to seasonal climate extremes on the Alxa Plateau, a cold desert ecosystem. *Trees*, 32(2), 603-614.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-018-1659-2>
- Lobo, F. de A., de Barros, M. P., Dalmagro, H. J., Dalmolin, Â. C., Pereira, W. E., de Souza, É. C., Vourlitis, G. L., & Rodríguez Ortíz, C. E. (2013). Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel—A critical look at the models. *Photosynthetica*, 51(3), 445-456. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0045-y>
- Marshall, B., & Biscoe, P. V. (1980). A Model for C 3 Leaves Describing the Dependence of Net Photosynthesis on Irradiance : I. DERIVATION. *Journal of Experimental Botany*, 31(120), 29-39. <https://www.jstor.org/stable/23689820>
- Martinelli, L. A., Piccolo, M. C., Townsend, A. R., Vitousek, P. M., Cuevas, E., McDowell, W., Robertson, G. P., Santos, O. C., & Treseder, K. (1999). Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil : Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, 46(1), 45-65.  
<https://doi.org/10.1023/A:1006100128782>
- Maslin, B. R., Miller, J. T., & Seigler, D. S. (2003). Overview of the generic status of *Acacia* (Leguminosae : Mimosoideae). *Australian Systematic Botany*, 16(1), 1-18.  
<https://doi.org/10.1071/sb02008>
- Matthews, J. S. A., Viallet-Chabrand, S., & Lawson, T. (2018). Acclimation to Fluctuating Light Impacts the Rapidity of Response and Diurnal Rhythm of Stomatal Conductance. *Plant Physiology*, 176(3), 1939-1951. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01809>
- Medlyn, B. (2004). A MAESTRO retrospective. In M. Mencuccini, J. Grace, J. Moncrieff, & K. G. McNaughton (Éds.), *Forests at the land-atmosphere interface* (1<sup>re</sup> éd., p. 105-121). CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851996776.0105>
- Medlyn, B. E., Dreyer, E., Ellsworth, D., Forstreuter, M., Harley, P. C., Kirschbaum, M. U. F., Le Roux, X., Montpied, P., Strassmeyer, J., Walcroft, A., Wang, K., & Loustau, D. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment*, 25(9), 1167-1179.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x>
- Merilo, E., Tulva, I., Räm, O., Kükit, A., Sellin, A., & Kull, O. (2009). Changes in needle nitrogen partitioning and photosynthesis during 80 years of tree ontogeny in *Picea abies*. *Trees*, 23(5), 951-958. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0337-9>
- Mitchell, K. A., Bolstad, P. V., & Vose, J. M. (1999). Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. *Tree Physiology*, 19(13), 861-870. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.13.861>

- Monteith, J. L. (1965). Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 19, 205-234. <https://repository.rothamsted.ac.uk/item/8v5v7/evaporation-and-environment>
- Moussa, M., Mahamane, L., Gebrekirstos, A., & Abasse, T. (2020). Wood Anatomy and Response to Climate Variability of *Faidherbia albida* and *Prosopis africana* Using Dendrochronology in the Sahelian Agroforestry Parklands. In *Agroforestry for Degraded Landscapes* (p. 371-388). Springer, Singapore. [https://doi.org/10.1007/978-981-15-6807-7\\_13](https://doi.org/10.1007/978-981-15-6807-7_13)
- Murata, N. (1969). Control of excitation transfer in photosynthesis I. Light-induced change of chlorophyll *a* fluorescence in *Porphyridium cruentum*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 172(2), 242-251. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(69\)90067-X](https://doi.org/10.1016/0005-2728(69)90067-X)
- Nayak, B. K., & Hazra, A. (2011). How to choose the right statistical test? *Indian Journal of Ophthalmology*, 59(2), 85-86. <https://doi.org/10.4103/0301-4738.77005>
- Objectifs de développement durable*. (s. d.). Nations unies - objectifs du développement durable. Consulté 6 juin 2024, à l'adresse <https://www.un.org/sustainabledevelopment/fr/objectifs-de-developpement-durable/>
- Ollinger, S. V., & Smith, M.-L. (2005). Net Primary Production and Canopy Nitrogen in a Temperate Forest Landscape : An Analysis Using Imaging Spectroscopy, Modeling and Field Data. *Ecosystems*, 8(7), 760-778. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0079-5>
- Parab, S., & Bhalerao, S. (2010). Choosing statistical test. *International Journal of Ayurveda Research*, 1(3), 187-191. <https://doi.org/10.4103/0974-7788.72494>
- Pearce, D. W., Millard, S., Bray, D. F., & Rood, S. B. (2006). Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*, 26(2), 211-218. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.2.211>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA) : A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Potts, D. L., Minor, R. L., Braun, Z., & Barron-Gafford, G. A. (2017). Photosynthetic phenological variation may promote coexistence among co-dominant tree species in a Madrean sky island mixed conifer forest. *Tree Physiology*, 37(9), 1229-1238. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx076>
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., & Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations : Evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12(6), 948-958. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x>
- Roupsard, O. (1997). *Écologie et Diversité Génétique de Faidherbia albida (Del.) A. Chev. (Syn. Acacia albida Del.), un Arbre à Usages Multiples d'Afrique Semi-Aride. Fonctionnement hydrique et efficacité d'utilisation de l'eau d'arbres adultes en parc agroforestier et de juvéniles en conditions semi-contrôlées* [Ph.D. Thesis]. Université H. Poincaré de Nancy I.

- Roupsard, O. (2020). *More C uptake during the dry season ? The case of a semi-arid agro-silvo-pastoral ecosystem dominated by Faidherbia albida, a tree with reverse phenology (Senegam)*. EGU, Land use and climate effects on carbon, greenhouse gas and water dynamic in Africa, Vienne, Autriche.
- Roupsard, O., Ferhi, A., Granier, A., Pallo, F., Depommier, D., Mallet, B., Joly, H. I., & Dreyer, E. (1999). Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. In an agroforestry parkland of Sudanese west Africa. *Functional Ecology*, 13(4), 460-472. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00345.x>
- Sharkey, T. D. (1985). Photosynthesis in intact leaves of C3 plants : Physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review*, 51(1), 53-105. <https://doi.org/10.1007/BF02861058>
- Sharkey, T. D. (2016). What gas exchange data can tell us about photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 39(6), 1161-1163. <https://doi.org/10.1111/pce.12641>
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D., & Singaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1035-1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x>
- Sholtis, J. D., Gunderson, C. A., Norby, R. J., & Tissue, D. T. (2004). Persistent stimulation of photosynthesis by elevated CO<sub>2</sub> in a sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) forest stand. *New Phytologist*, 162(2), 343-354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01028.x>
- Sibret, T. (2017). *The Sahelian drylands under pressure : Studying the impact of environmental factors on vegetation in Dahra, Senegal* [Master Thesis, UGent]. [https://libstore.ugent.be/fulltxt/RUG01/002/482/119/RUG01-002482119\\_2018\\_0001\\_AC.pdf](https://libstore.ugent.be/fulltxt/RUG01/002/482/119/RUG01-002482119_2018_0001_AC.pdf)
- Sibret, T., Verbruggen, W., Peaucelle, M., Verryckt, L. T., Bauters, M., Combe, M., Boeckx, P., & Verbeeck, H. (2021). High photosynthetic capacity of Sahelian C3 and C4 plants. *Photosynthesis Research*, 147(2), 161-175. <https://doi.org/10.1007/s11120-020-00801-3>
- Singaas, E. L., Ort, D. R., & DeLUCIA, E. H. (2000). Diurnal regulation of photosynthesis in understory saplings. *The New Phytologist*, 145(1), 39-49. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00556.x>
- Sinoquet, H., Le Roux, X., Adam, B., Ameglio, T., & 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 & Environment*, 24(4), 395-406. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00694.x>
- Site Complémentaire de Niakhar—Sénégal*. (2022). AMMA-CATCH. <http://www.amma-catch.org/Site-Complementaire-de-Niakhar-Senegal>
- Sokhna Sarr, M., Diouf, K., Roupsard, O., Rocheteau, A., Orange, D., Jourdan, C., Diehdiou, I., Seghieri, J., & C. Do, F. (2023). Estimation of seasonal water use of *Faidherbia albida* (Delile) A.Chev. In a Sahelian agroforestry parkland. *BASE*. <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=20512>

- Stinziano, J., Roback, C., Gamble, D., Murphy, B., & Hudson, P. (2023). *Photosynthesis : Tools for plant ecophysiology & modeling*. C. <https://CRAN.R-project.org/package=photosynthesis>.
- Stirbet, A., Lazar, D., Guo, Y., & Govindjee, G. (2020). Photosynthesis : Basics, history and modelling. *Annals of Botany*, 126(4), 511-537. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz171>
- Swinbank, W. C. (1951). THE MEASUREMENT OF VERTICAL TRANSFER OF HEAT AND WATER VAPOR BY EDDIES IN THE LOWER ATMOSPHERE. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 8(3), 135-145. [https://doi.org/10.1175/1520-0469\(1951\)008<0135:TMOVTO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0469(1951)008<0135:TMOVTO>2.0.CO;2)
- Tucci, M., Bombelli, Howe, Vignolini, Bocchi, S., & Schievano. (2019). A Storable Mediatorless Electrochemical Biosensor for Herbicide Detection. *Microorganisms*, 7, 630. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7120630>
- Turnbull, M. H., Whitehead, D., Tissue, D. T., Schuster, W. S. F., Brown, K. J., & Griffin, K. L. (2001). Responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics in three deciduous tree species vary with site water availability†. *Tree Physiology*, 21(9), 571-578. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.9.571>
- Tuzet, A., Perrier, A., & Leuning, R. (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, 26(7), 1097-1116. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x>
- Universalis, E. (s. d.). *SAHEL*. Encyclopædia Universalis. Consulté 26 novembre 2023, à l'adresse <https://www.universalis.fr/encyclopedie/sahel/>
- Van Goethem, D., Potters, G., De Smedt, S., Gu, L., & Samson, R. (2014). Seasonal, diurnal and vertical variation in photosynthetic parameters in *Phyllostachys humilis* bamboo plants. *Photosynthesis Research*, 120(3), 331-346. <https://doi.org/10.1007/s11120-014-9992-9>
- Vandenbelt, R. J. (1991). Rooting systems of western and southern African *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (Syn. *Acacia albida* Del.)—A comparative analysis with biogeographic implications. *Agroforestry Systems*, 14(3), 233-244. <https://doi.org/10.1007/BF00115738>
- Vezy, R., le Maire, G., Christina, M., Georgiou, S., Imbach, P., Hidalgo, H. G., Alfaro, E. J., Blitz-Frayret, C., Charbonnier, F., Lehner, P., Loustau, D., & Roupsard, O. (2020). DynACof : A process-based model to study growth, yield and ecosystem services of coffee agroforestry systems. *Environmental Modelling & Software*, 124, 104609. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2019.104609>
- Violet-Chabrand, S., Dreyer, E., & Brendel, O. (2013). Performance of a new dynamic model for predicting diurnal time courses of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell & Environment*, 36(8), 1529-1546. <https://doi.org/10.1111/pce.12086>
- Villiers, A. (1963). *La conservation de la nature et de ses ressources dans la zone soudano-sahélienne de l'Afrique*. Publication UICN Nouvelle série. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/NS-SP-002-Fr.pdf>
- Wang, X., Chen, J. M., Ju, W., & Zhang, Y. (2022). Seasonal Variations in Leaf Maximum Photosynthetic Capacity and Its Dependence on Climate Factors Across Global FLUXNET

- Sites. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 127(5), e2021JG006709.  
<https://doi.org/10.1029/2021JG006709>
- Wang, Y. P., & Jarvis, P. G. (1990). Description and validation of an array model—MAESTRO. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51(3), 257-280. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(90\)90112-J](https://doi.org/10.1016/0168-1923(90)90112-J)
- Wang, Y. P., & Jarvis, P. G. (1993). Influence of Shoot Structure on the Photosynthesis of Sitka Spruce (*Picea sitchensis*). *Functional Ecology*, 7(4), 433-451.  
<https://doi.org/10.2307/2390031>
- Warren, C., & Dreyer, E. (2006). Temperature response of photosynthesis and internal conductance to CO<sub>2</sub> : Results from two independent approaches. *Journal of Experimental Botany*, 57(12), 3057-3067. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl067>
- Wickens, G. E. (1969). A Study of *Acacia albida* Del. (Mimosoideae). *Kew Bulletin*, 23(2), 181.  
<https://doi.org/10.2307/4108947>
- Wilson, K. B., Baldocchi, D. D., & Hanson, P. J. (2000). Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology*, 20(9), 565-578. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.9.565>
- Wood. (1992). *The Botany and Distribution of Faidherbia albida*.  
[https://oar.icrisat.org/991/1/RA\\_00220.pdf#page=19](https://oar.icrisat.org/991/1/RA_00220.pdf#page=19)
- Xu, C.-Y., & Griffin, K. L. (2006). Seasonal variation in the temperature response of leaf respiration in *Quercus rubra* : Foliage respiration and leaf properties. *Functional Ecology*, 20(5), 778-789. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01161.x>
- Yang, J., Medlyn, B. E., De Kauwe, M. G., Duursma, R. A., Jiang, M., Kumarathunge, D., Crous, K. Y., Gimeno, T. E., Wujeska-Klaue, A., & Ellsworth, D. S. (2020). Low sensitivity of gross primary production to elevated CO<sub>2</sub> in a mature eucalypt woodland. *Biogeosciences*, 17(2), 265-279. <https://doi.org/10.5194/bg-17-265-2020>
- Yang, J. T., Preiser, A. L., Li, Z., Weise, S. E., & Sharkey, T. D. (2016). Triose phosphate use limitation of photosynthesis : Short-term and long-term effects. *Planta*, 243(3), 687-698.  
<https://doi.org/10.1007/s00425-015-2436-8>

## Annexe

### Annexe 1

#### Erreur sur la surface et sur le SLA

Deux types d'incertitudes interviennent dans l'estimation de la surface des folioles de *Faidhebria* et de son SLA ;

1. L'incertitude lors de la mesure de la longueur et de la largeur des foliolules

Grâce au zoom de 300 % effectué sur les scans des folioles, les mesures peuvent être précises à deux pixels près. La résolution de l'image assure qu'un pixel mesure  $8,4.10^{-5}$  mètres, deux pixels valent donc  $16,8.10^{-5}$  mètres.

Ici, le biais de mesure est lié à l'utilisateur même. Son acuité visuelle, son éloignement par rapport à l'écran ou encore sa perception des contrastes sont autant de facteurs pouvant biaiser la mesure. L'incertitude-type, liée à la nature graduée de l'outil de mesure, est déterminée comme étant l'écart-type des valeurs réparties uniformément entre deux graduations. Dans ce cas-ci, entre quatre pixels. Arbitrairement, il est décidé d'assurer un intervalle de confiance de 95 %. C'est ce qui s'appelle l'incertitude élargie. Cela donne :

$$\begin{aligned} \delta_{type} &= \frac{\text{graduation}}{\sqrt{12}} = \frac{16,8.10^{-5}}{\sqrt{12}} \\ \text{or } \delta_{\text{élargie}} &= 2 \delta_{type} \\ \text{donc } \delta_{\text{élargie}} &= \frac{16,8.10^{-5}}{\sqrt{3}} \approx 9,7.10^{-5} \text{ m} \end{aligned}$$

2. L'incertitude liée à l'affichage numérique

ImageJ affiche des valeurs précises à  $10^{-6}$  mètres, l'incertitude est liée à l'arrondi effectué par le logiciel et celle-ci vaut  $0,5.10^{-6}$  mètres pour la mesure de surface.

Pour la masse, la balance utilisée est précise au milligramme près, ce qui signifie que l'incertitude vaut 0,5 mg.

Les différentes sources d'erreur étant identifiées et quantifiées, il convient de calculer ensuite la valeur de la propagation des erreurs.

Pour la surface, il y a d'abord une additivité des incertitudes sur l'affichage numérique de ImageJ et sur la mesure due aux pixels. L'incertitude de la longueur est égale à l'incertitude de la largeur des foliolules.

$$\delta_{longueur} = \delta_{largeur} = 9,7.10^{-5} + 0,5.10^{-6} = 9,75.10^{-5} \text{ m}$$

La formule théorique de la propagation de l'erreur est la suivante :

$$\Delta z = \sqrt{\left(\frac{\partial z}{\partial x} \cdot \delta x\right)^2 + \left(\frac{\partial z}{\partial y} \cdot \delta y\right)^2}$$

Si  $x = \text{longueur}, y = \text{largeur}, z = \text{surface},$

que  $z = f(x,y) = x \cdot y$

et que  $\Delta z = \text{erreur sur la surface}$

La formule théorique devient donc :

$$\Delta z_{\text{surface}} = \sqrt{(y \cdot \delta_{\text{longueur}})^2 + (x \cdot \delta_{\text{largeur}})^2}$$

Attention qu'ici  $\delta_{\text{largeur}} = \delta_{\text{longueur}}$  sont exprimés en centimètre et non en mètre car la surface des folioles est exprimée en centimètre carré.  $\delta_{\text{largeur}}$  et  $\delta_{\text{longueur}}$  valent donc  $9,75 \cdot 10^{-3}$  cm. L'erreur sur la surface,  $\Delta z_{\text{surface}}$ , se calcule pour chaque foliolule et s'additionne pour donner l'erreur totale de mesure de la surface de la foliole. En moyenne, l'erreur de surface sur les folioles vaut  $0,14 \pm 0,02$  cm<sup>2</sup>.

Pour le SLA, la formule théorique de propagation de l'erreur est la même que pour la surface.

Si  $x = \text{surface}, y = \text{masse}, z = \text{SLA},$

que  $z = f(x,y) = \frac{x}{y}$

et que  $\Delta z = \text{erreur sur le SLA}$

La formule théorique devient donc :

$$\Delta z_{\text{SLA}} = \sqrt{(y \cdot \delta_{\text{surface}})^2 + (x \cdot \delta_{\text{masse}})^2}$$

Cette fois-ci  $\delta_{\text{masse}}$  est exprimé en gramme et vaut donc  $5 \cdot 10^{-4}$  kg et  $\delta_{\text{surface}}$  vaut le  $\Delta z_{\text{surface}}$  calculé précédemment (en cm<sup>2</sup>). L'erreur sur le SLA,  $\Delta z_{\text{SLA}}$ , se calcule pour chaque foliole et vaut en moyenne  $0,0035 \pm 0,0013$  cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup> donc  $3,5 \cdot 10^{-4} \pm 1,3 \cdot 10^{-4}$  m<sup>2</sup>kg.

En guise de conclusion de ce calcul d'erreur, un extrait issu du livre « Petit cours d'autodéfense intellectuelle » de Normand Baillargeon (2005): «[...] lorsque les données sur lesquelles on travaille sont des approximations, des calculs d'une extrême précision sont ridicules et la précision des résultats est illusoire ». Le calcul d'erreur développé ici part du postulat que les feuilles mesurées sont effectivement rectangulaires vu que c'est avec cette forme que la surface est estimée. Même si l'outil ImageJ permet une précision à deux pixels près, le choix du rectangle comme surface de référence implique déjà un biais de mesure. L'erreur calculée est donc forcément sous-estimée car elle ne prend pas en compte le fait que les foliolules ont les coins arrondis. Toutefois, l'exercice n'est pas vain car le résultat obtenu montre que la majeure partie de l'erreur sur l'estimation de la surface et du SLA n'est pas due aux instruments mais plutôt à l'hypothèse de la forme des feuilles posée au départ.

## Annexe 2

### a. Code pour le package « Plantecophys »

→ Nettoyage des données et visualisation des courbes A-C<sub>i</sub>

```
library(photosynthesis)
library(dplyr)
library(broom)
library(readxl)
library(ggplot2)

# Load the data into a dataframe
DataCi <- read_excel("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Données
Licor/DataMasterThesis.xlsx", sheet = "A-Ci Curves", range = "A1:O5000")
DataCi <- as.data.frame(DataCi)

# Clean the data
# Remove rows with negative values in the column of stomatal conductance to
water
DataCi <- DataCi[!DataCi$Cond < 0, ]

# Remove rows with negative values in the column of intercellular CO2
DataCi <- DataCi[!DataCi$Ci < 0, ]

# Remove rows with values under -5 in the column of photosynthesis rate
DataCi <- DataCi[!DataCi$Photo < -5, ]

# Remove some curves (need to be adjusted after running the complete scripts "A-
Ci cleaning" and "A-Ci Fitting")
DataCi <- subset(DataCi, Curve_number != "A_Ci59" & Curve_number != "A_Ci75")

# Split the data by Curve_number and put them in a list
grouped_data <- split(DataCi, DataCi$Curve_number)

# Plot the graphs
for (i in names(grouped_data)) {
  DataCi <- grouped_data[[i]]

  plot_Ci <- ggplot(mapping = aes(Ci, Photo)) +
    geom_point(data = DataCi) +
    labs(
      x = expression("Ci (" * mu * mol * CO[2] ~ m^{-2} ~ s^{-1} * ")"),
      y = expression(A[n] ~ "(" * mu * mol ~ m^{-2} ~ s^{-1} * ")")
    ) +
    theme_bw() +
    scale_y_continuous(limits = c(-5, 45)) +
    scale_x_continuous(limits = c(0, 1500))

  # Save the plot as .svg
  svg(filename =
paste0("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Rstudio/graphesACimeas/", i , ".svg"))
  print(plot_Ci)
  dev.off()
}
```

→ Ajustement des courbes A-C<sub>i</sub>

```
#it is mandatory to run the script A-Ci cleaning first in order to use this one
library(plantecophys)
library(WriteXLS)

# Create an empty list to store the fits and the parameters
fits <- list()
ParamCi <- list()

# Loop over the data frames in the list
for (i in names(grouped_data)) {
  DataCi <- grouped_data[[i]]
  fit <- fitaci(DataCi, fitTPU = TRUE) # Fit the A-Ci curve

  # Get the coefficients
  coefs <- coef(fit)
  ParamCi[[i]] <- c(coef(fit), RMSE = fit$RMSE)

  # Print the coefficients
  cat("Coefficients for curve", i, "\n")
  print(coefs)

  # Save the fit to the list
  fits[[i]] <- fit

  # Save the plot as an SVG file
  svg(filename = paste0("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Rstudio/FitACi/", i,
".svg"))
  plot(fit)
  dev.off()
}

# Extract the parameters into a dataframe
DataParamCi <- data.frame(Curve_number = character(),
                          Vcmax = double(),
                          Jmax = double(),
                          Rd = double(),
                          TPU = double(),
                          RMSE = double())

for (i in names(ParamCi)) {
  data <- ParamCi[[i]]

  # Create a table with one row that contain the parameters
  row <- data.frame(Curve_number = i,
                    Vcmax = ParamCi[[i]][["Vcmax"]],
                    Jmax = ParamCi[[i]][["Jmax"]],
                    Rd = ParamCi[[i]][["Rd"]],
                    TPU = ParamCi[[i]][["TPU"]],
                    RMSE = ParamCi[[i]][["RMSE"]])

  # Add the row to the table with all the other parameters
  DataParamCi <- rbind(DataParamCi, row)
}
```

## b. Code pour le package « Photosynthesis »

→ Nettoyage et visualisation des courbes A-PAR

```
library(photosynthesis)
library(dplyr)
library(broom)
library(readxl)
library(ggplot2)

# Load the data into a dataframe
DataPAR <- read_excel("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Données
Licor/DataMasterThesis.xlsx", sheet = "A-PAR Curves", range = "A1:O5000")
DataPAR <- as.data.frame(DataPAR)

# Split the data by Curve_number and put them in a list
grouped_data <- split(DataPAR, DataPAR$Curve_number)

# Plot the graphs
for (i in names(grouped_data)) {
  DataPAR <- grouped_data[[i]]

plot_PAR <- ggplot(mapping = aes(PARi, Photo)) +
  geom_point(data = DataPAR) +
  labs(
    x = expression("PAR (" * mu * mol ~ m^{-2} ~ s^{-1} * ")"),
    y = expression(A[n] ~ "(" * mu * mol ~ m^{-2} ~ s^{-1} * ")")
  ) +
  theme_bw() +
  scale_y_continuous(limits = c(-5, 25))

# Save the plot as .svg
save_path <- "/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Rstudio/graphesAPARmeas/"
filename <- paste0(save_path, i, ".svg")
svg(filename = filename)
print(plot_PAR)
dev.off()
}
```

→ Ajustement des courbes A-PAR

```
##it is mandatory to run the script A-PAR cleaning first in order to use this
one
library(photosynthesis)
library(dplyr)
library(broom)
library(readxl)
library(ggplot2)

# After running the cleaning AND the fit scripts, remove problematic curves
DataPAR <- read_excel("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Données
Licor/DataMasterThesis.xlsx", sheet = "A-PAR Curves", range = "A1:O5000")
DataPAR <- as.data.frame(DataPAR)
DataPAR <- subset(DataPAR, Curve_number != "A_PAR08" & Curve_number !=
"A_PAR09")
grouped_data <- split(DataPAR, DataPAR$Curve_number)

# Create a list to save the parameters
ParamPAR <- list()
R2 <- list()
```

```

# Loop through each subset of the data and fit a curve
for (i in names(grouped_data)) {
  DataPAR <- grouped_data[[i]]

  # Fit the curve
  fit_light <- fit_photosynthesis(.data = DataPAR, .photo_fun =
"aq_response", .model = "marshall_biscoe_1980", .method = "ls", .vars = list(.A
= "Photo", .Q = "PARi"))

  # Store the fitted value in the list "Param"
  b <- coef(fit_light)
  ParamPAR[[i]] <- coef(fit_light)

  additional_points <- c(0, 15, 30, 60, 120, 250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500)
  all_points <- sort(unique(c(seq(0, 2500, length.out = 150),
additional_points)))
  df_predict <- data.frame(Qabs = all_points) |>
  mutate(
    A = marshall_biscoe_1980(
      Q_abs = Qabs,
      k_sat = b["k_sat"],
      b["phi_J"],
      b["theta_J"]
    ) - b["Rd"]
  )

  # Calculate the r2 and add it to the list
  R2[[i]] <- sum(resid(fit_light)^2)

  # Change the column name to correspond with the one of your measured dataframe
  colnames(df_predict)[colnames(df_predict) %in% c("Qabs", "A")] <- c("PARi",
"Photo")

  # Plot the predicted and measured values on the same graph
  plot_PAR <- ggplot(mapping = aes(PARi, Photo)) +
  geom_line(data = df_predict) +
  geom_point(data = DataPAR) +
  labs(
    x = expression("PAR (" * mu * mol ~ m^{-2} ~ s^{-1} * ")"),
    y = expression(A[n] ~ "(" * mu * mol ~ m^{-2} ~ s^{-1} * ")")
  ) +
  theme_bw() +
  scale_y_continuous(limits = c(-5, 25))

  # Save the plot as .svg
  svg(filename = paste0("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Rstudio/fitPAR/", i,
".svg"))
  print(plot_PAR)
  dev.off()
}

# Extract the parameters into a dataframe
DataParamPAR <- data.frame(Curve_number = character(),
                           k_sat = double(),
                           phi_J = double(),
                           theta_J = double(),
                           Rd = double(),
                           R2 = double() )

for (i in names(ParamPAR)) {
  data <- ParamPAR[[i]]

```

```

# Create a a single row table wih the computed parameters
row <- data.frame(Curve_number = i,
                  k_sat = ParamPAR[[i]][["k_sat"]],
                  phi_J = ParamPAR[[i]][["phi_J"]],
                  theta_J = ParamPAR[[i]][["theta_J"]],
                  Rd = ParamPAR[[i]][["Rd"]],
                  R2 = R2[[i]])

# Add the row to the table with all the computed data
DataParamPAR <- rbind(DataParamPAR, row)
}

```

→ Ajustement des courbes A-C<sub>i</sub>

```

library(photosynthesis)
library(dplyr)
library(broom)
library(readxl)
library(ggplot2)

# Import dataset
DataCi <- read_excel("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Données
Licor/DataMasterThesis.xlsx", sheet = "A-Ci Curves", range = "A1:O5000")
DataCi <- as.data.frame(DataCi)

# Change temperature to degree Kelvin
DataCi$Tleaf = DataCi$Tleaf + 273.15

# Group the data by curve number and remove the problematic curves if needed
grouped_data <- split(DataCi, DataCi$Curve_number)

# Create lists to import the parameters
ParamCi <- list()
RMSE <- list()

# Loop through each subset of the data and fit a curve
for (i in names(grouped_data)) {
  DataCi <- grouped_data[[i]]

  # Fit the curve
  fit_Ci <- fit_aci_response(DataCi, varnames = list(A_net = "Photo", T_leaf =
"Tleaf", C_i = "Ci", PPFD = "PARi"), fitTPU = TRUE)

  # Store the fitted value in the list "Param"
  ParamCi[[i]] <- fit_Ci[[1]]

  # Calculate the RMSE and add it to the list "RMSE"
  RMSE[[i]] <- sqrt(mean((DataCi$Photo - fit_Ci[["Data"]][["A_model"]])^2))

  #plot the graphe and save it as a .svg file
  plot_Ci <- fit_Ci[[2]]
  svg(filename = paste0("/home/nadeige/Bureau/BIR22/Mémoire/Rstudio/FitCi2/", i,
".svg"))
  print(plot_Ci)
  dev.off()
}

```

```

# Extract the parameters into a dataframe
DataParamCi <- data.frame(Curve_number = character(),
                          Vcmax = double(),
                          Jmax = double(),
                          Rd = double(),
                          TPU = double(),
                          RMSE = double() )

for (i in names(ParamCi)) {
  data <- ParamCi[[i]]

  # Create a a single row table wih the computed parameters
  row <- data.frame(Curve_number = i,
                    Vcmax = ParamCi[[i]][["V_cmax"]],
                    Jmax = ParamCi[[i]][["J_max"]],
                    Rd = ParamCi[[i]][["R_d"]],
                    TPU = ParamCi[[i]][["V_TPU"]],
                    RMSE = RMSE[[i]])

  # Add the row to the table with all the computed data
  DataParamCi <- rbind(DataParamCi, row)
}

```

## Annexe 3

Tableau 12: Paramètres de la photosynthèse (à 25°C) pour les trois modèles; Sh = Sharkey, Du = Duursma, St = Stinziano. Les cases vides de TPU indiquent que le modèle estime que le plateau de photosynthèse n'a pas été atteint à de hautes concentrations en CO<sub>2</sub>. Tous les paramètres sont exprimés en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

	V <sub>cmax</sub>			J <sub>max</sub>			TPU			R <sub>d</sub>			RMSE		
	Sh	Du	St	Sh	Du	St	Sh	Du	St	Sh	Du	St	Sh	Du	St
A_Ci1	224,0	318,9	313,7	175,0	248,2	270,8	10,5	11,0	12,0	0,1	1,9	1,8	45,1	9,0	16,4
A_Ci8	99,0	127,9	108,4	117,0	117,8	104,3	6,7	6,3		2,2	2,7	2,4	12,0	2,8	7,9
A_Ci9	89,0	109,1	76,8	112,0	124,2	111,7	7,8	7,5		3,6	3,5	2,3	10,5	3,1	8,7
A_Ci10	114,0	150,7	172,1	127,0	145,7	152,3	8,2	8,6	7,3	2,4	2,2	2,0	5,5	1,3	12,4
A_Ci11	95,0	111,0	121,8	118,0	135,7	130,8	7,3	8,6		2,2	1,9	0,5	6,4	2,1	10,7
A_Ci12	87,0	72,4	119,8	98,0	106,6	116,2	6,0	6,8		4,1	0,9	1,6	2,8	0,9	8,1
A_Ci13	77,0	30,4	114,6	41,0	115,3	43,8	5,8	2,3		3,3	0,8	0,4	12,4	2,5	2,0
A_Ci14	17,0	13,9	59,1	13,0	55,2	40,0	2,3	1,6		0,6	0,3	0,4	4,4	1,6	1,9
A_Ci20	112,0	112,9	120,2	145,0	161,9	136,1	8,6	9,2		3,9	2,8	1,7	16,7	6,5	10,9
A_Ci21	105,0	114,1	154,3	105,0	131,8	134,5	6,3			3,5	2,7	2,1	1,3	1,9	7,3
A_Ci22	89,0	90,2	164,5	111,0	150,1	166,8	7,5	10,1		1,7	1,0	0,5	4,5	2,1	13,1
A_Ci26	61,0	50,2	169,5	52,0	93,0	101,3	4,2	5,0		2,0	1,0	0,9	8,0	3,0	5,8
A_Ci28	71,0	88,5	80,8	97,0	108,7	100,3	6,8	7,1		1,8	2,2	1,9	2,8	1,8	9,2
A_Ci29	189,0	113,5	171,0	143,0	133,8	139,6	8,2	8,2		6,5	1,9	1,4	11,3	3,1	10,7
A_Ci31	69,0	23,4	141,8	43,0	42,9	65,8	3,5			3,0	0,3	1,3	7,3	3,3	4,2
A_Ci33	78,0	78,6	110,0	108,0	124,0	111,0	6,5	7,4		2,8	2,0	1,0	1,8	1,8	9,3

## Annexe 4

Tableau 13: Résultats des ajustements des courbes de réponse au CO<sub>2</sub>, réalisés avec la méthode de Duursma.  $V_{cmax}$ ,  $J_{uax}$ , TPU à 25°C et en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Campagne	N-°Courbe	$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU	RMSE
1	A_Ci01	318,9	248,2	11,0	9,0
1	A_Ci04	193,5	237,2	12,9	8,5
1	A_Ci06	138,3	239,8		7,4
2	A_Ci08	127,9	117,8	6,3	2,8
2	A_Ci09	109,1	124,2	7,5	3,1
2	A_Ci10	150,7	145,7	8,6	1,3
2	A_Ci11	111,0	135,7	8,6	2,1
2	A_Ci12	72,4	106,6	6,8	0,9
2	A_Ci13	30,4	115,3	2,3	2,5
2	A_Ci14	13,9	55,2	1,6	1,6
2	A_Ci15	14,8	17,6	1,2	0,1
2	A_Ci16	11,9	15,0		0,6
2	A_Ci17	22,6	37,2		2,4
2	A_Ci18	2,9	7,3		0,3
2	A_Ci19	1,0	5,5		0,3
3	A_Ci20	112,9	161,9	9,2	6,5
3	A_Ci21	114,1	131,8		1,9
3	A_Ci22	90,2	150,1	10,1	2,1
3	A_Ci23	96,3	157,6		6,1
3	A_Ci25	108,0	180,7		9,5
3	A_Ci26	50,2	93,0	5,0	3,0
3	A_Ci28	88,5	108,7	7,1	1,8
3	A_Ci29	113,5	133,8	8,2	3,1
3	A_Ci30	106,7	156,2		3,0
3	A_Ci31	23,4	42,9		3,3
3	A_Ci33	78,6	124,0	7,4	1,8
3	A_Ci34	47,5	89,8		3,4
3	A_Ci35	96,6	145,9		4,3
3	A_Ci36	72,0	108,7		8,6
4	A_Ci37	128,4	98,4	5,4	9,5

Campagne	N-°Courbe	V <sub>cmax</sub>	J <sub>max</sub>	TPU	RMSE
4	A_Ci38	133,4	146,1		5,1
4	A_Ci39	104,1	116,8	6,6	4,7
4	A_Ci40	69,0	116,0	7,8	2,7
4	A_Ci41	42,8	72,2		4,1
4	A_Ci43	73,4	77,7	4,7	3,7
4	A_Ci44	101,2	82,8	5,2	1,9
4	A_Ci45	105,5	125,1	7,1	6,1
5	A_Ci49	104,7	95,1	6,2	5,1
5	A_Ci52	88,6	115,6	6,5	5,7
5	A_Ci56	84,6	96,7	6,8	4,7
5	A_Ci57	55,7	92,4	6,9	5,0
5	A_Ci61	63,5	69,2	4,4	2,0
5	A_Ci62	52,9	54,2	3,9	3,0
5	A_Ci63	70,9	91,3	6,9	1,1
5	A_Ci64	70,5	95,8	7,2	3,4
5	A_Ci65	51,0	150,0		6,4
6	A_Ci68	73,6	83,6		2,5
6	A_Ci69	43,9	83,6	6,5	1,7
6	A_Ci70	65,8	150,4		6,6
6	A_Ci71	74,8	168,3	5,6	5,3
6	A_Ci72	85,2	107,3		2,7
6	A_Ci73	85,6	92,8		2,3
6	A_Ci74	134,3	167,3		8,8
6	A_Ci77	73,2	105,9		2,6
6	A_Ci80	76,7	181,9		7,7
7	A_Ci82	75,8	83,1	5,8	2,3

Tableau 14: Résultats des ajustements des courbes de réponse à la lumière, réalisés avec la méthode de Stinziano.  $T$  = température (°C),  $\Theta_j$  = facteur d'utilisation de la lumière (-),  $R_d(T_a)$  = respiration mitochondriale à température ambiante ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

Campagne	N-°Courbe	T	$\Theta_j$	$R_d(T_a)$
1	A_PAR01	33,9	0,00	0,78
1	A_PAR02	34,4	0,02	1,07
1	A_PAR03	37,2	0,00	0,92

Campagne	N-°Courbe	T	$\Theta_j$	R <sub>d</sub> (T <sub>a</sub> )
1	A_PAR04	36,2	0,63	0,85
2	A_PAR05	37,5	0,00	0,71
2	A_PAR06	38,3	0,00	0,67
2	A_PAR07	38,7	0,29	0,65
2	A_PAR10	27,8	0,89	0,04
2	A_PAR11	35,2	0,00	0,20
2	A_PAR12	36,6	0,00	0,07
3	A_PAR13	36,5	0,70	0,73
3	A_PAR14	36,7	0,00	0,49
3	A_PAR15	36,5	0,29	0,41
3	A_PAR16	35,6	0,91	0,34
3	A_PAR18	26,6	0,97	0,03
3	A_PAR19	28,5	0,65	0,44
3	A_PAR20	31,5	0,65	0,45
3	A_PAR21	33,0	0,87	0,38
3	A_PAR25	23,0	0,90	0,14
3	A_PAR26	25,8	0,76	0,08
3	A_PAR27	30,4	0,69	0,81
3	A_PAR28	34,3	0,46	0,80
3	A_PAR29	29,7	0,91	0,24
3	A_PAR31	34,4	0,76	0,47
3	A_PAR32	36,1	0,35	0,78
4	A_PAR34	39,9	0,74	1,17
4	A_PAR35	39,7	0,00	0,33
4	A_PAR36	39,8	0,00	0,47
4	A_PAR37	39,6	0,00	0,24
4	A_PAR40	30,2	0,79	0,78
4	A_PAR41	34,9	0,31	0,41
4	A_PAR42	37,3	0,82	0,46
4	A_PAR44	23,5	0,92	0,01
4	A_PAR45	27,9	0,89	0,47
4	A_PAR46	30,8	0,45	0,78
4	A_PAR47	32,3	0,00	0,58
4	A_PAR48	35,3	0,00	0,69

Campagne	N-°Courbe	T	$\Theta_j$	$R_d (T_a)$
5	A_PAR51	28,4	0,19	0,27
5	A_PAR52	30,3	0,75	0,60
5	A_PAR53	37,5	0,00	0,49
5	A_PAR54	41,2	0,00	0,66
5	A_PAR55	22,8	0,87	0,83
5	A_PAR57	31,9	0,72	0,27
5	A_PAR58	34,2	0,00	0,86
5	A_PAR59	38,4	0,00	1,30
5	A_PAR60	43,5	0,00	1,28
5	A_PAR61	22,6	0,98	0,41
5	A_PAR62	25,6	0,88	0,15
5	A_PAR63	26,5	0,97	0,17
5	A_PAR64	29,2	0,31	0,62
5	A_PAR65	34,3	0,00	0,46
5	A_PAR66	38,5	0,00	0,48
5	A_PAR67	43,1	0,70	1,41
6	A_PAR69	30,0	0,86	0,51
6	A_PAR70	33,3	0,72	0,73
6	A_PAR72	41,3	0,77	1,33
6	A_PAR73	27,1	0,93	0,17
6	A_PAR76	36,8	0,00	0,56
6	A_PAR79	36,0	0,01	0,86
6	A_PAR81	39,5	0,86	1,23

## Annexe 5

Tableau 15: Détail des résultats des tests statistique de l'effet date sur les paramètres  $J_{max}$ ,  $V_{cmax}$  et TPU à 25°C (en  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

Shapiro			Bartlett			Anova			Kruskall-Wallis		
$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU	$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU	$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU	$V_{cmax}$	$J_{max}$	TPU
< 0,05	0,15	0,34	< 0,05	< 0,05	0,14	/	/	0,2	< 0,05	< 0,05	/

# Paramétrisation de la photosynthèse foliaire de *Faidherbia albida* au sein d'un parc agroforestier dans le bassin arachidier du Sénégal

Nadeige Vandewalle

*Faidherbia albida* est une espèce emblématique de l'agroforesterie des zones semi-arides en Afrique, mais son écophysologie reste très peu documentée. Mieux comprendre sa photosynthèse pourrait être crucial pour faire le lien entre sa phénologie inversée, sa dépendance aux aquifères et sa croissance rapide en saison sèche. Très peu de données sur l'activité photosynthétique des ligneux sont disponibles pour les espèces du Sahel en général. Aucune étude ne s'intéresse aux paramètres de la photosynthèse de *Faidherbia*, à notre connaissance. Décrire ces paramètres permettrait de documenter les modèles de photosynthèse basés sur ces processus, aux échelles foliaire, arbre, parcelle, région (avec MAESPA, ORCHIDEE ou APSIM par exemple).

Sur la station de recherche « *Faidherbia*-flux » à Niakhar (bassin arachidier, région de Fatick, Sénégal, pluviométrie annuelle  $\approx 500$  mm, ETo annuelle  $\approx 1400$  mm), un échafaudage a été installé à proximité d'un arbre adulte d'environ 12 m de haut pour accéder aux feuilles de lumière. Des mesures d'assimilation nette de  $\text{CO}_2$  ( $A_n$ ) et de conductance stomatique ( $g_s$ ) y ont été réalisées sur des sessions de trois jours pendant la période feuillée de *Faidherbia* toutes les deux semaines, de fin janvier à mi-avril 2024. Des courbes de réponse au  $\text{CO}_2$  (courbe A-C<sub>i</sub>) et à la lumière (courbe A-PAR) ont été réalisées à l'aide d'un Li-Cor 6400 XT, permettant de contrôler le microclimat autour des feuilles et de mesurer la réponse photosynthétique foliaire.

Les paramètres  $V_{c\max}$  (taux de carboxylation maximum autorisé par la Rubisco),  $J_{\max}$  (taux de transfert d'électron dans le photosystème II) TPU et  $R_d$  du modèle de photosynthèse FvCB (Farquhar – von Caemmerer – Berry, 1980) ont été ajustés à l'aide des packages R « Plantecophys » (Duursma, 2015) et « Photosynthesis » (Stinziano, 2023). La concentration en chlorophylle, la surface et la masse des foliolules ont également été mesurées, et des échantillons de feuilles et de rameaux ont été collectés à chaque session pour analyses ultérieures de teneurs en C et N isotopiques.

L'activité photosynthétique et la conductance stomatique de *Faidherbia* suivaient une courbe en cloche au cours de la journée :  $A_n$  commençait immédiatement après le lever du soleil et atteignait son maximum une à trois heures après environ. Dans des conditions de lumière saturante ( $\text{PAR} \geq 1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) et à concentration de  $\text{CO}_2$  ambiante,  $A_n$  pouvait atteindre des valeurs supérieures à  $10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Si le  $\text{CO}_2$  n'était pas limitant ( $[\text{CO}_2] \geq 1000$  ppm),  $A_n$  pouvait dépasser  $30 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . La conductance stomatique à l'eau ( $g_s$ ) était plutôt faible, entre 0,02 et  $0,2 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , et très sensible au VPD, elle était très bien corrélée linéairement à  $A_n$  ce qui expliquerait une faible activité photosynthétique l'après-midi.  $V_{c\max}$  et  $J_{\max}$  à 25°C valaient en moyenne  $84,1 \pm 50,4$  SD et  $112,7 \pm 52,4$  SD  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivement.

Le modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976), a été calibré en fonction de PAR,  $T_a$ , VPD,  $\Psi_l$ ,  $C_a$  sur l'ensemble des données mesurées avec le Li-Cor 6400 XT. Une fois couplé au modèle de photosynthèse FvCB (1980) en utilisant les paramètres de photosynthèse obtenus ci-dessus, nous avons obtenu un modèle de photosynthèse de bonne qualité.

UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

Faculté des bioingénieurs

Croix du Sud, 2 bte L7.05.01, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique | [www.uclouvain.be/agro](http://www.uclouvain.be/agro)