
Etude des schémas d'allocation du carbone sur une culture de froment conventionnelle à Lonzée

Auteur : Hoang, Le Thien Kim

Promoteur(s) : Longdoz, Bernard; Delhez, Laura

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement, à finalité spécialisée

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/16504>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**ÉTUDE DES SCHÉMAS D'ALLOCATION DU CARBONE SUR
UNE CULTURE DE FROMENT CONVENTIONNELLE A
LONZÉE**

Le Thien Kim Marie Hoang

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU
DIPLÔME DE MASTER BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE
L'ENVIRONNEMENT**

Année académique 2021 - 2022

CO-PROMOTEURS : BERNARD LONGDOZ ET LAURA DELHEZ

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.
Le présent document n'engage que son auteur.

© Any reproduction of this document, by any means whatsoever, may only be made with the authorization of the author and the academic authority of Gembloux Agro-Bio Tech.
This document is the soleresponsibility of its author

**ÉTUDE DES SCHÉMAS D'ALLOCATION DU CARBONE SUR
UNE CULTURE DE FROMENT CONVENTIONNELLE A
LONZÉE**

Le Thien Kim Marie Hoang

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU
DIPLOME DE MASTER BIOINGÉNIEUR EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE
L'ENVIRONNEMENT**

Année académique 2021 - 2022

CO-PROMOTEURS : BERNARD LONGDOZ ET LAURA DELHEZ

Remerciements

Je souhaite remercier mes promoteurs, Bernard LONGDOZ et Laura DELHEZ, pour leur encadrement et leurs conseils avisés. Je remercie en particulier Laura qui m'a accompagné dans mes réflexions et dans les innombrables heures passées à la recherche de racines.

J'adresse également mes remerciements à l'axe *Biosystems Dynamics and Exchanges* pour leur accueil au sein de l'équipe et leur ambiance conviviale.

Enfin, je suis reconnaissante à mes parents, ma sœur et mes ami.es pour leur soutien inconditionnel et leurs encouragements, et sans qui je ne serais parvenue jusqu'ici.

Résumé

Dans le contexte actuel du changement climatique, des événements extrêmes (tels que des sécheresses) plus fréquents sont attendus. Ceux-ci affectent le secteur agricole qui est pourtant sollicité de plus en plus suite à une augmentation de la demande alimentaire allant de pair avec la hausse démographique. Dès lors, étudier la réponse des écosystèmes agricoles à un climat évoluant est essentiel. La modélisation constitue un levier d'action dans la compréhension de ces écosystèmes et leurs interactions avec leurs conditions environnementales. Ce présent travail a pour objectif l'étude de l'impact des facteurs abiotiques sur l'allocation du carbone, qui constitue un processus sur lequel intervient la végétation en réponse à un climat variable. Pour ce faire, le schéma d'allocation du modèle sol-végétation-atmosphère DAISY a été calibré pour une culture de froment d'hiver (*Triticum aestivum* L.) à Lonzée (saison 2018-2019). À cela s'ajoute la mise en place d'une campagne de mesures de biomasse (feuilles, tiges, épis, racines) de la culture de froment d'hiver de cette saison (2021-2022). Différents schémas d'allocation (celui calibré pour la saison 2018-2019, celui intégré par défaut dans le modèle DAISY, celui défini sur base des mesures de biomasse) ont ensuite été implémentés pour la culture en cours afin d'étudier les effets éventuels de la sécheresse survenue durant la phase végétative du froment. La comparaison des prédictions à l'issue des simulations a permis de mettre en exergue une adaptation de l'allocation du carbone en situation déficitaire. En somme, la fraction allouée aux racines est promue au détriment de la biomasse aérienne ; plus particulièrement de la biomasse foliaire.

Abstract

Due to the current issue of climate change, extreme events such as drought are more often expected. These events affect the agricultural sector which is under increasing pressure. The fact is that the population growth causes an increase of demand for food. Therefore, studying agricultural ecosystem responses to climate change is essential. Modelling represents a major tool to understand these ecosystems and their interactions with the environmental conditions. This work studies the impact of abiotic factors on plant carbon allocation, that is a process on which intervene vegetation as response to climate change. The DAISY model (a soil-plant-atmosphere model) calibration was based on a winter wheat production (*Triticum aestivum* L.) at Lonzée between 2018 and 2019. Besides, measurements of biomass (of leaves, stems, ears, roots) of winter wheat production were recorded during this season (2021-2022). Different allocation models (the first calibrated for season 2018-2019, the second included by default in the DAISY model, the last defined by the biomass measurements) were thus implemented in the actual production in order to study the potential effects of drought that occurred during the wheat growth stage. Results from the simulations were then compared and highlighted the fact that carbon allocation adjusts itself. In other words, water deficit leads to an increased assimilation in roots, hence a reduced uptake in the shoot biomass, specifically the foliar biomass.

Table des matières

I	Introduction	1
1	Contexte	1
2	Modèles de culture	3
3	Objectifs	4
II	Matériel et méthodes	5
1	Site expérimental	5
1.1	Flux turbulents et variables météorologiques	5
1.2	Mesures ancillaires	7
1.3	Données FLUXNET	7
2	Expérimentation	8
2.1	Hauteur végétative, biomasse aérienne, indices foliaires	10
2.2	Biomasse racinaire	10
2.3	Teneurs en carbone et en azote	15
3	Modèles	16
3.1	Modèle DAISY	16
3.1.1	Description générale du modèle	16
3.1.2	Description du module carbone-plante intégré dans DAISY	20
3.2	Adaptation du sous-module d'allocation du carbone pour la production	25
3.2.1	Indépendance du sous-module d'allocation du carbone pour la production	25
3.2.2	Calibration des coefficients de partitionnement pour la saison 2018-2019	28
III	Résultats	31
1	Mesures de biomasse racinaire	31
2	Calibration des coefficients de partitionnement du sous-module d'allocation du carbone pour la production	34
2.1	Paramétrage par défaut (DAISY)	34
2.2	Calibration des PLF $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ pour la saison 2018-2019)	35
2.3	Application des PLF $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ ajustés à la saison 2021-2022)	38
IV	Discussion	41
1	Biomasse racinaire	41
2	Calibration du sous-module d'allocation du carbone pour la production	43
3	Etude des effets potentiels de la sécheresse	45

V	Conclusion et perspectives	47
	Bibliographie	48
	Annexes	58
A	PLF	58
A.1	Paramètre $f_{T_1}(T_{air})$	58
A.2	Paramètre $f_{T_2}(T_{air})$	58
A.3	Paramètre $f_P(D_L)$	59
A.4	Paramètre $Root(DS)$	59
A.5	Paramètre $Leaf(DS)$	59
A.6	Paramètre $Stem(DS)$	60
A.7	Paramètre $RSR(DS)$	60
A.8	Stade phénologique : conversion de l'échelle BBCH en DS	61
B	Calibration des taux de développement des phases végétative τ_1 et reproductive τ_2	62
B.1	Saison 2018-2019 ($\tau_1 = 0.050$; $\tau_2 = 0.053$)	62
B.2	Saison 2021-2022 ($\tau_1 = 0.038$; $\tau_2 = 0.044$)	62
C	Détermination du taux de croissance racinaire	63
D	Estimation des taux d'évolution de la hauteur végétative rt_{h1} et rt_{h2}	64
E	Schéma d'allocation du carbone défini à partir des mesures de biomasse	65
E.1	Mesures de biomasses des feuilles W_{leaf} , des tiges W_{Stem} , des épis W_{SOrg} et totales W_{Tot} effectuées par l'équipe ICOS Wallonie, Laura DELHEZ et moi-même (* : données interpolées; ** données extrapolées)	65
E.2	Paramètre $Root(DS)$	66
E.3	Paramètre $Leaf(DS)$	66
E.4	Paramètre $Stem(DS)$	66
F	Ajustements de la biomasse racinaire cumulée en fonction de la profondeur	67
F.1	Prélèvements du 21 mars 2022 (INTER)	67
F.2	Prélèvements du 21 mars 2022 (PLANTE)	68
F.3	Prélèvements du 04 avril 2022 (INTER)	69
F.4	Prélèvements du 04 avril 2022 (PLANTE)	70
F.5	Prélèvements du 25 avril 2022 (INTER)	71
F.6	Prélèvements du 25 avril 2022 (PLANTE)	72
F.7	Prélèvements du 16 mai 2022 (INTER)	73
F.8	Prélèvements du 16 mai 2022 (PLANTE)	74
F.9	Prélèvements du 06 juin 2022 (INTER)	75
F.10	Prélèvements du 06 juin 2022 (PLANTE)	76
F.11	Prélèvements du 27 juin 2022 (INTER)	77
F.12	Prélèvements du 27 juin 2022 (PLANTE)	78

Table des figures

1	Station de mesure ICOS de Lonzée	6
2	Calendrier récapitulatif des mesures opérées par ICOS Wallonie, Laura et/ou moi-même	9
3	Echantillonnage racinaire à la tarière gouge sur l'inter-rang et sur la ligne de semis	11
4	Mesure de la longueur d'une carotte de sol	11
5	Traitements des échantillons de sol après leur prélèvement	13
6	Caractéristiques d'une fonction sigmoïde d'équation $y = \frac{a}{1+e^{-b(x-c)}}$	15
7	Processus en jeu dans le modèle DAISY (en vert, le cycle du carbone ; en orange, le cycle de l'azote ; en bleu, le cycle de l'eau	18
8	Module carbone- plante intégré dans DAISY	20
9	Diagramme présentant les transferts de carbone au sein de la plante	22
10	Allocation mise en place dans le modèle DAISY en fonction du stade phénologique DS	23
11	PLF de la fraction de la biomasse sèche des tiges allouée à la réserve f_{Res}	27
12	Allocation définie par les mesures de la saison 2021-2022 en fonction du stade phénologique DS	29
13	Evolution temporelle de la température moyenne journalière de l'air [C] et des précipitations journalières [$mm.j^{-1}$]	29
14	Evolution temporelle des paramètres a, b, c en fonction du type d'échantillons (INTER, PLANTE ou la moyenne de ceux-ci)	32
15	Evolution temporelle de la biomasse racinaire par horizon [$g.m^{-2}$] pour les échantillons INTER et PLANTE	32
16	Profils de la biomasse racinaire cumulée [$g.m^{-2}$] en fonction de la profondeur [cm] pour les échantillons INTER et PLANTE	33
17	Boîtes à moustaches de la profondeur racinaire [cm] à chaque date de prélèvements racinaires	33
18	Biomasses sèches modélisées et mesurées (en $g.m^{-2}$) des organes de stockage et des feuilles combinées aux tiges en fonction du stade de développement	34
19	Allocation mise en place pour la saison 2018-2019 en fonction du stade phénologique DS	35
20	PLF implémentées lors de la calibration du sous-module d'allocation du carbone pour la saison 2018-2019	36
21	Biomasses sèches modélisées (avec les PLF par défaut de DAISY et celles ajustées) et mesurées (en $g.m^{-2}$) de la partie aérienne, des organes de stockage, des feuilles et des tiges en fonction du stade de développement	37
22	Biomasses sèches modélisées (avec les PLF par défaut de DAISY, celles définies sur base des mesures de biomasse de la saison 2021-2022 et celles ajustées pour la saison 2018-2019) et mesurées (en $g.m^{-2}$) totales, des racines, de la partie aérienne, des organes de stockage, des feuilles, des tiges en fonction du stade de développement	40
23	Calibration de rt_{h2} pour la saison 2018-2019	64
24	Calibration de rt_{h2} pour la saison 2021-2022	64

Liste des tableaux

1	Profondeurs d'installation des capteurs de température et d'humidité du sol en fonction de la période	6
2	Spécification de la tarière employée en fonction de la date de prélèvement et la couche prospectée (1 : $\varnothing = 2.5$ cm ; 2 : $\varnothing = 2.25$ cm)	12
3	Profondeurs auxquelles sont déterminées les biomasses racinaires	14
4	Variables et paramètres en entrée du modèle DAISY	19
5	Coefficients de partitionnement des racines, de la partie aérienne, des feuilles, des tiges et des organes de stockages de l'émergence à la maturité du blé (valeurs par défaut du modèle DAISY)	23
6	Variables requises en entrée du sous-module d'allocation rendu indépendant, ainsi que les processus et les variables justifiant l'intérêt de celles-ci	26
7	Paramètres (nombre de plants au mètre carré, poids de mille grains PMG , taux de développement durant les phases végétative τ_1 et reproductive τ_2) de culture à spécifier en fonction de la saison	26
8	Taux auxquels évolue la hauteur végétative de l'émergence à l'élongation de la tige rt_{h1} et de cette dernière à l'anthèse rt_{h2}	28
9	Biomasses sèches des feuilles, des tiges et des organes de stockage (en $g.m^{-2}$) prédites et observées en fin de saison	34
10	Indices de qualité associés à la calibration de $Root(DS)$ pour la saison 2018-2019 . . .	36
11	Indices de qualité associés à la calibration de $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ pour la saison 2018-2019	36
12	Indices de qualité associés à la saison 2021-2022 en fonction du schéma d'allocation appliqué	39

Liste des abréviations

C	carbone
D_L	photopériode
GAI	indice de surface foliaire verte (<i>Green leaf Area Index</i>)
GPP	production primaire brute (<i>Gross Productivity Primary</i>)
LMA	masse foliaire spécifique (<i>Leaf Mass per Area</i>)
MS	matière sèche
N	azote
PLF	fonction linéaire par morceaux (<i>Piecewise Linear Function</i>)
RSR	ratio entre les racines et la partie aérienne (<i>Root Shoot Ratio</i>)
T_{air}	température de l'air

Première partie

Introduction

1 Contexte

Dans le contexte mondial actuel, une hausse démographique est à constater, allant de pair avec une croissance économique soutenue (Dong et al., 2018). En effet, la population mondiale s'élèvera à 8 milliards d'habitants en 2022 (United Nations, 2022). Selon les prédictions de l'Organisation des Nations-Unies, elle comptera 1.7 milliards d'habitants supplémentaires d'ici 2050. Cette croissance démographique suscite une hausse réelle de la demande alimentaire (Godfray et al., 2010) : la FAO estime qu'il faudra augmenter de 70 % la production alimentaire d'ici 2050 pour répondre aux besoins des 1.7 milliards de personnes supplémentaires dénombrés sur Terre (FAO, s. d.). Cela soulève le questionnement suivant : l'agriculture produira-t-elle en suffisance afin de couvrir les besoins alimentaires et répondre aux enjeux de production induit par cette hausse démographique ?

De nouvelles préoccupations voient également le jour : les surfaces cultivables qui sont non extensibles et les sols ayant atteint des seuils de productivité ne permettent pas de poursuivre le rythme de production suivi jusqu'ici (Valentin, 2021). La part des terres mondiales dédiée à l'agriculture représente près de 40 % des terres de la planète ("FAOSTAT", s. d.). En Belgique, le secteur agricole recouvre presque 30 % du territoire. Plus particulièrement en Wallonie, l'affectation des terres est distribuée de la manière suivante ("Utilisation du sol en Wallonie", s. d.) : la forêt représente 29.3 % du territoire, 28.4 % et 23.2 % sont respectivement occupés par les cultures permanentes et les surfaces enherbées, 11 à 16 % de la superficie des terres sont couverts par des terres artificialisées. Entre 1985 et 2021, la part de terres artificialisées ont toutefois connu une croissance d'environ 15.5 km^2 par an, expansion qui s'est réalisée au détriment des surfaces agricoles (Colsaet et al., 2018 ; Van De Vijver et al., 2020).

Il est dès lors attendu du système productif d'être davantage performant avec des disponibilités en terres toujours réduites (Bernier, 2021) : l'introduction constante de nouvelles variétés de culture en est une preuve. Cette production agricole dépend de facteurs climatiques tels que le rayonnement global, la température, la concentration en CO_2 et la disponibilité en eau (Anwar et al., 2013). En effet, ceux-ci régulent les processus physiologiques de la végétation. À titre d'exemple, peut être mentionnée l'influence de la concentration en CO_2 sur la photosynthèse (Jalota et al., 2018).

Le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) publie régulièrement des rapports d'évaluations scientifiques sur les changements climatiques. Les projections climatiques suivantes ont entre autres été définies (IPPC, 2022) :

- Une augmentation des températures moyennes mondiales entre 1.5 et 4.4 °C selon les différents scénarios envisagés ;
- Des perturbations de la distribution des précipitations.

La compréhension des phénomènes climatiques mondiaux occupe une place prépondérante afin d'anticiper les éventuels effets de ce dérèglement climatique sur la dynamique des écosystèmes ; par exemple, la réponse d'un écosystème à une sécheresse plus fréquente. La compréhension des mécanismes et des paramètres de régulation de la croissance végétale pour les espèces agricoles sous climat actuel et futur est donc un enjeu scientifique majeur.

Les écosystèmes terrestres interagissent avec l'atmosphère modifiant les conditions climatiques. Les interactions se réalisent notamment sous forme d'échanges gazeux. Parmi ceux-ci, les émissions de gaz à effet de serre (CO_2 , CH_4 , N_2O , ...) sont au cœur des préoccupations puisqu'elles contribuent au dérèglement climatique. En effet, les écosystèmes terrestres interagissent avec l'atmosphère. D'une part, ceux-ci relarguent du CO_2 dans l'atmosphère lors des respirations autotrophe et hétérotrophe ; contribuant au réchauffement climatique. D'autre part, la végétation en absorbe lors de la photosynthèse. Ainsi, les écosystèmes peuvent jouer tant un rôle de puits que de source de CO_2 .

Par ailleurs, une stratégie d'atténuation du changement climatique réside dans le stockage de carbone dans le sol. À cette fin, l'objectif 4 pour 1000 a été mis en place. Cette initiative internationale prône une agriculture régénératrice et hautement résiliente, basée sur une gestion des terres et des sols durable (Pellerin et al., 2020). Concrètement, les sols mondiaux contiennent 2 à 3 fois plus de carbone que l'atmosphère ; si ce niveau de carbone stocké dans les 30 à 40 premiers centimètres de sol augmentait de 0.4 % par an, l'accumulation annuelle du CO_2 dans l'atmosphère serait significativement réduite (Kon Kam King et al., 2018). À côté de la problématique liée au carbone, les écosystèmes agricoles peuvent également être des sources plus ou moins importantes de N_2O en fonction des choix réalisés pour les pratiques de fertilisation.

Dès lors, le fonctionnement des écosystèmes terrestres occupe une place essentielle dans la compréhension des phénomènes climatiques mondiaux. L'étude de la dynamique de ces écosystèmes permet d'évaluer la réponse de ceux-ci aux variations climatiques d'une part, et de mettre en exergue les possibilités d'atténuation du changement climatique d'autre part (Rosenzweig & Parry, 1994). Parmi les outils envisagés pour étudier les dynamiques des écosystèmes et les processus en jeu, la modélisation constitue une clé de compréhension appropriée. Cette dernière permet l'élaboration de scénarios visant à évaluer les effets du changement climatique tout en instaurant les moyens d'action pour le limiter (Norby & Luo, 2004). De plus, cet outil permet de tester, par simulations, des itinéraires techniques et des occupations de sol en réduisant la nécessité de passer par des essais sur terrain coûteux en temps et en ressources humaines et financières.

2 Modèles de culture

La modélisation consiste en une représentation simplifiée d'un système par ses composantes et les interactions entre celles-ci. Elle implique la prise en compte de l'environnement et des relations que ce dernier entretient avec les éléments dudit système (Wallach et al., 2018). Il est possible de caractériser un modèle selon son intérêt, l'approche utilisée (statique ou dynamique) ou encore, l'échelle spatio-temporelle appliquée (Jones et al., 2017). Les buts recherchés peuvent en effet être multiples ; par exemple, établir des prédictions pour l'aide à la décision de politiques agricoles ou recourir à des modèles mécanistes pour décrire et comprendre les processus intégrés dans le système.

Les modèles sont, la plupart du temps, employés à des fins spécifiques telles que l'étude de la croissance végétale dans le domaine de l'agriculture. Les premiers modèles de culture ont été développés dans les années 1960 (Jones et al., 2017). Depuis lors, de nombreux modèles ont été développés afin d'étudier l'impact d'un climat variable sur la gestion agricole et réciproquement (Martre et al., 2015). White et al. (2011) recense plus de 40 modèles de culture se différenciant notamment par l'algorithme employé, les hypothèses émises et la description des processus. Parmi ceux-ci, il est possible de citer : APES¹, CROPSYST², DAISY³, DSSAT⁴, FASSET⁵, HERMES⁶, STICS⁷ et WOFOST⁸. Ceux-ci ont été le sujet d'une analyse comparative effectuée par Palosuo et al. (2011) révélant qu'aucun modèle ne se distingue particulièrement et chacun d'entre eux nécessite d'être calibré avant son emploi. Il en ressort des différences d'estimation de la biomasse, du rendement agricole et du développement de la végétation.

Une meilleure compréhension de la nature des interactions entre les composants d'un système agricole permet d'allier production agricole et gestion des impacts sur l'environnement (Wallach et al., 2018). Les modèles simulant la croissance et le développement de culture intègre divers facteurs climatiques, ce qui permet d'étudier les réponses de cet écosystème aux conditions environnementales changeantes (Asseng et al., 2015). Un des mécanismes sur lequel la végétation intervient est l'ajustement du schéma d'allocation du carbone (Franklin et al., 2012 ; Lacoïnte, 2000 ; Xia et al., 2017).

L'allocation correspond au mécanisme de partitionnement des assimilats photosynthétiques (sous forme de carbohydrates) entre les organes de la plante (Marcelis & Heuvelink, 2007). Elle détermine donc le succès de reproduction des plantes selon leur environnement (Eziz et al., 2017). Il ne s'agit pas d'un processus isolé puisqu'il est intrinsèquement lié aux autres processus intervenant dans le cycle du carbone ; à savoir, la translocation d'assimilats, la croissance de la végétation, le stockage dans la tige, la respiration (autotrophe et hétérotrophe) (Canadell et al., 1996a).

1. Donatelli et al. (2010)
2. Stöckle et al. (2003)
3. Abrahamsen et Hansen (2000), Hansen (1990), Hansen et al. (1991) et Hansen et al. (2012)
4. Jones et al. (2003)
5. Berntsen et al. (2003)
6. Kersebaum (2007) et Kersebaum (2015)
7. Brisson et al. (2008) et Brisson et al. (2003)
8. Boogaard et al. (1998)

Différentes approches sont envisageables pour modéliser l'allocation du carbone. Le partitionnement s'effectue généralement en deux étapes. La fraction allouée aux racines est dissociée de celle de la partie aérienne en premier lieu, et cette dernière est répartie entre les organes aériens (feuilles, tiges, organes de stockage) en second lieu (Goudriaan & Van Laar, 1994). Il n'existe pas de schéma d'allocation univoque : seules les approches les plus courantes seront présentées. Une première théorie repose sur une relation allométrique : l'allocation de la biomasse s'effectue proportionnellement à la croissance de la taille des organes (Müller et al., 2000 ; Weiner, 2004). Il est à noter que cette approche est généralement employée pour les forêts plutôt que pour les cultures. Un second schéma d'allocation repose sur le partitionnement conditionné par la disponibilité des ressources. Dans ce scénario, la performance de la plante est optimisée en allouant à la structure qui acquiert la ressource limitante ; par exemple, les racines en cas de stress hydrique édaphique (Eziz et al., 2017). Enfin, l'allocation peut reposer sur une approche empirique pour laquelle sont définis des coefficients de partitionnement en fonction du stade de développement (Goudriaan & Van Laar, 1994). Dans cette configuration, des facteurs prédéterminés régissent l'allocation du carbone assimilé par photosynthèse entre les organes. L'inconvénient de ce dernier schéma est la difficulté de prise en compte de stress environnementaux auxquels pourraient être soumise la végétation (Ceballos-Núñez et al., 2020). En effet, en cas d'environnement changeant, l'allocation des assimilats est susceptible d'être adaptée pour accorder la priorité à un organe en particulier. Or, la répartition étant fixée, les simulations ne pourraient tenir en compte de ces ajustements.

L'évaluation du bilan carbone d'une culture dépend de l'allocation du carbone au sein de la végétation. Une compréhension globale des facteurs interagissant sur le ratio entre les racines et la partie aérienne (RSR, *Root Shoot Ratio*) est essentielle (Mokany et al., 2006). L'estimation de la biomasse racinaire joue donc un rôle crucial dans la compréhension de l'allocation du carbone (Fan et al., 2016). Mueller et al. (2018) reporte qu'une variation de l'environnement induite par les bouleversements climatiques pourrait conduire à une augmentation du flux de carbohydrates vers les racines. Le partitionnement entre les parties aérienne et souterraine demeure une composante à améliorer dans les modèles de culture (Yin & Schapendonk, 2004). Effectivement, la modélisation du système racinaire reste simple au vu du manque de données pour leur calibration à l'échelle de la parcelle et de l'existence de modèles spécifiques à certaines espèces (Pedersen et al., 2010).

L'étude des schémas d'allocation du carbone est également pertinente au vu des événements de sécheresse survenant suite au dérèglement climatique. De nombreuses études témoignent d'un effet marqué de la sécheresse sur les cultures (Eziz et al., 2017 ; Zhou et al., 2020). Celle-ci affecte le RSR, le poids des grains, leur taille et les rendements agricoles. Zhou et al. (2020) appuie par ailleurs sur l'importance de l'architecture racinaire ayant un rôle dans la tolérance au stress de sécheresse du froment.

3 Objectifs

Ce travail de fin d'études s'inscrit dans le cadre de la thèse de doctorat de Laura DELHEZ. Il a pour objectif principal d'analyser l'impact des facteurs abiotiques sur l'allocation du carbone dans les plantes au moyen du modèle de culture DAISY. Pour ce faire, plusieurs objectifs secondaires ont été établis :

- la prise de mesures supplémentaires (biomasse racinaire notamment) ;
- l'isolation du module carbone-plante intégré dans le modèle DAISY ;
- la calibration du sous-module d'allocation du carbone pour la production.

Deuxième partie

Matériel et méthodes

1 Site expérimental

Le site expérimental est l'Observatoire Terrestre de Lonzée (50°33'5.7"N 4°44'46.1"E, altitude : 167 m) qui est constitué d'une parcelle agricole de 11.8 ha. Le sol est mis en culture depuis plus de 80 ans selon les pratiques traditionnelles de la région et principalement basées sur une rotation de quatre ans : betterave (*Beta vulgaris* L.), froment d'hiver (*Triticum aestivum* L.), pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.), froment d'hiver (*Triticum aestivum* L.). Les interventions techniques (fertilisation, travail du sol, récolte, ...) sont également effectuées selon un schéma classique (Buysse et al., 2017). Le climat qui y règne est tempéré maritime : la température et les précipitations moyennes annuelles sont respectivement de 10.2 °C et 742.6 mm. Le sol est qualifié comme étant un limon fin d'après la classification de la FAO, et est caractérisé par une texture limoneuse (limon : 75-81 %, argile : 12-20 %, sable : 6-9 %) (Lognoul et al., 2019).

1.1 Flux turbulents et variables météorologiques

Au centre de la parcelle, est implantée une tour à flux sur laquelle est installé un système de mesures des flux de gaz et d'énergie à l'interface écosystème-atmosphère par la méthode de covariance des turbulences (Eddy Covariance) (Figure 1). Ce système se constitue d'un anémomètre sonique (Solent Research HS-50, Gill Instruments Lymington, UK) couplé à un analyseur de gaz à infrarouge (LI-7200, LI-COR, Lincoln, NE, US). La fréquence d'acquisition de ces capteurs est de 20 Hz. Les variables mesurées sont d'une part, les composantes tridimensionnelles de la vitesse du vent et d'autre part, les concentrations en CO_2 et vapeur d'eau. Ces mesures subissent un post-traitement et une sélection selon les normes du réseau ICOS (*Integrated Carbon Observation System*⁹) et d'après la méthodologie de Aubinet et al. (2000), avant de pouvoir déduire les flux de CO_2 , de vapeur d'eau et chaleur sensible avec un pas de temps d'une demi-heure.

Le site expérimental est en outre équipé d'une station météorologique. Un bilanmètre fournit les mesures de rayonnements (incident et sortant) dans les domaines solaire et de l'infrarouge lointain. Quant aux rayonnements photosynthétiquement actifs (incident, total et diffus), ils sont quantifiés au moyen de cellules photoréceptrices. Parmi les capteurs installés, il est également possible de citer le baromètre, le pluviomètre à balance et le capteur infrarouge de température. Ceux-ci déterminent respectivement la pression atmosphérique, les précipitations et la température de la canopée. Les données de température et d'humidité de l'air sont relevées respectivement par un capteur résistif et un hygromètre. Par ailleurs, des sondes réflectométriques et des thermocouples sont insérés à diverses profondeurs dans le sol afin de mesurer la température et l'humidité du sol (Table 1). Enfin, le flux de chaleur conductif dans le sol est estimé à l'aide d'une plaquette de flux localisée à 5 cm de profondeur. Les détails sur les capteurs (marques, types, changements, ...) sont renseignés dans Buysse et al. (2017) et dans les protocoles ICOS¹⁰.

9. Ce réseau a reçu le label ERIC (*European Research Infrastructure Consortium*).

10. <http://www.icos-etc.eu/icos/documents/instructions>

TABLE 1 – Profondeurs d’installation des capteurs de température et d’humidité du sol en fonction de la période

Période	2014-2017	2018-...
	1	1
	5	5
Profondeurs	15	15
de mesure [cm]	25	25
	45	55
	-	85

Les données météorologiques et pédoclimatiques sont recueillies de façon continue avec des fréquences variables (avec des intervalles allant jusqu’à la minute). Elles sont ensuite moyennées sur une période d’une demi-heure.

Les flux et données météorologiques sont recueillies depuis 2004 bien que la station de Lonzée ne soit labellisée ICOS qu’à partir de 2017.



FIGURE 1 – Station de mesure ICOS de Lonzée

1.2 Mesures ancillaires

Un suivi du développement de la culture est réalisé au travers de campagnes de mesures. D'une part, le nombre de plants par hectare est dénombré en début de saison. D'autre part, la hauteur de la végétation, l'indice de surface foliaire verte (GAI) et la biomasse aérienne sont déterminés à minimum six reprises au cours de la saison de croissance. La biomasse aérienne comprend celle des feuilles, des tiges et des épis au cours de la saison ; la biomasse des grains étant récoltée une fois lors de la récolte. Dans le cas du froment, le stade phénologique est également caractérisé à chaque mesure de biomasse selon l'échelle BBCH. De plus, les teneurs en carbone et en azote des organes ainsi que la masse foliaire spécifique (LMA) sont estimées à raison d'une fois par an.

En 2017, une campagne de mesures de sol a été mise en place. En pratique, 100 carottes ont été prélevées jusqu'à 1 m de profondeur avant d'être fractionnés en fonction de la profondeur (0-15 cm, 5-15 cm, 15-30 cm, 30-60 cm, 60-100 cm). Une part a été envoyée au Laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRAE situé à Arras en France afin d'y évaluer le contenu en carbone, en azote et en matières organiques. Les échantillons restants ont été analysés en 2019 par le CPAR (Centre Provincial de l'Agriculture et de la Ruralité) de la Hulpe en Belgique dans l'intention de caractériser les propriétés édaphiques (texture et pH du sol).

1.3 Données FLUXNET

FLUXNET est un réseau mondial intégrant diverses stations de tours à flux et micrométéorologiques dont celle de Lonzée. Il regroupe une centaine de sites où sont mesurés, en autres, les échanges d'eau, de carbone et d'énergie entre la biosphère et l'atmosphère estimés par la technique d'Eddy Covariance.

Il en résulte un jeu de données (FLUXNET2015¹¹) incluant d'une part, les séries temporelles traitées et gapfillées et, d'autre part, les produits dérivés tels que la production primaire brute, la respiration de l'écosystème, le déficit de pression de vapeur, . . . (Pastorello et al., 2020). En pratique, une procédure standard (Aubinet et al., 2000) a été appliquée aux mesures acquises par les stations et ce, depuis leur installation. Ainsi, les données employées pour faire tourner et valider le sous-modèle utilisé dans ce travail (Section 3.2) sont issues de FLUXNET2015.

11. <https://fluxnet.org/data/fluxnet2015-dataset/>

2 Expérimentation

Les campagnes de mesures ancillaires sont opérées par l'équipe responsable des sites ICOS en Wallonie. Elles commencent au plus tôt en avril. À cette date, le stade phénologique du froment d'hiver est proche du stade BBCH 30, correspondant au début de l'élongation de la tige. Or, il est indispensable de disposer de données couvrant des stades phénologiques antérieures pour calibrer au mieux un modèle de croissance de couvert. Par ailleurs, la biomasse souterraine n'est nullement estimée au cours de la saison. Pour ces raisons, des mesures complémentaires ont été réalisées.

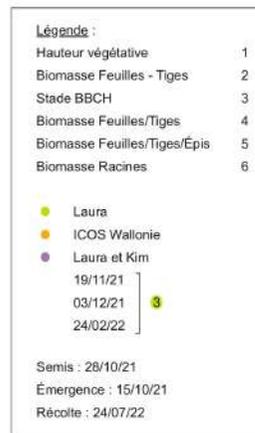
Les manipulations décrites par la suite ont été effectuées en collaboration avec Laura DELHEZ : les protocoles ICOS (Gielen et al., 2018) ont été mis en application pour toutes les variables biométriques mesurées à l'exception de la biomasse racinaire. En ce qui concerne cette dernière, un protocole a été établi sur base de la littérature existante (Frasier et al., 2016 ; Oliveira et al., 2000 ; van Noordwijk et al., 1985).

La Figure 2 résume par date les variables mesurées par l'équipe ICOS Wallonie et/ou par Laura et moi-même.

Mars



Avril



6

Mai



Juin



Juillet



FIGURE 2 – Calendrier récapitulatif des mesures opérées par ICOS Wallonie, Laura et/ou moi-même

2.1 Hauteur végétative, biomasse aérienne, indices foliaires

Trois à cinq prélèvements ont été réalisés par date de campagne de mesure. Lors de chaque prélèvement, un mètre linéaire sur une ligne de semis est identifié. Sur cette portion, cinq à six plants sont sélectionnés aléatoirement. Leur hauteur respective est ensuite mesurée : elle correspond à la distance verticale entre le collet du plant et son sommet dans sa position naturelle.

L'intégralité des plants sur ce transect sont coupés au niveau du collet afin d'en récolter la partie aérienne. Après le nettoyage à l'eau, les organes (tiges et feuilles) sont séparés et pesés. La fraction vivante est dissociée de la fraction morte. Cette dernière comprend toute structure végétale brune ou jaune. Seul un sous-échantillon des feuilles vivantes est scannée pour la détermination du GAI. L'hémi-surface foliaire $A_{foliaire}$ est évaluée par l'intermédiaire du logiciel Digimizer© avant que ne soit calculé le GAI comme suit :

$$GAI = \frac{A_{foliaire}}{A_{sol}} * \frac{P_{éch}}{P_{sous-éch}} \quad (1)$$

avec

- $A_{foliaire}$: hémi-surface foliaire verte scannée [m^2];
- A_{sol} : surface du sol échantillonnée¹²[m^2];
- $P_{éch}$: poids frais des feuilles de l'ensemble de l'échantillon [g];
- $P_{sous-éch}$: poids frais des feuilles scannées [g].

Les différents organes sont par la suite séchés à l'étuve à 65°C jusqu'à atteindre un poids constant. Pour finir, les échantillons sont pesés avec une précision minimale de 0.001 g dans le but d'estimer la biomasse sèche surfacique des organes (W , en $g.m^{-2}$ de sol) :

$$W = \frac{P_{sec}}{A_{sol}} \quad (2)$$

avec

- P_{sec} : poids sec de l'organe (feuilles ou tiges) [g];
- A_{sol} : surface du sol échantillonnée¹² [m^2].

2.2 Biomasse racinaire

Les prélèvements racinaires se réalisent au moyen d'une tarière gouge. Le nombre de répétitions par date de campagne de mesures évolue en fonction du stade de développement racinaire. Cinq à six emplacements sont choisis de manière aléatoire par date. Pour chaque emplacement, deux carottes sont échantillonnées : une sur l'inter-rang, et une sur la ligne de semis au niveau du collet d'un plant (ci-après dénommés respectivement INTER et PLANTE) (Figure 3). Les carottes de sol sont fractionnés en fonction de la profondeur : 0-15 cm, 15-30 cm, 30-45 cm, 45-60 cm, 60-80 cm et 80-100 cm (Figure 4). Tous ces échantillons sont conservés au frais (4°C) pendant cinq jours au plus jusqu'à leur analyse.

Pour des raisons techniques, la profondeur maximale prospectée varie d'une date à une autre, de même que la tarière employée (Table 2).

¹². Cette surface équivaut à 0.13 m² puisque les mesures s'effectuent sur un mètre linéaire et la distance inter-ligne est de 0.13 m.



FIGURE 3 – Echantillonnage racinaire à la tarière gouge sur l'inter-rang et sur la ligne de semis



FIGURE 4 – Mesure de la longueur d'une carotte de sol

TABLE 2 – Spécification de la tarière employée en fonction de la date de prélèvement et la couche prospectée (1 : $\varnothing = 2.5$ cm ; 2 : $\varnothing = 2.25$ cm)

Couches	21/03	04/04	25/04	16/05	06/06
0-15	1	1	1	1	2
15-30	1	1	1	1	2
30-45	1	1	1	1	2
45-60	1	1	1	1	2
60-80	-	-	1	2	-
80-100	-	-	-	2	-

Le poids des racines présentes dans les échantillons est déterminé suite à plusieurs actions :

- le nettoyage des racines qui consiste en la décantation du sol dans une solution saturée en sel (NaCl) durant une heure minimum (Figure 5a). Cela a pour effet de disperser les argiles sous l'effet du sel.
- la récupération des racines vivantes qui s'effectue grâce au passage du mélange en suspension au travers d'une colonne de tamis. Trois tamis superposés (dimensions des mailles : 2 mm, 1 mm, 0.5 mm) retiennent les racines, les débris organiques, ... (Figure 5b). Au besoin, les racines sont rincées à l'eau pour enlever les dernières traces de sol.
- le séchage à l'étuve à 65°C jusqu'à ce que le poids soit constant.
- la mesure du poids sec avec une précision de 10^{-5} g.

La connaissance du poids sec par couche permet de déterminer la biomasse racinaire surfacique par échantillon en le divisant par la surface de prélèvement.



(a) Décantation des échantillons de sol dans une solution saturée en sel



(b) Passage du mélange en suspension au travers d'une colonne de tamis (ordre décroissant : 2 mm, 1 mm, 0.5 mm)

FIGURE 5 – Traitements des échantillons de sol après leur prélèvement

Pour mettre en commun les profils de biomasse racinaire surfacique récoltés sur l'ensemble des carottes et comme les profondeurs des échantillons sont variables, il a été décidé de calculer cette biomasse pour des couches identiques (Table 3). Pour ce faire, l'évolution de la biomasse racinaire surfacique cumulée depuis la surface (exprimée en $g.m^{-2}$) en fonction de la profondeur obtenue grâce aux échantillons a été ajustée pour chaque carotte par une fonction sigmoïde d'équation (Figure 6(a)) :

$$y = \frac{a}{1 + e^{-b(x-c)}} \quad (3)$$

où y est la biomasse surfacique cumulée [$g.m^{-2}$] et x , la profondeur [cm]. Cette fonction comporte trois paramètres à optimiser :

- a représente la valeur à saturation (Figure 6(b)) correspondant ici à la biomasse surfacique racinaire totale ;
- b rend compte de la vitesse à laquelle la saturation est approchée (Figure 6(c)) ;
- c correspond à l'abscisse du point d'inflexion de la fonction ; à ce moment, la valeur à mi-saturation est atteinte soit $\frac{a}{2}$ (Figure 6(d)).

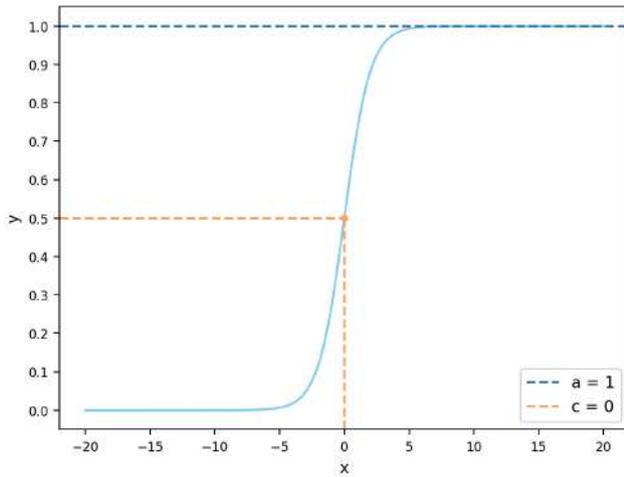
L'ajustement a été réalisée pour chaque carotte. La biomasse surfacique racinaire par couche est dès lors estimée au moyen de la fonction paramétrée. Quant à la biomasse surfacique racinaire totale, elle

est définie par le paramètre a . Ces valeurs associées à un emplacement résulte de la moyenne entre les échantillons INTER et PLANTE. Enfin, les emplacements moyennés donnent lieu aux valeurs associées à la date.

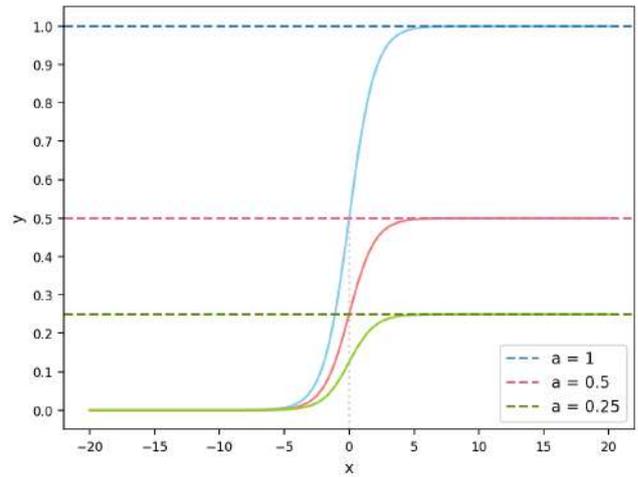
Sur base de la fonction sigmoïde ajustée, la profondeur d'enracinement peut également être caractérisée. En effet, elle peut être considérée comme la profondeur à laquelle l'évolution de la biomasse racinaire cumulée devient négligeable ; autrement dit, lorsque cette biomasse atteint 95 % de la valeur à saturation (soit le paramètre a). Par date de prélèvement, la valeur retenue correspond à la médiane des observations sur l'ensemble des carottes.

TABLE 3 – Profondeurs auxquelles sont déterminées les biomasses racinaires

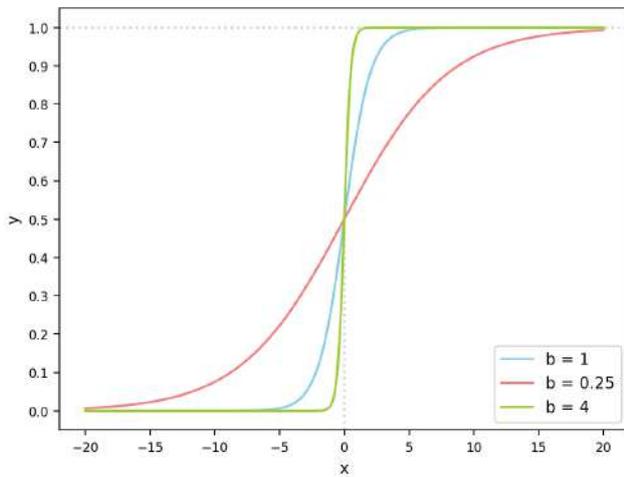
Couches	Profondeurs [cm]
0-15	15
15-30	30
30-45	45
45-60	60
60-80	80
80-100	100



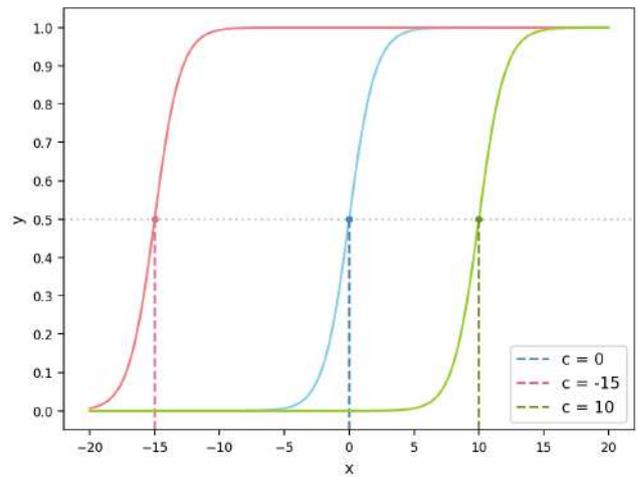
(a) Allure générale ($a = 1, b = 1, c = 0$)



(b) Paramètre a variable ($b = 1, c = 0$)



(c) Paramètre b variable ($a = 1, c = 0$)



(d) Paramètre c variable ($a = 1, b = 1$)

FIGURE 6 – Caractéristiques d'une fonction sigmoïde d'équation $y = \frac{a}{1+e^{-b(x-c)}}$

2.3 Teneurs en carbone et en azote

Les teneurs en carbone et en azote des organes aériens et souterrains sont estimées par les laboratoires d'analyses agricoles¹³ du CPAR de la Hulpe.

13. Ces laboratoires sont accrédités BELAC selon la norme ISO 17025, norme relative à la gestion de la qualité en laboratoire.

3 Modèles

Le sous-module d'allocation du carbone mis en place s'inspire du module carbone-plante de DAISY (open source version 6.24 ; 64 bit). Une brève description de DAISY est présentée ci-après : de plus amples informations sont disponibles auprès de Hansen (1990), Hansen et al. (1991), Hansen et al. (2012) et Abrahamsen et Hansen (2000).

3.1 Modèle DAISY

3.1.1 Description générale du modèle

DAISY¹⁴ est un modèle sol-végétation-atmosphère initialement développé par Hansen (1990). Il s'agit d'un modèle pouvant être défini comme mécaniste, déterministe et dynamique. Orienté vers la compréhension des processus entre les composantes d'un système, il établit des relations de causes à effets entre les variables d'entrée et de sortie en ayant recours à des équations de type différentiel simulant l'évolution temporelle de réservoirs (en opposition aux modèles statiques). DAISY est un modèle unidimensionnel ayant une résolution temporelle horaire ou journalière.

Cet outil décrit la croissance et le développement de cultures en prenant en compte et en simulant leurs interactions avec leurs conditions agro-environnementales (autrement dit, le sol et l'atmosphère) et leur itinéraire agricole. Pour ce faire, sont simulés les cycles et flux d'énergie, d'eau, de carbone et d'azote dans les différentes parties des plantes et dans les couches de sol. En effet, DAISY modélise les contenus des réservoirs des cycles de l'azote, du carbone et de l'eau en plus de la dynamique de la température du sol. Une représentation globale des processus en jeu est illustrée à la Figure 7 :

- **Cycle du carbone** La plante assimile du carbone grâce à la photosynthèse. Une part de celui-ci est restituée vers l'atmosphère lors de la respiration autotrophe (de maintenance et de croissance) alors que le reste est soit alloué aux différents organes, soit mis en réserve en vue d'être remobilisé vers le grain. Les transferts de carbone ayant lieu au sein de la plante sont détaillés à la Section 3.1.2. Suite à leur sénescence, les feuilles et les racines deviennent des résidus (litière) alimentant les réservoirs de C dans la matière organique du sol. Les micro-organismes transforment une partie de ces réservoirs en CO_2 qui retourne dans l'atmosphère (respiration hétérotrophe). Lors de la récolte, de la matière végétale est exportée hors de l'écosystème : cela a pour conséquence l'appauvrissement du système en C et N. À l'inverse, la fertilisation organique, les graines ou tubercules plantées en début de la saison constituent des apports exogènes de ces éléments.
- **Cycle de l'azote** Les formes d'azote assimilables par la plante sont l'ammonium NH_4^+ et les nitrates NO_3^- . Les potentielles sources d'azote du système sont les dépôts atmosphériques d'une part, et les fertilisants (sous forme organique ou minérale) d'autre part. La production de litière alimente le réservoir du sol en azote organique. La minéralisation de la matière organique produit du NH_4^+ pouvant être converti en NO_3^- et N_2O au cours de la nitrification ; ce dernier étant rejeté vers l'atmosphère. La dénitrification consiste en la transformation du NO_3^- en N_2 et N_2O , composés gazeux émis vers l'atmosphère. Sujet à la lixiviation, l'azote minéral (NH_4^+ et NO_3^-) peut être perdu par le système.

14. Les codes sources sont disponibles en libre accès à l'adresse suivante : <https://github.com/perabrahamsen/daisy-model>.

- **Cycle de l'eau** Les précipitations et l'irrigation éventuelle approvisionnent le système en eau. La végétation intercepte une part de l'eau qui s'évapore. Le reste est attribué au réservoir de surface du sol dont les finalités sont l'évaporation, le ruissellement en surface ou l'infiltration c'est-à-dire la percolation de l'eau vers les horizons plus profonds. À tout moment, de l'eau du sol est susceptible d'être puisée par la plante (supposé équivalente à la transpiration). L'évaporation du sol et la transpiration de la végétation constituent l'évapotranspiration qui correspond à une perte en eau pour l'écosystème tout comme le drainage vers la nappe aquifère et le ruissellement en surface cité précédemment.
- **Dynamique de la température du sol** Le sol est discrétisé en plusieurs couches pour chacune desquelles la température (exprimée en °C) est estimée au cours du temps. L'évolution temporelle de la température est déterminée par la résolution numérique de l'équation de flux de chaleur prenant en considération les transferts de chaleur par conduction et en y ajoutant pour la couche de surface, le bilan net radiatif et les échanges de chaleur par convection.

DAISY tient compte de facteurs liés au stress édaphique en eau et au stress en azote pouvant impacter le carbone assimilé par photosynthèse :

- **Stress édaphique en eau** L'évapotranspiration potentielle est une grandeur déterminée à partir du bilan énergétique de l'écosystème, qui correspond à l'évapotranspiration réelle lorsque celui-ci n'est pas soumis à un facteur de stress édaphique en eau. Ce dernier peut donc être calculé au moyen du ratio entre l'évapotranspiration réelle (diminuée dû à ce stress) et la valeur potentielle.
- **Stress en azote** Un déficit en azote s'observe lorsque la concentration en azote au sein de la plante devient inférieure à une valeur seuil. Il est à noter que celle-ci dépend du type de plantes et d'organes ainsi que du stade phénologique (Gyldengren et al., 2020).

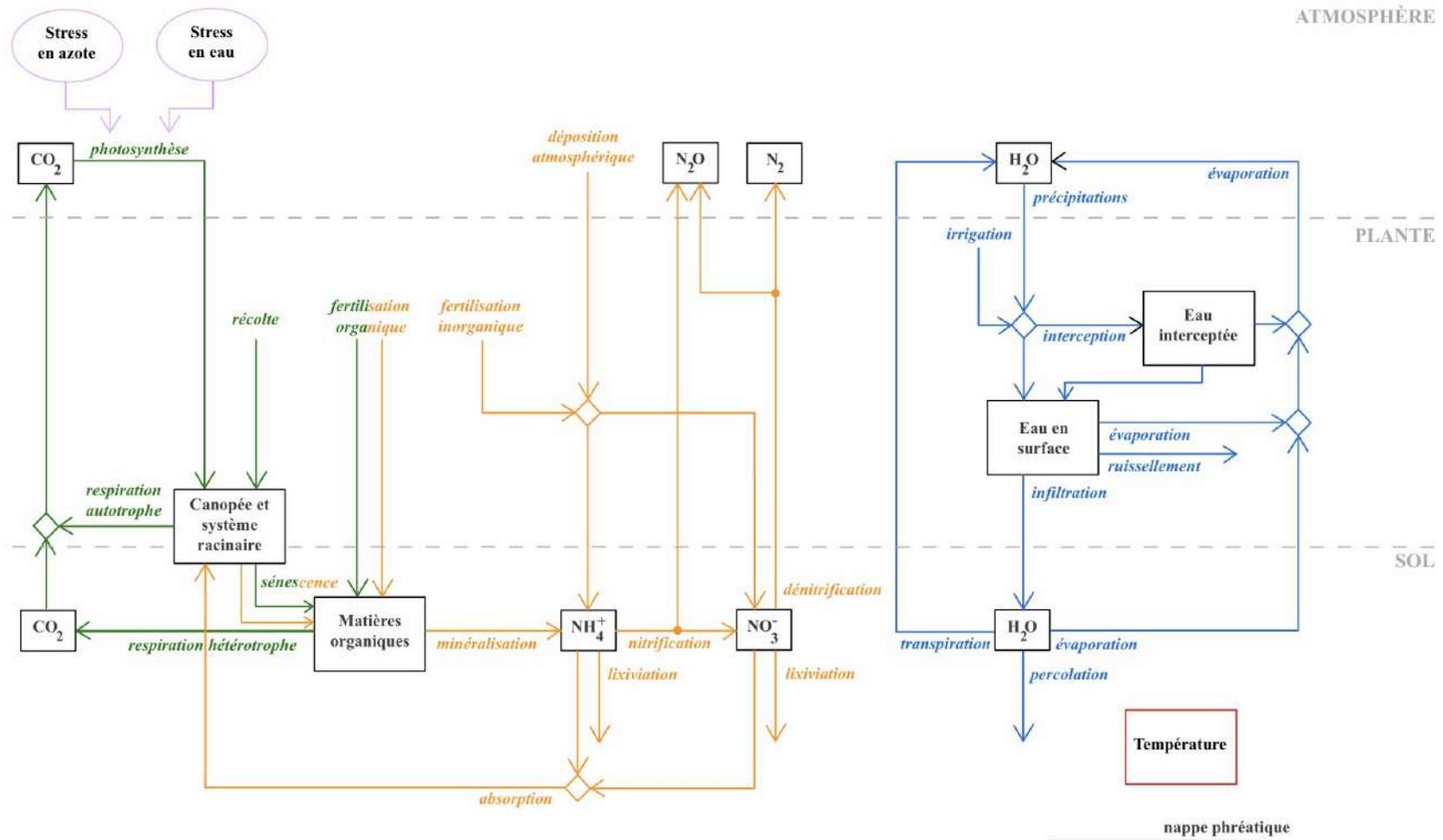


FIGURE 7 – Processus en jeu dans le modèle DAISY (en vert, le cycle du carbone ; en orange, le cycle de l’azote ; en bleu, le cycle de l’eau)

Un certain nombre de variables et de paramètres de base sont requis en entrée du modèle. À la Table 4, y figurent les grandeurs qu'il est nécessaire de spécifier. Des informations supplémentaires (humidité relative de l'air, vitesse du vent, ...) peuvent être renseignées par l'utilisateur afin d'améliorer la performance du modèle sans toutefois, être indispensables à son bon fonctionnement (Abrahamsen, 2015).

TABLE 4 – Variables et paramètres en entrée du modèle DAISY

<i>Variables</i>	
Données météorologiques :	Rayonnement solaire global Précipitations Température de l'air
Données relatives à l'itinéraire agricole ¹⁵ :	Fertilisation Irrigation Labour Semis Récolte
<i>Paramètres</i>	
Données pédologiques :	Nombre d'horizons Profondeur de chaque horizon Texture de chaque horizon Teneur en matières organiques de chaque horizon Ratio C/N de chaque horizon Profondeur racinaire maximale Localisation de la nappe phréatique

De nombreux paramètres additionnels conditionnent les processus en jeu. Ils peuvent être distingués en deux catégories :

- ceux qui conservent au cours du temps une unique valeur prédéfinie ;
- ceux dont l'évolution temporelle est déterminée au travers d'une autre grandeur (telle que le stade de développement, la température, la photopériode, ...) par l'intermédiaire d'une fonction linéaire par morceaux (PLF).

L'efficacité de conversion des assimilats en matière organique (valeurs par défaut) et les coefficients de partitionnement de la matière organique entre les différents organes (fonction du stade de développement) sont des exemples issus des multiples paramètres liés à la végétation dont fait appel le sous-module d'allocation du carbone pour la production. Ces derniers seront détaillés ultérieurement (Section 3.1.2).

¹⁵. De plus amples informations sont disponibles auprès de Abrahamsen (2015)

3.1.2 Description du module carbone-planté intégré dans DAISY

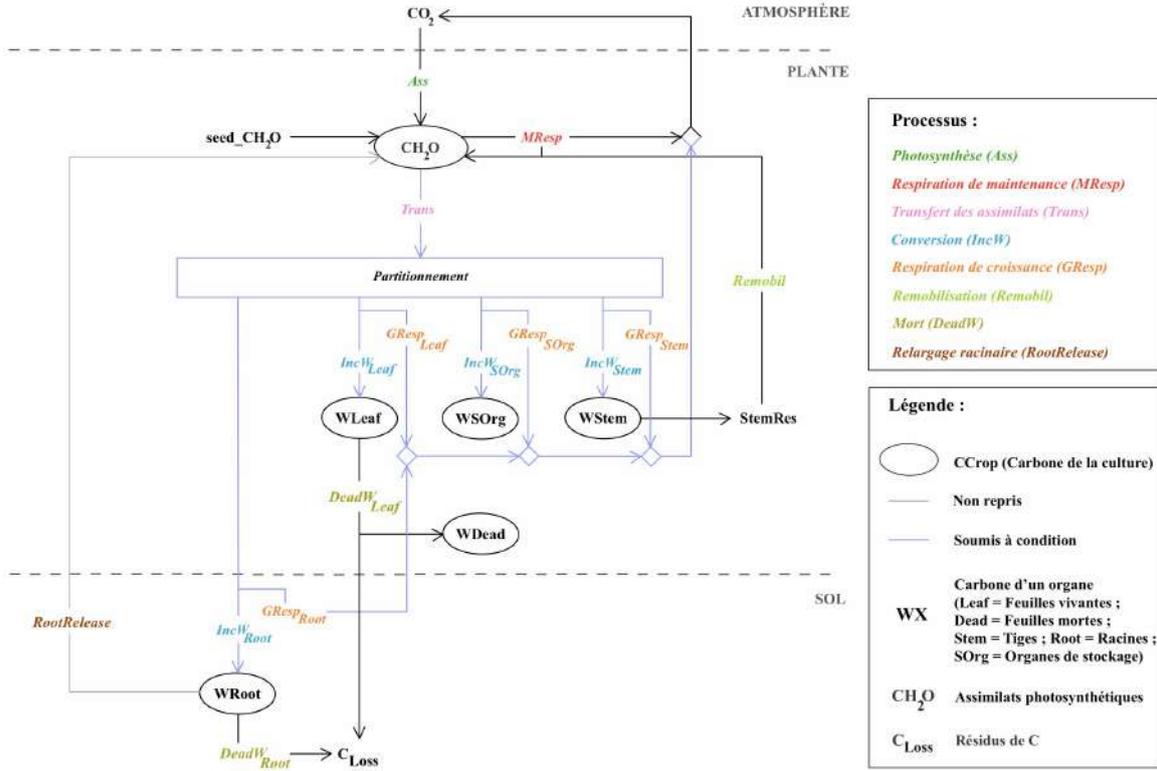


FIGURE 8 – Module carbone-planté intégré dans DAISY

Le schéma flux-réservoirs du module carbone-planté est représenté à la Figure 8. Il est initié à l'émergence et simule la production agricole jusqu'à la récolte. Ce schéma se décline selon les stades phénologiques qui sont associées à une échelle propre à DAISY (DS , *development stage*) avec comme valeurs clés : $DS = 0$ à l'émergence, $DS = 1$ à l'anthèse et $DS = 2$ à la maturité. Bien que divers facteurs environnementaux peuvent influencer le développement phénologique de la plante, seules la température et la photopériode sont considérées par DAISY : le premier intervient de l'émergence à la maturité alors que le second, uniquement durant la phase végétative ($DS \in [0;1]$). Le développement phénologique est incrémenté journalièrement de la manière suivante :

— Lors de la phase végétative ($DS \in [0;1]$) :

$$DS_{t+1} = DS_t + f_{T1}(T_{air}) * f_P(D_L) * \tau_1 \quad (4)$$

— Lors de la phase reproductive ($DS \in]1;2]$) :

$$DS_{t+1} = DS_t + f_{T2}(T_{air}) * \tau_2 \quad (5)$$

avec

- $f_{T1}(T_{air})$ et $f_{T2}(T_{air})$: coefficients qui expriment l'influence de la température de l'air (déterminé par la PLF représentée en Annexes A.1 et A.2) [-];
- $f_P(D_L)$: coefficient qui illustre l'effet de la photopériode (estimé sur base de la PLF reprise en Annexe A.3) [-];
- τ_1 et τ_2 : taux de développement de base [$DS.j^{-1}$].

Photosynthèse La photosynthèse approvisionne la plante en carbone sous forme de carbohydrates (CH_2O). Les devenir possibles du carbone au sein de la plante sont multiples :

- contribution au fonctionnement de la biomasse existante (respiration de maintenance);
- production de biomasse (conversion des assimilats carbohydratés transférés);
- contribution à la mise en place de la biomasse produite (respiration de croissance);
- stockage au sein de la tige (réserve).

Transfert des assimilats photosynthétiques La production de biomasse pour un organe a lieu lorsque les assimilats photosynthétiques sont supérieurs à la quantité nécessaire à la respiration de maintenance (Eq. 6). Dès lors, une part du carbone excédentaire est convertie (Eq. 8) et l'autre part, destinée à la respiration de croissance (Eq. 9 et 10) (Figure 9).

$$MResp_X = \frac{M_{CH_2O}}{M_{CO_2}} * \frac{MRespCoeff_X}{24} * 0.4281 * (e^{0.57-0.024*T+0.0020*T^2} - e^{0.57-0.042*T-0.0051*T^2}) * W_X \quad (6)$$

avec

- X : organe (Leaf, SOrg, Stem, Root);
- $MResp_X$: respiration de maintenance [$gCH_2O.m^{-2}.h^{-1}$];
- M_{CH_2O} : masse molaire du CH_2O [$gCH_2O.mol^{-1}$];
- M_{CO_2} : masse molaire du CO_2 [$gCO_2.mol^{-1}$];
- $MRespCoeff_X$: coefficient de respiration de maintenance [j^{-1}];
- W_X : biomasse sèche [$gMS.m^{-2}$];
- T : $\begin{cases} \text{température de l'air } [^{\circ}C] & \text{si } X = \text{Leaf, SOrg, Stem} \\ \text{température du sol } [^{\circ}C] & \text{si } X = \text{Root.} \end{cases}$

$$Trans = rt_{CH_2O} * CH_2O \quad (7)$$

avec

- $Trans$: assimilats carbohydratés transférés [$gCH_2O.m^{-2}.h^{-1}$];
- rt_{CH_2O} : taux de transfert du CH_2O [h^{-1}];
- CH_2O : assimilats photosynthétiques [$gCH_2O.m^{-2}$].

$$IncW_X = Trans * f_X * E_X \quad (8)$$

avec

- $IncW_X$: biomasse produite [$gMS.m^{-2}.h^{-1}$];
- f_X : coefficient de partitionnement [-];
- E_X : efficacité de conversion des assimilats [$gMS.g^{-1}CH_2O$].

$$GResp_X = Trans * f_X * GRespCoeff_X \quad (9)$$

$$GRespCoeff_X = 0.5673 - 0.5327 * E_X \quad (10)$$

avec

- $GResp_X$: respiration de croissance [$gCH_2O.m^{-2}.h^{-1}$];
- $GRespCoeff_X$: coefficient de respiration de croissance [-].

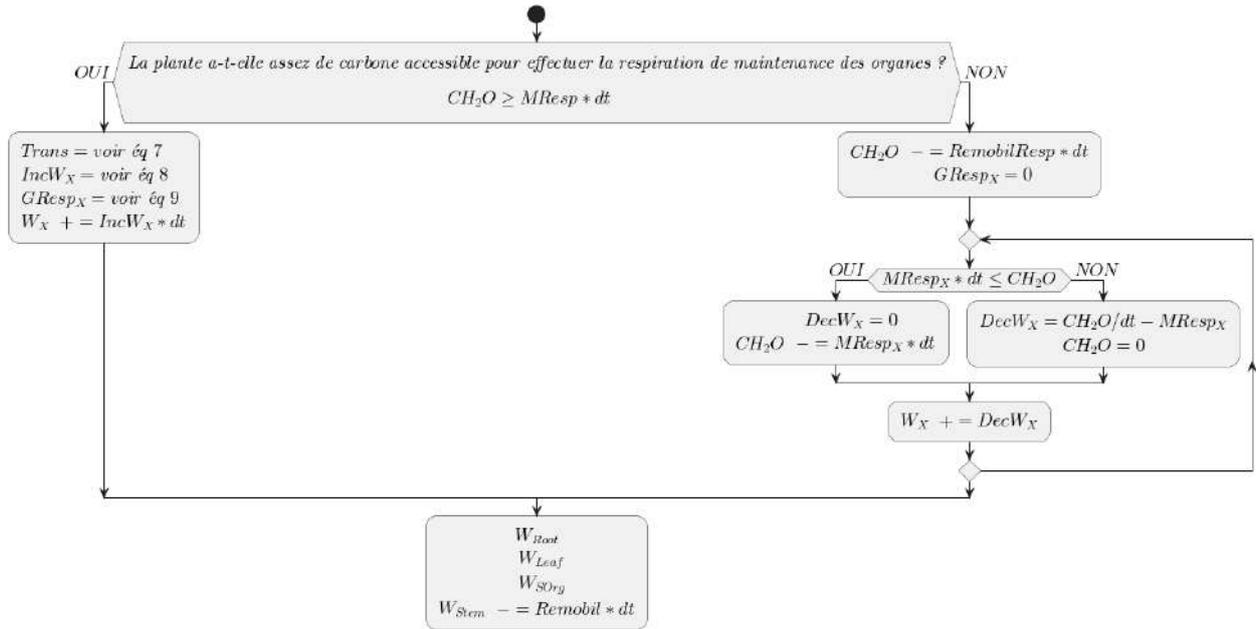


FIGURE 9 – Diagramme présentant les transferts de carbone au sein de la plante

Partitionnement Le carbone qui est assimilé et consacré à la production de biomasse, est réparti entre les différents réservoirs constituant cette biomasse selon un partitionnement qui repose sur des coefficients (f_X) dont la valeur évolue en fonction du stade phénologique (Table 5, Figure 10(a)). Le carbone est en premier lieu distribué entre la partie souterraine (f_{root}) et la partie aérienne (f_{shoot}) (Eq. 11). Ensuite, la fraction allouée à la biomasse aérienne est à son tour répartie entre les feuilles, les tiges et les organes de stockage (les grains) (Eq. 12, 13, 14). Au cours de la phase végétative, le carbone est accordé prioritairement aux racines et aux feuilles, favorisant la croissance de la culture. À mesure que progresse cette phase, l'allocation du carbone est orientée vers les parties aériennes ; plus spécifiquement, vers les tiges. Ensuite, ce sont les organes de stockage qui sont privilégiés lors de la phase reproductive, phase durant laquelle la culture se développe (Figure 10(b)).

$$f_{root} = Root(DS) \quad (11)$$

$$f_{leaf} = (1 - f_{root}) * Leaf(DS) \quad (12)$$

$$f_{stem} = (1 - f_{root}) * Stem(DS) \quad (13)$$

$$f_{sorg} = max(0; 1 - f_{root} - f_{leaf} - f_{stem}) \quad (14)$$

avec :

- X : organe (Leaf, Stem, SOrg, Root)
- f_X : coefficient de partitionnement
- $Root(DS)$, $Leaf(DS)$, $Stem(DS)$: PLF dépendantes du stade phénologique (Annexes A.4, A.5 et A.6)

TABLE 5 – Coefficients de partitionnement des racines, de la partie aérienne, des feuilles, des tiges et des organes de stockages de l'émergence à la maturité du blé (valeurs par défaut du modèle DAISY)

DS	f_{root}	f_{shoot}	f_{leaf}	f_{stem}	f_{sorg}
0.00	0.50	0.50	0.50	0.00	0.00
0.10	0.50	0.50	0.36	0.14	0.00
0.28	0.50	0.50	0.29	0.21	0.00
0.50	0.40	0.60	0.32	0.28	0.00
0.65	0.28	0.72	0.29	0.43	0.00
0.85	0.12	0.88	0.22	0.66	0.00
0.95	0.04	0.96	0.24	0.60	0.12
1.10	0.00	1.00	0.00	0.38	0.62
1.35	0.00	1.00	0.00	0.18	0.82
1.50	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00
2.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00

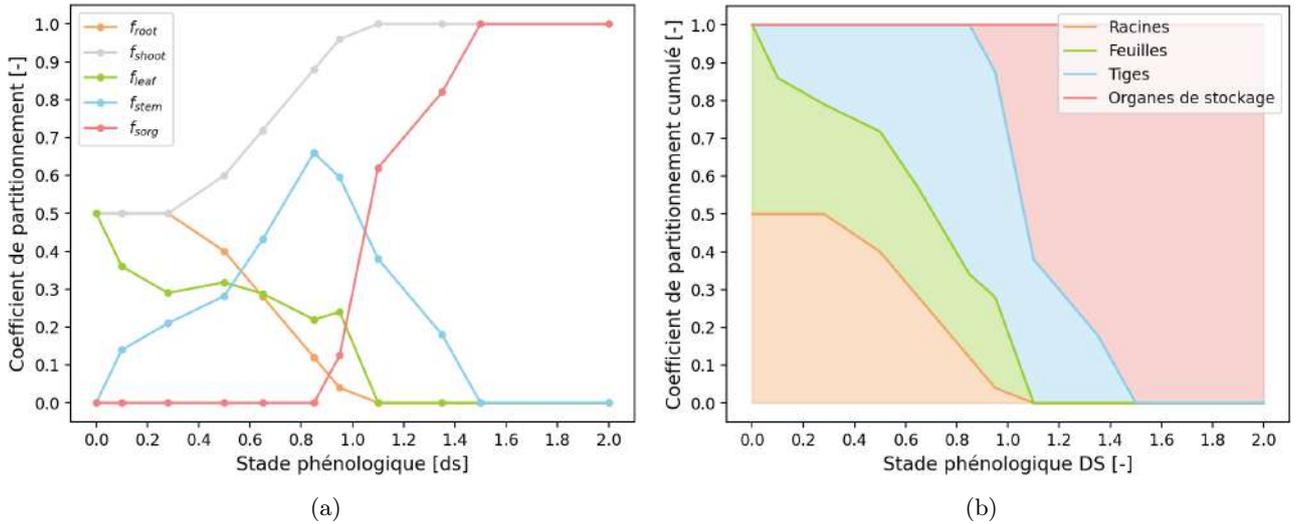


FIGURE 10 – Allocation mise en place dans le modèle DAISY en fonction du stade phénologique DS

Le partitionnement décrit précédemment a lieu dans des conditions optimales de croissance. Lorsque le ratio entre les racines et la partie aérienne (RSR) est supérieur au RSR maximal (défini par une PLF fonction du DS, Annexe A.7), cela signifie que la partie souterraine est trop développée par rapport

à la partie aérienne. Dès lors, la fraction allouée à la croissance racinaire est nulle : $f_{root} = 0$. Les coefficients de partitionnement sont également adaptés en présence d'un stress en azote. Cette configuration n'ayant pas été considérée par après, elle ne sera pas détaillée : de plus amples informations sont disponibles auprès de Gyldengren et al. (2020).

Remobilisation des réserves vers les grains Au cours de la croissance de la plante, une proportion du carbone composant la biomasse des tiges est réservée pour les grains (Eq. 15). En effet, une réserve de carbone est constituée dans le but d'être *in fine* remobilisée vers les organes de stockage lors du remplissage du grain. DAISY initialise la remobilisation au stade DS = 1.5 (soit à la maturation des grains). La remobilisation s'effectue à taux constant (Eq. 16). Par ailleurs, l'efficacité de remobilisation n'est pas de 100 % : du carbone est perdu par respiration.

$$StemRes = f_{Res} * W_{Stem} \quad (15)$$

$$Remobil = StemRes * \frac{rt_{Remobil}}{24} \quad (16)$$

avec

- $StemRes$: réserve dans les tiges [$gMS.m^{-2}$]
- f_{Res} : fraction de la biomasse sèche des tiges allouée à la réserve (par défaut, valeur égale à 0.4) [—]
- $Remobil$: biomasse sèche remobilisée vers les grains [$gMS.m^{-2}.h^{-1}$]
- W_{Stem} : biomasse sèche des tiges [$gMS.m^{-2}$]
- $rt_{Remobil}$: taux de remobilisation [j^{-1}]

Morts foliaire et racinaire Le réservoir associé à la biomasse foliaire s'amenuise en carbone suite à la nécrose des feuilles : elle résulte de leur sénescence et d'un effet d'ombrage. En effet, à mesure que la végétation se développe, l'ensemble des feuilles ne dispose pas d'un accès à la lumière. Cela conduit à une réduction de la photosynthèse pour celles qui se voient être privées de cette ressource et finissent par mourir. DAISY applique un facteur d'abscission pour déterminer la part de C perdue sous forme de résidus vers le réservoir de C du sol. Du carbone est également exporté vers le sol par l'intermédiaire de résidus racinaires. Diverses causes peuvent amener les racines à mourir : par exemple, la sénescence ou un ratio entre les racines et la partie aérienne (RSR) élevé. Bien que DAISY intègre également des facteurs afin de simuler l'effet de la température du sol et l'impact d'un engorgement en eau sur le développement racinaire, leur influence n'est par défaut pas mise en place.

3.2 Adaptation du sous-module d'allocation du carbone pour la production

Comme évoqué précédemment, le sous-module d'allocation du carbone proposé par DAISY a été remanié. L'isolation de ce sous-module du reste du modèle a nécessité quelques adaptations. De même, des modifications afin de tester une potentielle influence d'un stress lié à la sécheresse sur l'allocation du carbone ont été implémentées. Les changements majeurs effectués sont présentés ci-dessous.

3.2.1 Indépendance du sous-module d'allocation du carbone pour la production

Initialisation du réservoir CH_2O Le sous-module d'allocation du carbone pour la production simule la croissance végétale à partir de l'émergence. La quantité de carbone présent dans les plantes à cet instant est déterminée selon l'équation suivante :

$$seed_{CH_2O} = \frac{n.PMG}{1000} * f_C * \frac{m_{CH_2O}}{m_C} \quad (17)$$

avec

- $seed_{CH_2O}$: quantité stockée d'assimilats par la plante à l'émergence [$gCH_2O.m^{-1}$];
- n : nombre plants au mètre carré [$plants.m^{-2}$];
- PMG : poids de mille grains [g];
- f_C : teneur en carbone dans les graines [-];
- M_{CH_2O} : masse molaire du CH_2O [$gCH_2O.mol^{-1}$];
- m_C : masse molaire du C [$gC.mol^{-1}$].

Stade de développement Les taux de développement durant les phases végétative τ_1 et reproductive τ_2 (Eq. 4 et 5) doivent être calibrés chaque année. En effet, ces paramètres dépendent de la variété cultivée et celle-ci diffère d'une année à l'autre : il en résulte des caractères de précocités (à la montaison et à l'épiaison) et de maturité spécifiques à chaque variété. Les paramètres sont calibrés sur base des mesures biométriques effectuées par l'équipe ICOS Wallonie (Annexe B). Pour rappel, à chaque prélèvement de biomasse, le stade de développement est renseigné en fonction de l'échelle BBCH. Cette échelle exprime le stade phénologique comme la variable DS dans DAISY. Elles ne sont néanmoins, pas strictement équivalentes : la conversion s'effectue par le biais d'une PLF (Annexe A.8).

Entrées du sous-module d'allocation du carbone Ce sous-module ne reprend pas les processus tels que la photosynthèse, le développement racinaire, l'évapotranspiration, ... Dès lors, les données envoyées en entrée de ce sous-module diffèrent de celles à renseigner pour le modèle DAISY. La Table 6 résume les entrées requises et les processus pour lesquels elles sont nécessaires : les variables directement concernées par ces processus y sont également mentionnées. En pratique, ont été employées les flux et les données de la station ICOS de Lonzée en plus des mesures ancillaires effectuées par l'équipe ICOS Wallonie, Laura et moi-même. En outre, des paramètres relatifs à la culture doivent être renseignés (Table 7) :

- le poids de mille grains renseigné dans les fiches variétales fournies par le Livre Blanc Céréales¹⁶ ;
- la densité de plants mesurée par l'équipe ICOS Wallonie ;
- les taux de développement τ_1 et τ_2 calibrés pour chaque saison.

16. <https://www.livre-blanc-cereales.be/thematiques/varietes/fiches-varietes-froment/>.

TABLE 6 – Variables requises en entrée du sous-module d'allocation rendu indépendant, ainsi que les processus et les variables justifiant l'intérêt de celles-ci

Entrées	Variables	Processus
Production primaire brute	Assimilats photosynthétiques	Transfert des assimilats Respiration de maintenance
Rayonnement incident dans le domaine solaire	Photopériode, Stade phénologique	Partitionnement
Température de l'air	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
	Stade phénologique	Partitionnement
	Évapotranspirations potentielle et réelle	Respiration de maintenance des feuilles
	Température de l'air	Respiration de maintenance des feuilles Respiration de maintenance des tiges Respiration de maintenance des organes de stockage
Température du sol	Température moyenne du sol	Respiration de maintenance des racines
Profondeur racinaire	Température moyenne du sol	Respiration de maintenance des racines
Hauteur végétative	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
Rayonnement sortant dans le domaine solaire	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
Rayonnement incident dans l'infrarouge lointain	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
Rayonnement sortant dans l'infrarouge lointain	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
Déficit de pression de vapeur	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
Vitesse du vent	Évapotranspiration potentielle	Respiration de maintenance des feuilles
Densité de flux de chaleur latente	Évapotranspiration réelle	Respiration de maintenance des feuilles

TABLE 7 – Paramètres (nombre de plants au mètre carré, poids de mille grains PMG , taux de développement durant les phases végétative τ_1 et reproductive τ_2) de culture à spécifier en fonction de la saison

Saison	Variété	Plants/m ²	PMG [g]	τ_1 [DS.j ⁻¹]	τ_2 [DS.j ⁻¹]
2018-2019	Smart	142.31	50	0.050	0.053
2021-2022	Skyscraper	306	48	0.038	0.044

Remobilisation des réserves vers les grains Les équations relatives à ce processus ont été révisées. La modélisation de ce dernier repose finalement sur le module relatif à la remobilisation des réserves du modèle TADA développé par Laura DELHEZ dans le cadre de son travail de fin d'études (Delhez, 2019); la mise en place de ce module se base lui-même sur le travail de (Ehdaie et al., 2006; Ehdaie et al., 2008).

- Constitution de la réserve dans les tiges ($DS \in [0;1.2]$) : La part mise en réserve est directement proportionnelle à la biomasse de la tige. Le coefficient appliqué f_{Res} est fonction du DS selon une PLF (Figure 11) alors qu'initialement (DAISY par défaut), ce paramètre était indépendant de toute variable (Eq. 15).
- Remobilisation de la réserve vers les grains ($DS \in [1.2;2]$) : La réserve s'amenuise suite à la remobilisation au cours du temps selon une fonction sigmoïde (Eq. 18, 19 et 20). Au terme de la remobilisation (soit 50 jours après l'anthèse), 80 % du contenu en carbone de la réserve a été transféré aux grains. La proportion effectivement remobilisée vers les organes de stockage (*Remobil*) est évaluée à 75 % puisqu'une partie (25 %) est perdue au travers de la respiration (*RemobilResp*) (Eq. 21 et 22).

$$StemRes(t) = StemRes(t_f) + \frac{y(t)}{y(t_i)} * (StemRes(t_i) - StemRes(t_f)) \quad (18)$$

$$StemRes(t_f) = 0.2 * StemRes(t_i) \quad (19)$$

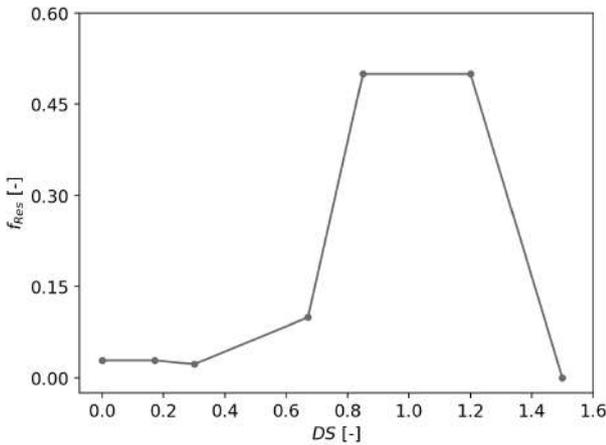
$$y(t) = \frac{1}{1 + e^{-a(t-c)}} \quad (20)$$

avec

- $StemRes(t)$: réserve dans les tiges au cours de la remobilisation [$gMS.m^{-2}$];
- t_i : instant où débute la remobilisation (10 jours après l'anthèse $\simeq DS = 1.2$);
- t_f : instant où se termine la remobilisation (50 jours après l'anthèse soit $\simeq DS = 2$);
- $a = -0.3$ et $c = 15$ (Delhez, 2019).

$$Remobil(t) = 0.75 * (StemRes(t - 1) - Stem(t)) \quad (21)$$

$$RemobilResp(t) = 0.25 * (StemRes(t - 1) - Stem(t)) \quad (22)$$



DS [-]	f_{Res} [-]
0.00	0.03
0.17	0.03
0.30	0.02
0.67	0.10
0.85	0.50
1.20	0.50
1.50	0.00

FIGURE 11 – PLF de la fraction de la biomasse sèche des tiges allouée à la réserve f_{Res}

Température du sol La température du sol intervient dans l'estimation de la respiration de maintenance des racines (Eq. 6). Elle est définie par la température moyenne calculée sur un tiers de la profondeur racinaire. La profondeur racinaire initiale considérée est de 2.5 cm, ce qui correspond à la

profondeur de semis. Elle évolue journalièrement selon un taux constant (0.8 cm.j^{-1}) estimé sur base de la campagne de mesures racinaires effectuée par Laura et moi-même (Annexe C). Aucune donnée se rapportant au développement racinaire n'est disponible pour la saison 2018-2019 c'est pourquoi, ce coefficient sera employé quelle que soit l'année simulée.

Hauteur végétative L'évapotranspiration de référence est déterminée sur base de l'équation de Penman-Monteith (Allen et al., 1998) : la hauteur végétative y intervient lors du calcul de la résistance aérodynamique. La hauteur végétative est amorcée à l'émergence et évolue jusqu'à devenir constante à l'anthèse ($DS = 1$). Durant la phase végétative, elle est estimée de la manière suivante :

- De l'émergence à l'élongation de la tige ($DS \in [0;0.3]$) :

$$h = rt_{h1} * ds \tag{23}$$

- De l'élongation de la tige à l'anthèse ($DS \in [0.3;1]$) :

$$h_{t+1} = h_t + rt_{h2} \tag{24}$$

avec

- h : hauteur végétative [cm];
- ds : stade de développement [DS];
- rt_{h1} et rt_{h2} : taux d'évolution de la hauteur végétative établis à partir des mesures ancillaires opérées par l'équipe ICOS Wallonie, Laura et moi-même (Table 8, Annexe D).

TABLE 8 – Taux auxquels évolue la hauteur végétative de l'émergence à l'élongation de la tige rt_{h1} et de cette dernière à l'anthèse rt_{h2}

Saison	rt_{h1} [$cm.DS^{-1}$]	rt_{h2} [$cm.j^{-1}$]
2018-2019	68.33	1.18
2021-2022	84.17	1.29

3.2.2 Calibration des coefficients de partitionnement pour la saison 2018-2019

Le schéma d'allocation du carbone est paramétré pour correspondre à la saison 2018-2019. La calibration s'effectue au moyen des relevés de biomasse mesurés de l'émergence à la maturité ($DS \in [0;2]$). Les tentatives d'ajustement mises en place s'appuient sur le schéma d'allocation implémenté dans le modèle DAISY (Figure 10) et celui défini sur base des mesures de biomasse (Annexe E, Figure 12). L'ajustement retenu, le schéma intégré dans DAISY et celui déterminé par les mesures de biomasse de cette année sont ensuite appliqués à la saison 2021-2022 afin d'identifier d'éventuels effets de la sécheresse survenue dès la phase végétative (Figure 13b).

Les coefficients de partitionnement ($f_{root}, f_{leaf}, f_{stem}, f_{sorg}$) sont calibrés pour la saison de culture 2018-2019 qui se marque par une sécheresse ayant lieu lors de la phase de remplissage du grain (Figure 13a). Ces deux événements de sécheresse seront importants à prendre en compte pour l'analyse de l'impact des facteurs environnementaux sur l'allocation du carbone dans les plantes.

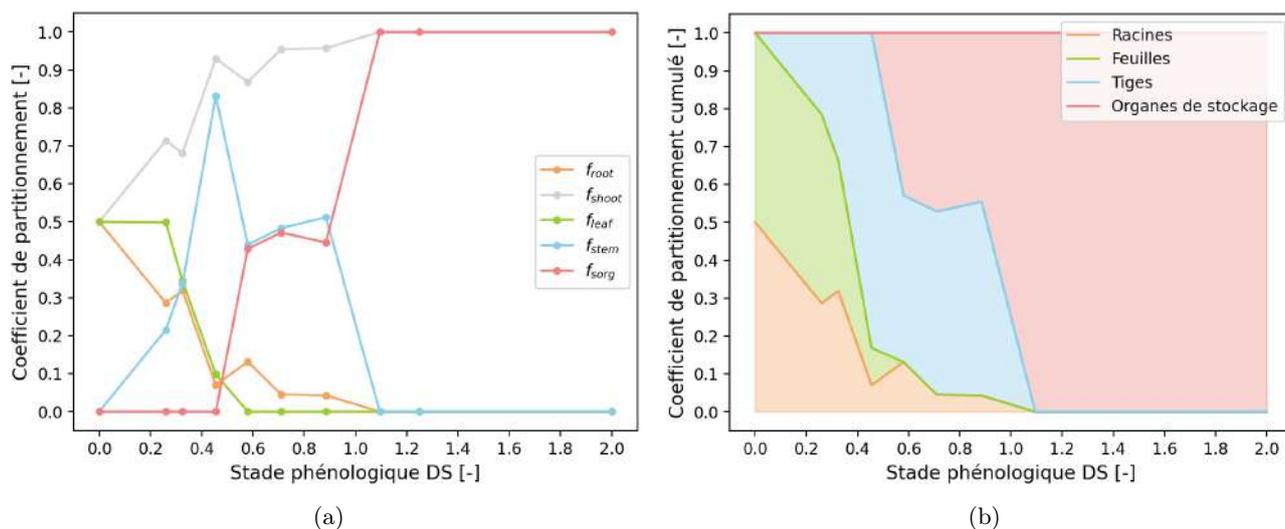


FIGURE 12 – Allocation définie par les mesures de la saison 2021-2022 en fonction du stade phénologique DS

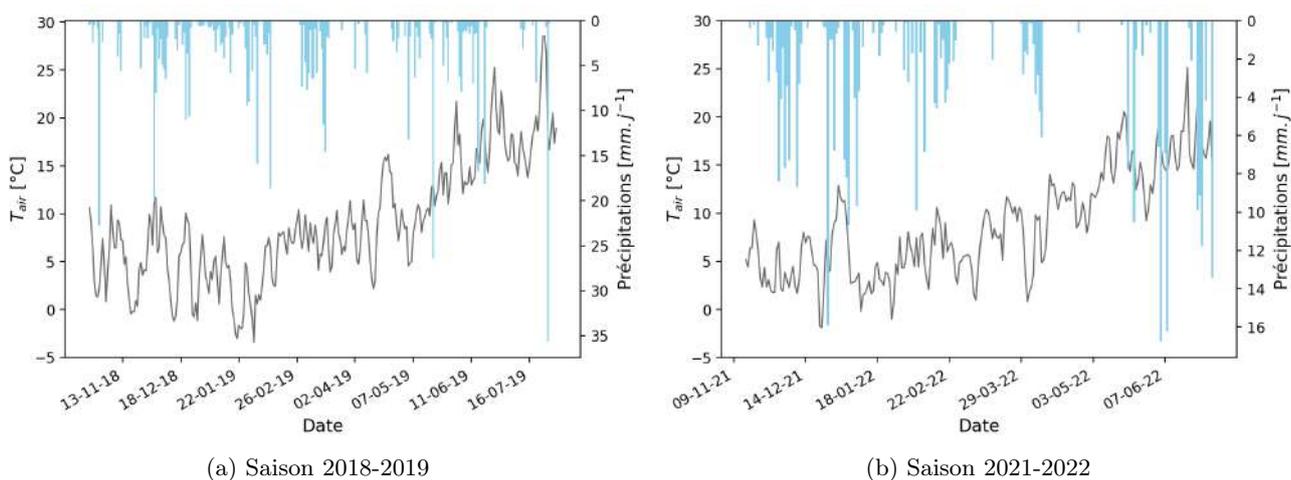


FIGURE 13 – Evolution temporelle de la température moyenne journalière de l'air [C] et des précipitations journalières [$mm.j^{-1}$]

La calibration repose sur l’ajustement manuel des PLF suivantes : $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$. Le critère d’optimisation est la minimisation de l’erreur quadratique moyenne (RMSE, *Root Mean Square Error*) entre les biomasses sèches prédites par le modèle (x_i) et les données de biomasse sèche observées (\hat{x}_i) :

$$RMSE = \sqrt{\sum_{i=1}^N \frac{(x_i - \hat{x}_i)^2}{N}} \quad (25)$$

avec N , le nombre de données.

Les mesures à disposition sont les biomasses sèches des feuilles (W_{Leaf}), des tiges (W_{Stem}) et des épis (W_{SOrg}) (exprimées en $gMS.m^{-2}$) depuis le stade d’élongation de la tige ($DS = 0.3$). À défaut de connaître la biomasse sèche des grains au cours du temps, celle-ci est approximée par celle des épis. Il est à noter que la séparation des feuilles et des tiges est réalisée à partir de l’anthèse ($DS = 1$) : avant ce stade, seule la biomasse combinée des feuilles et des tiges (ci-après dénommée biomasse Feuilles-Tiges, $W_{Leaf+Stem}$) est connue. Pour ces raisons, la calibration se constitue en diverses étapes :

1. f_{root} est ajusté en optimisant le RMSE de la biomasse aérienne ($RMSE_{Shoot}$) qui correspond à la somme des biomasses des feuilles, des tiges et des épis.
2. f_{leaf} , f_{stem} , f_{sorg} sont paramétrés de sorte à améliorer au mieux le RMSE de W_{SOrg} ($RMSE_{SOrg}$) d’une part, et celui de $W_{Leaf+Stem}$ ($RMSE_{Leaf+Stem}$) d’autre part. La calibration retenue est un compromis vis-à-vis des deux indices de qualité (celui relatif à SOrg et celui relatif à Leaf+Stem).
3. Ensuite, sont comparées les prédictions du modèle et les observations relatives à W_{Leaf} et W_{Stem} durant la phase reproductive ($DS \in [1 ; 2]$).

Troisième partie

Résultats

1 Mesures de biomasse racinaire

Pour rappel, l'évolution de la biomasse racinaire cumulée en fonction de la profondeur est ajustée par une fonction sigmoïde qui comporte trois paramètres (a, b, c) (Section 2.2). La Figure 14 illustre la dynamique temporelle de ces paramètres :

- La biomasse racinaire totale (a) augmente avec le temps : elle atteint $219.23 \pm 41.01 \text{ g.m}^{-2}$ le 27 juin.
- La vitesse à laquelle la saturation est approchée (b) a tendance à diminuer jusqu'à la mi-mai avant de se stabiliser.
- La profondeur associée à la valeur à mi-saturation (c) semble rester constant au cours du temps ; elle est évaluée à $17.77 \pm 1.17 \text{ cm}$.

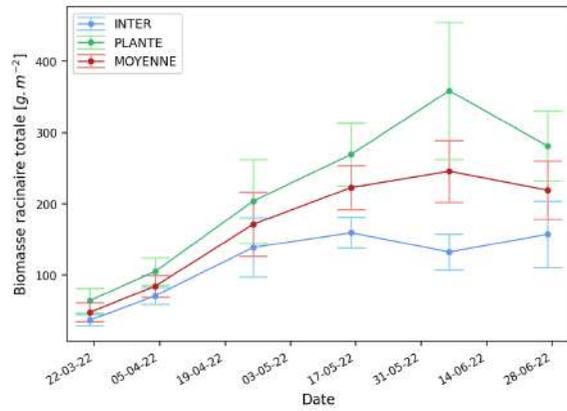
L'Annexe F reprend les régressions effectuées par date de prélèvement et type d'échantillons (INTER ou PLANTE).

La Figure 15 rend compte de l'évolution temporelle de la biomasse racinaire par horizon. La courbe relative au premier horizon des échantillons PLANTE se démarque particulièrement. Une nette augmentation est mise en évidence (Figure 15a) : la valeur maximale observée est estimée à $222.85 \pm 72.03 \text{ g.m}^{-2}$. En ce qui concerne les autres horizons, la biomasse racinaire y est moindre ($< 60 \text{ g.m}^{-2}$) et progresse peu au cours de la saison (Figure 15b).

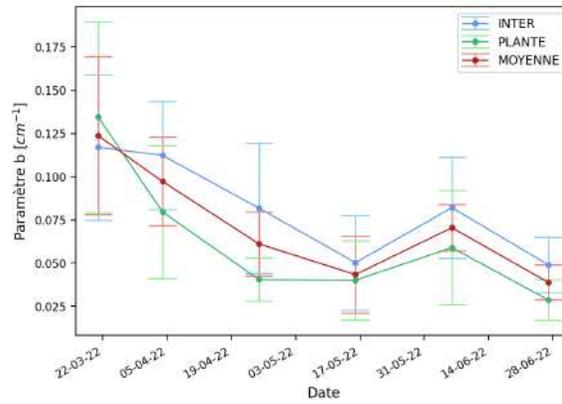
Les profils de la biomasse racinaire cumulée en fonction de la profondeur ont été constitués pour chaque date de prélèvement racinaire (Figure 16). Les points reportés en graphique correspondent aux biomasses racinaires moyennées journalièrement alors que les fonctions sigmoïdes ont été construites à partir des paramètres (a, b, c) moyens obtenus à ces mêmes dates. À mesure que le temps avance, les régressions semblent surestimer les biomasses moyennes observées dans les horizons les plus profonds (au-delà de 60 cm de profondeur). Ce constat est valable tant pour les échantillons INTER que les échantillons PLANTE.

Les profondeurs racinaires estimées sont représentées par l'intermédiaire de boîtes à moustaches (Figure 17). Il est à noter que l'observation relative au 06 juin est une donnée aberrante résultant de l'extrapolation de l'ajustement¹⁷ et ne peut être interprétée. En ignorant les résultats de ce jour, il est possible d'observer une augmentation de la valeur médiane (de 36.5 cm à 116.1 cm) bien que la profondeur racinaire présente une forte variabilité pour les dernières mesures.

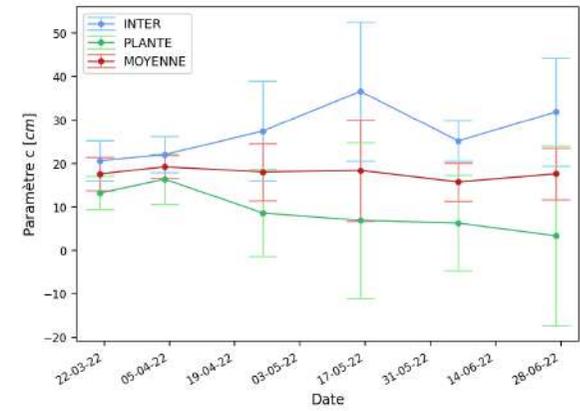
17. Les données datées de ce jour ne permettent pas d'ajuster la saturation de la fonction sigmoïde avec certitude ; la profondeur prospectée étant limitée à 60 cm.



(a) Paramètre a



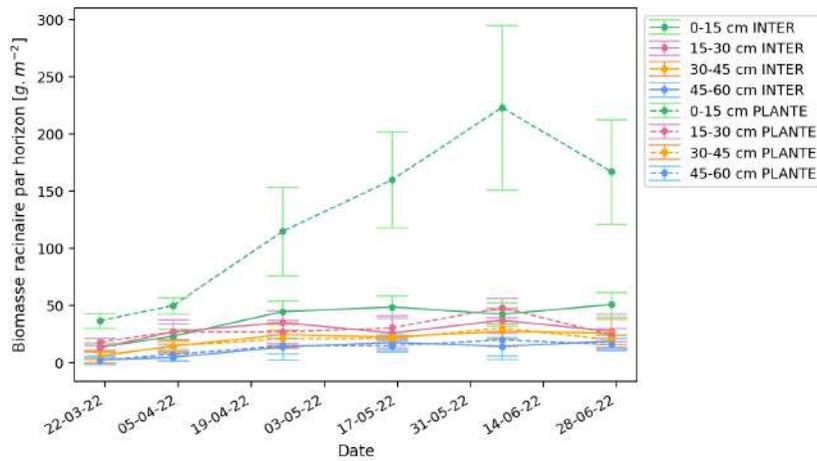
(b) Paramètre b



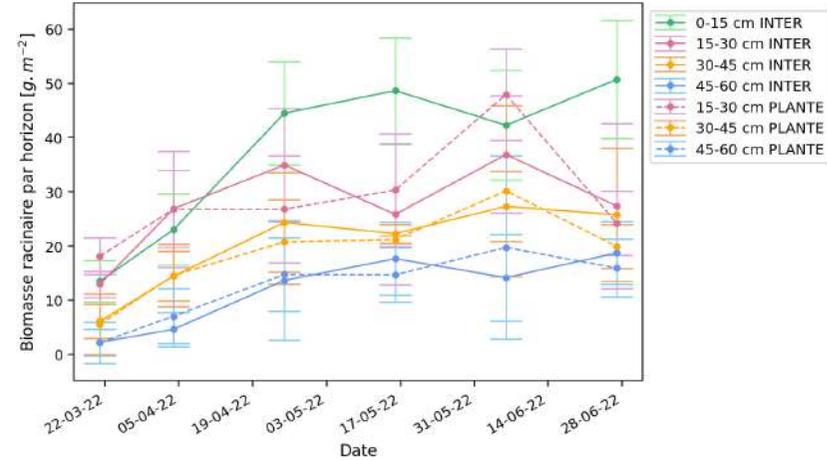
(c) Paramètre c

FIGURE 14 – Evolution temporelle des paramètres a, b, c en fonction du type d'échantillons (INTER, PLANTE ou la moyenne de ceux-ci)

32



(a)



(b)

FIGURE 15 – Evolution temporelle de la biomasse racinaire par horizon [$g.m^{-2}$] pour les échantillons INTER et PLANTE

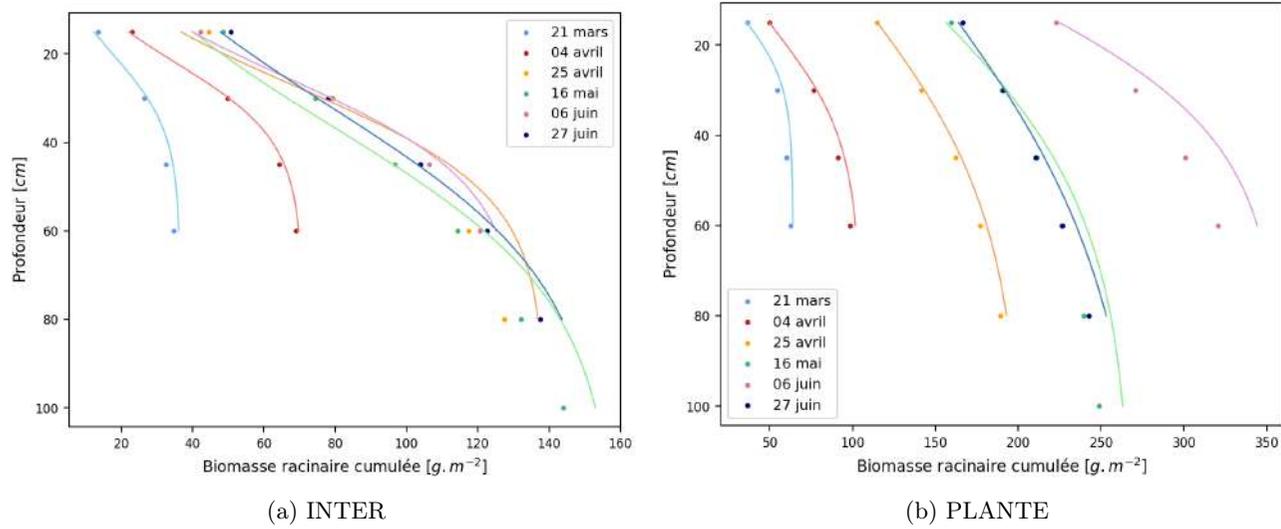


FIGURE 16 – Profils de la biomasse racinaire cumulée [$g.m^{-2}$] en fonction de la profondeur [cm] pour les échantillons INTER et PLANTE

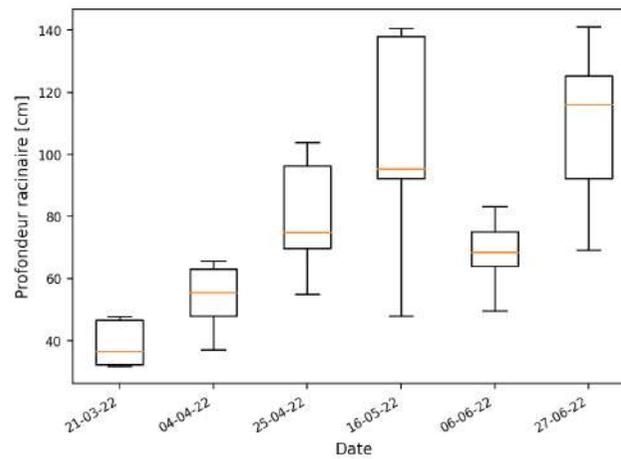


FIGURE 17 – Boîtes à moustaches de la profondeur racinaire [cm] à chaque date de prélèvements racinaires

2 Calibration des coefficients de partitionnement du sous-module d'allocation du carbone pour la production

2.1 Paramétrage par défaut (DAISY)

La Figure 18a démontre une sous-estimation nette du rendement en matières sèches des grains. Il est évalué à 971 gMS.m^{-2} alors que le modèle prédit une biomasse des grains équivalente à $603.73 \text{ gMS.m}^{-2}$ au terme de la saison (Table 9). En ce qui concerne l'évolution de cette biomasse en fonction du stade phénologique, il est difficile d'évaluer la justesse de l'allure de la courbe à cause du nombre restreint de points de mesure pris comme référence. La courbe modélisée présente vers $DS = 1.50$ un plateau qui ne peut être vérifié sur base des mesures.

Les constats suivants peuvent être établis pour la prédiction de la biomasse Feuilles-Tiges (Figure 18b) :

- Le pic ne semble pas coïncider temporellement en plus d'être sous-évalué.
- La modélisation donne lieu à une biomasse surestimée pour les premiers stades de développement.

Au contraire des organes de stockage, l'ordre de grandeur des biomasses finales des feuilles et des tiges obtenues par le modèle est adéquat en comparaison aux mesures (Table 9).

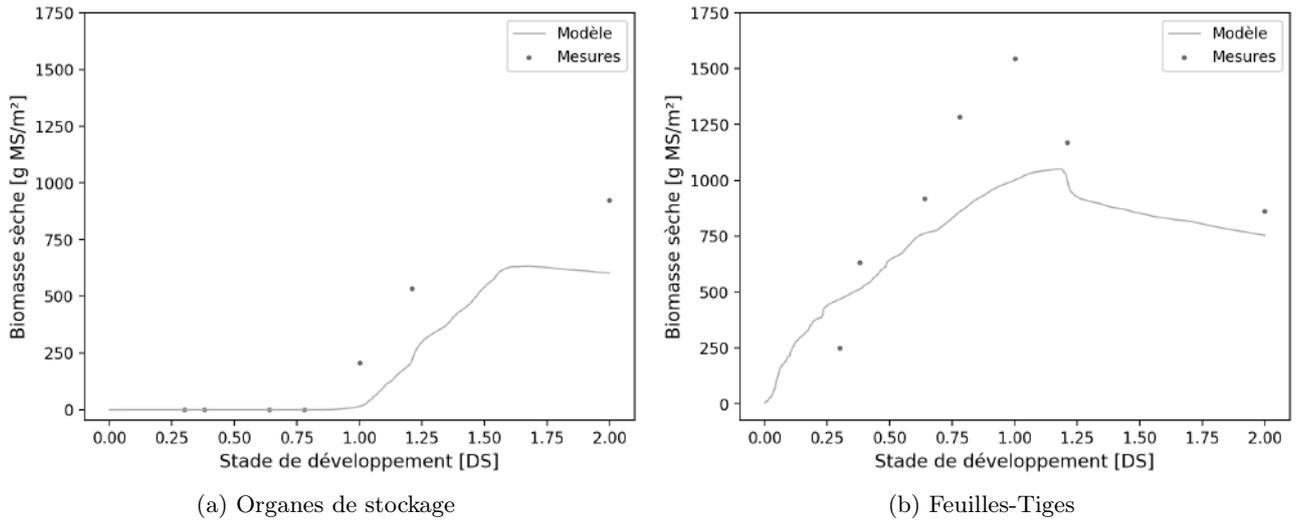


FIGURE 18 – Biomasses sèches modélisées et mesurées (en $g.m^{-2}$) des organes de stockage et des feuilles combinées aux tiges en fonction du stade de développement

TABLE 9 – Biomasses sèches des feuilles, des tiges et des organes de stockage (en $g.m^{-2}$) prédites et observées en fin de saison

	W_{Leaf}	W_{Stem}	W_{Sorg}
Modèle DAISY	234.50	519.96	603.73
Mesures ICOS	273.19	588.33	923.98

2.2 Calibration des PLF $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ pour la saison 2018-2019)

Bien que la calibration ait nécessité de multiples essais, ceux-ci ne seront pas tous présentés. Que ce soit pour la calibration de la partie souterraine ou aérienne, les résultats développés se rapportent à l'implémentation du schéma d'allocation repris dans DAISY (Figure 10), celui déterminé sur base des données de biomasse mesurées cette année (*Mesures 2022*, Figure 12) ainsi que celui ayant finalement été considéré (*Ajustement retenu*, Figure 19).

La majeure modification par rapport à DAISY réside dans la diminution de la fraction allouée aux racines afin d'augmenter la part attribuée à la partie aérienne (Table 10). La PLF $Root(DS)$ convenant le mieux se rapproche de celle définie par les mesures effectuées cette année (Figure 20a).

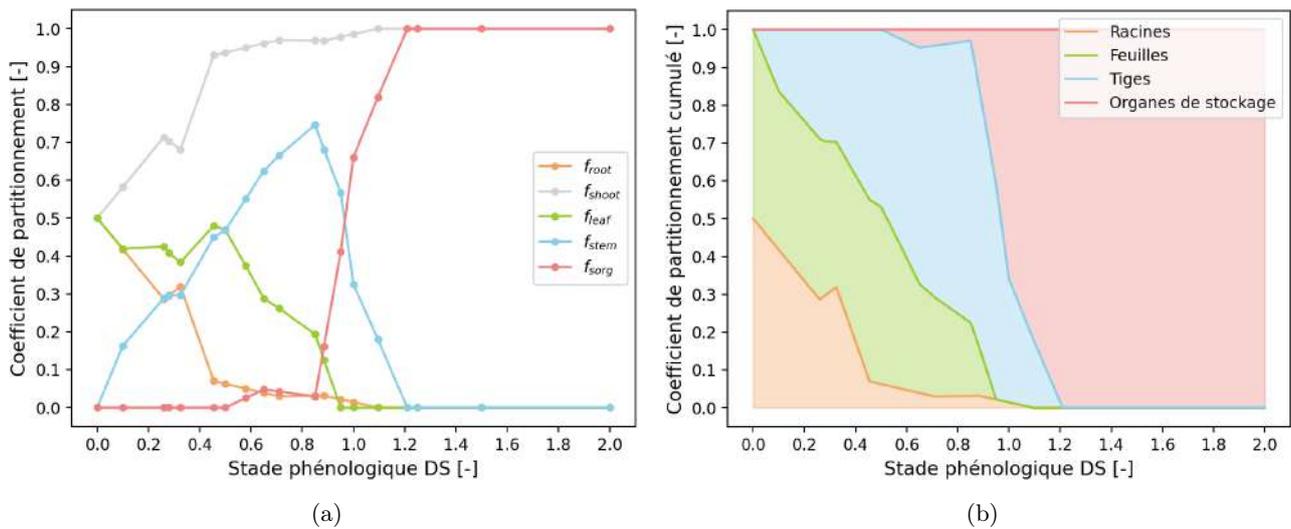


FIGURE 19 – Allocation mise en place pour la saison 2018-2019 en fonction du stade phénologique DS

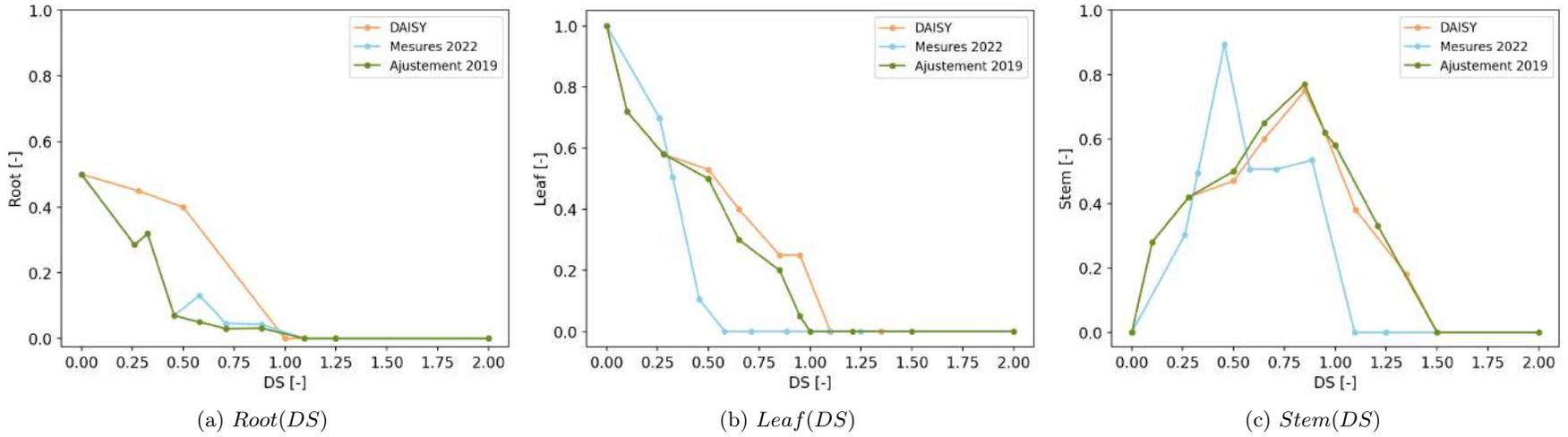


FIGURE 20 – PLF implémentées lors de la calibration du sous-module d'allocation du carbone pour la saison 2018-2019

36

TABLE 10 – Indices de qualité associés à la calibration de $Root(DS)$ pour la saison 2018-2019

$Root(DS)$	$RMSE_{Shoot}$ [gMS.m ⁻²]	r^2_{Shoot} [-]
DAISY	462.52	0.32
Mesures 2022	246.22	0.81
Ajustement retenu	230.58	0.83

TABLE 11 – Indices de qualité associés à la calibration de $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ pour la saison 2018-2019

$Root(DS)$	$Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$	$Shoot$		$Sorg$		$Leaf + Stem$		$Leaf$		$Stem$	
		$RMSE$ [gMS.m ⁻²]	r^2 [-]								
Ajustement retenu	DAISY	331.92	0.65	139.85	0.83	251.97	0.60	73.73	0.54	230.71	-
	Mesures 2022	230.58	0.83	176.26	0.72	392.90	0.03	192.66	-	327.28	-
	Ajustement retenu	311.65	0.69	123.66	0.86	251.39	0.60	100.79	0.14	204.04	-

En somme, le modèle ajusté pour la saison 2018-2019 est une combinaison des deux schémas d'allocation initialement à disposition. La biomasse souterraine ($Root(DS)$) est paramétré sur base de *Mesures 2022* alors que la calibration de la biomasse aérienne ($Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$) s'inspire de DAISY. Le schéma d'allocation retenu et testé sur les données 2018-2019 permet une légère amélioration du modèle DAISY (r^2_{Shoot} augmenté de 0.04) (Table 11). Celle-ci est associée à la réduction des erreurs relatives aux organes de stockage et des tiges ($RMSE_{Shoot}$ et $RMSE_{Stem}$ diminués de 12 %) bien que cela se fait au détriment de la qualité d'ajustement des feuilles ($RMSE_{Leaf}$ augmenté de 37 %) (Table 11). Il est à noter que l'évaluation de l'indice de qualité des feuilles et des tiges repose sur trois observations ce qui peut donner lieu à un coefficient de détermination aberrant (< 0) dont la valeur n'est dès lors pas reportée dans la Table 11.

Les prédictions par le modèle DAISY, celles obtenues par l'ajustement retenu et les mesures de biomasses sont reportés en graphique (Figure 21). Malgré les modifications apportées, l'allure de chacune des courbes reste semblable et le modèle sous-estime de manière générale les biomasses des organes aériens.

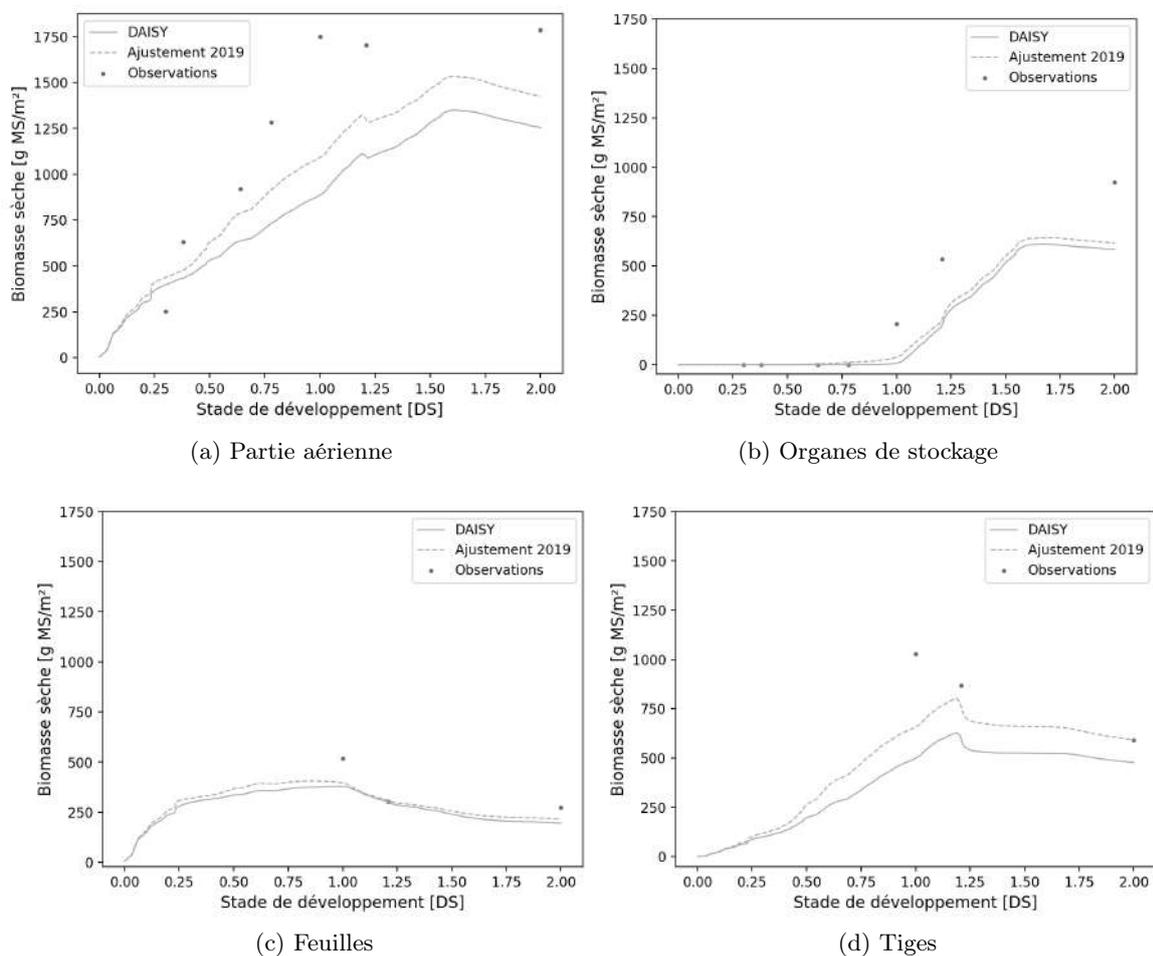


FIGURE 21 – Biomasses sèches modélisées (avec les PLF par défaut de DAISY et celles ajustées) et mesurées (en $g.m^{-2}$) de la partie aérienne, des organes de stockage, des feuilles et des tiges en fonction du stade de développement

2.3 Application des PLF $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ ajustés à la saison 2021-2022)

Les résultats exposés par la suite concernent l'application des mêmes schémas d'allocation que précédemment (à savoir : DAISY, *Mesures 2022* et *Ajustement 2019*) aux mesures de biomasses observées au cours de la saison 2021-2022. Les indices de qualité associés sont résumés à la Table 12.

L'analyse comparative des PLF $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ intégrés dans ces trois schémas se synthétise comme suit :

- Du carbone est consacré aux racines uniquement durant la phase végétative (Figure 20a). La fraction allouée dans *Mesures 2022* et *Ajustement 2019* semble décroître selon une fonction exponentielle alors que l'évolution qui se rapporte à DAISY tend vers une fonction sigmoïde. Par ailleurs, DAISY se distingue par une part accordée aux racines constamment plus élevée.
- En ce qui concerne le partitionnement de la biomasse aérienne, *Mesures 2022* se démarque de DAISY et *Ajustement 2019*. Pour *Mesures 2022*, $Leaf(DS)$ décroît rapidement jusqu'à devenir nul peu après $DS = 0.5$ (Figure 20b). À l'inverse, une hausse de $Stem(DS)$ est constatée sur ce même intervalle temporel (Figure 20c). Ensuite, l'allocation aux tiges chute de moitié avant de se stabiliser. Au stade $DS \simeq 0.9$, elle diminue à nouveau et atteint 0 après $DS = 1$.
- DAISY et *Ajustement 2019* adoptent des PLF $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ dont l'allure générale est similaire (Figures 20b et 20c). La fraction attribuée aux feuilles baisse progressivement au cours de la phase végétative ($DS \in [0;1]$). Au terme de celle-ci, $Leaf(DS)$ est faible ($\simeq 0$). Quant à $Stem(DS)$, la fonction augmente jusqu'à atteindre un maximum au stade $DS = 0.85$. L'allocation aux tiges décroît linéairement et s'arrête au stade $DS = 1.5$.
- Une légère différence se note entre DAISY et *Ajustement 2019*. Au cours des stades de développement, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$ ne se superposent pas : en moyenne, DAISY accorde plus de carbone aux feuilles et une moindre part aux tiges en comparaison à *Ajustement 2019*.

Disposant d'un nombre plus élevé de données de biomasse, les prédictions ont pu être comparées aux observations pour chaque organe de la plante en 2022 (Figure 22). Cela a permis de mettre en exergue une surévaluation de la biomasse associée à chaque organe aux premiers stades de développement. De plus, une dissemblance entre les différentes modélisations de la biomasse des organes de stockage peut être notée (Figure 22e) : l'amorce de la courbe est initiée dès le stade $DS = 0.5$ par *Mesures 2022* dont les estimations correspondent le mieux aux observations.

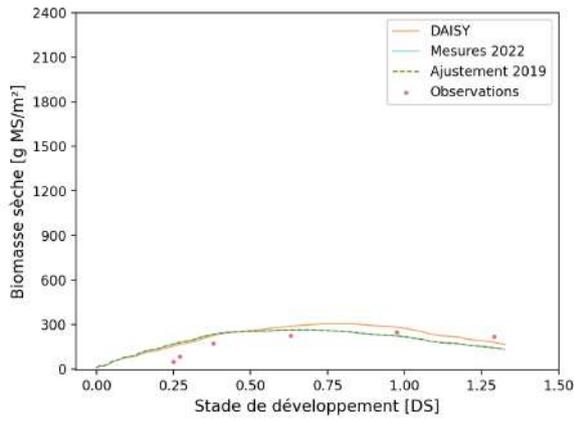
TABLE 12 – Indices de qualité associés à la saison 2021-2022 en fonction du schéma d'allocation appliqué

Modèle	<i>Root</i>		<i>Shoot</i>		<i>SOrg</i>		<i>Leaf + Stem</i>		<i>Leaf</i>		<i>Stem</i>	
	<i>RMSE</i>	r^2 [-]										
	[<i>gMS.m</i> ⁻²]		[<i>gMS.m</i> ⁻²]		[<i>gMS.m</i> ⁻²]		[<i>gMS.m</i> ⁻²]		[<i>gMS.m</i> ⁻²]		[<i>gMS.m</i> ⁻²]	
DAISY	34.36	0.79	440.27	0.56	265.31	0.05	207.66	0.78	54.64	0.75	250.63	0.46
Mesures 2022	39.54	0.72	306.84	0.79	113.21	0.83	212.92	0.77	75.26	0.53	202.81	0.64
Ajustement 2019	42.70	0.67	342.88	0.73	252.88	0.14	124.55	0.92	71.30	0.57	172.77	0.74

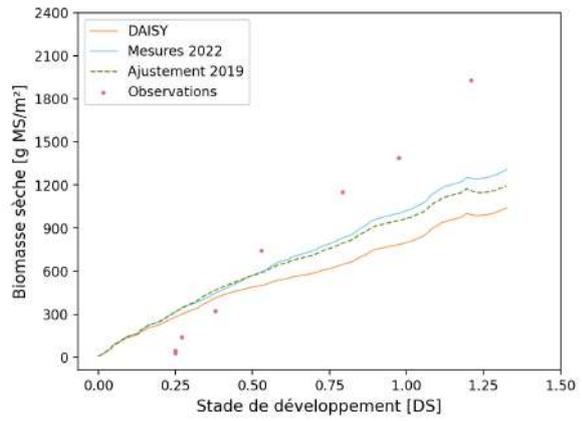
Aucun modèle ne ressort unanimement sur base des indices de qualité (Table 12).

- Bien que la qualité de prédiction du schéma d'allocation de DAISY pour la biomasse racinaire surpasse légèrement celle des autres modèles ($r^2_{Root} = 0.79$), le modèle convient peu pour les organes aériens ; plus particulièrement, les organes de stockage ($r^2_{SOrg} = 0.05$). Ce modèle présente l'erreur relative à la biomasse foliaire la plus faible ($RMSE_{Leaf} = 54.64 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{Leaf} = 0.75$) et, l'indice de qualité des tiges la plus médiocre ($RMSE_{Stem} = 250.63 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{Stem} = 0.46$).
- La tendance opposée est constatée pour les résultats associés à *Ajustement 2019* : la biomasse des tiges est la mieux estimée ($RMSE_{Stem} = 172.77 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{Stem} = 0.74$) au détriment de celles des feuilles ($RMSE_{Leaf} = 71.30 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{Leaf} = 0.57$). Quant à la biomasse racinaire, elle n'est pas mieux reproduite ($RMSE_{Root} = 42.70 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{Root} = 0.67$). Ce schéma d'allocation appliqué à la saison 2018-2019 donnait lieu à une erreur entre les prédictions et les observations de la biomasse des organes de stockage évaluée à $123.66 \text{ gMS.m}^{-2}$. Implémenté à la saison 2021-2022, l'erreur double ($RMSE_{SOrg} = 252.88 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{SOrg} = 0.14$).
- Les résultats relatifs aux biomasses des feuilles et des tiges sont intermédiaires aux deux schémas analysés précédemment. La particularité de *Mesures 2022* réside dans la qualité de modélisation de la biomasse des organes de stockage ($RMSE_{SOrg} = 113.21 \text{ gMS.m}^{-2}$, $r^2_{SOrg} = 0.83$).

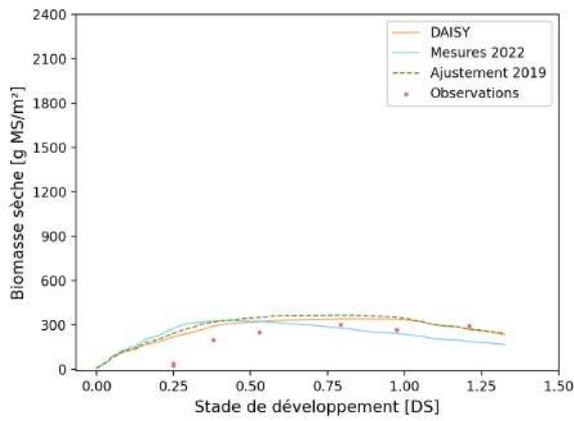
Enfin, la Figure 22f relève un problème d'ajustement de la biomasse de la culture. La quantification de cette variable est plus importante que les mesures relevées jusqu'au stade $DS \simeq 0.50$ avant que la tendance ne s'inverse.



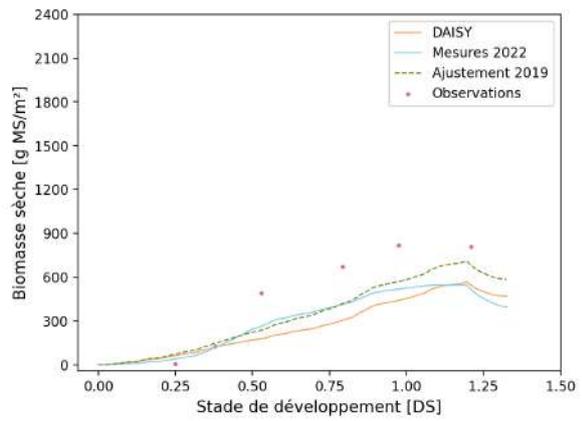
(a) Racines



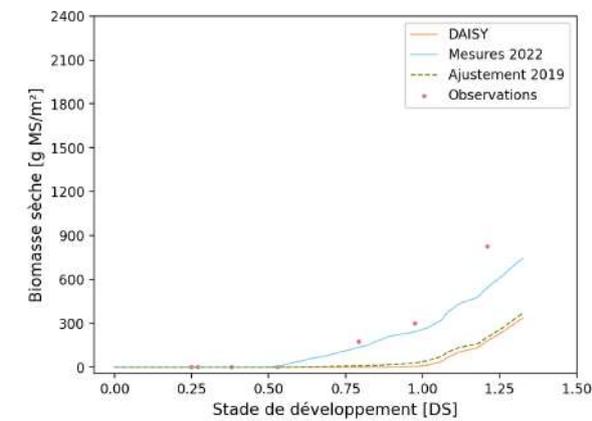
(b) Partie aérienne



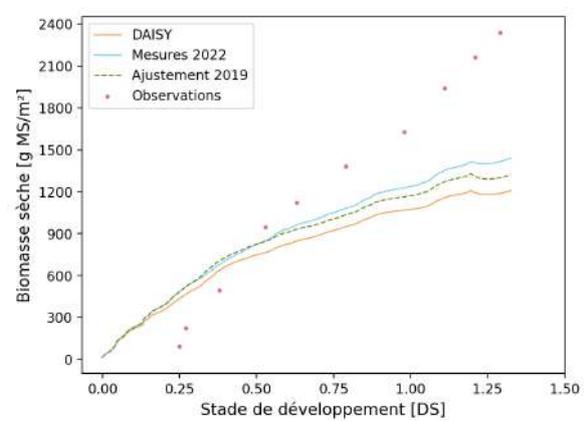
(c) Feuilles



(d) Tiges



(e) Organes de stockage



(f) Total

FIGURE 22 – Biomasses sèches modélisées (avec les PLF par défaut de DAISY, celles définies sur base des mesures de biomasse de la saison 2021-2022 et celles ajustées pour la saison 2018-2019) et mesurées (en $g \cdot m^{-2}$) totales, des racines, de la partie aérienne, des organes de stockage, des feuilles, des tiges en fonction du stade de développement

Quatrième partie

Discussion

1 Biomasse racinaire

La biomasse sèche racinaire étudiée est mesurée à partir de début mars jusqu'à la fin juin, soit depuis peu avant le stade d'élongation de la tige jusqu'au développement de la graine. Les résultats obtenus permettent de se rendre compte du système racinaire fibreux du froment. Celui-ci se constitue de plusieurs racines qui se ramifient successivement donnant lieu à des racines de premier, deuxième et troisième ordre (Hoad et al., 2000). Ces dernières, appelés radicelles, sont des racines qui se développent latéralement jusqu'à 1 m de la plante (Kirby & Rackham, 1971) ; ces racines forment le chevelu racinaire.

Le développement du système racinaire induit une croissance de la biomasse racinaire sèche totale au cours du temps (Figure 14a). Troughton (1962), Gregory et al. (1978) et Welbank et al. (1974) évoque une stabilisation de la matière sèche des racines des céréales aux alentours de l'anthèse. Aucune conclusion relative à l'évolution de la biomasse racinaire après l'anthèse (stabilisation ou diminution) ne peut être définie sur base des deux dernières mesures. Au vu de la variabilité associée à celles-ci, disposer d'observations supplémentaires serait apprécié afin d'établir sans équivoque la tendance d'évolution de la matière sèche racinaire.

Steingrobe et al. (2001) estime une production racinaire totale en matières sèches entre 390-430 $g.m^{-2}$ et 400-550 $g.m^{-2}$ respectivement pour des sols limoneux et sableux. Elle est déterminée connaissant la longueur et le diamètre racinaire. La dernière observation de la biomasse racinaire sèche totale est quantifiée à $219.23 \pm 41.01 g.m^{-2}$. Pour rappel, le sol du site expérimental est un limon fin : la biomasse sèche est susceptible d'être sous-évaluée. En effet, les données de biomasses mesurées sont à mettre en perspective sachant que des pertes sont inévitables lors des prélèvements racinaires, de la conservation ou encore, du nettoyage. Oliveira et al. (2000) rapporte une perte due à la respiration de 5-10 % en matières sèches dans les 24 h suivant le prélèvement. En outre, Böhm (1979) exprime la possibilité de perdre de fines racines lors du nettoyage pouvant représenter jusqu'à 10 % de la biomasse sèche totale.

Le paramètre b de la fonction d'ajustement reflète la répartition de la biomasse sèche en fonction de la profondeur. Pour des paramètres a et c équivalents, une valeur élevée de b est associée à une fonction abrupte (Figure 6c). Ainsi, au plus faible est le paramètre, au plus homogène est la distribution. Une décroissance de celui-ci est constatée jusqu'à la mi-mai, rendant compte de l'expansion du système souterrain en profondeur (Figure 14b). D'une part, les représentations graphiques des profils de la biomasse racinaire cumulée en fonction de la profondeur démontrent la densification racinaire en profondeur. D'autre part, la Figure 17 met en exergue une augmentation de la profondeur racinaire avec le temps.

En ce qui concerne l'ordre de grandeur de la profondeur racinaire, Gregory et al. (1978) et Gales (1983) précise que les racines peuvent se déplacer jusqu'à 2 m de profondeur au cours de la saison. La profondeur racinaire varie néanmoins en fonction des conditions environnementales (Gregory, 1994) : celle-ci peut varier jusqu'à 1.4 m lorsque les ressources en eau sont optimales, et peut atteindre 1.6 m en conditions de sécheresse (Barraclough & Leigh, 1984). La profondeur racinaire observée est estimée à 36.5 cm le 21 mars, et à 116.1 cm le 27 juin ; ces valeurs sont inférieures à celles présentes dans la littérature. La méthode de détermination de la profondeur racinaire qui est associée à 95 % de la biomasse cumulée plutôt que la valeur à saturation, pourrait être à l'origine de cette observation plus faible. Fan et al. (2016) aborde une approche similaire d'ajustement de la distribution cumulée de la racine (biomasse ou longueur racinaire) avant de déterminer la profondeur maximale d'une part, et la profondeur qui retient la majeure partie des racines (soit 95 % de la valeur cumulée) d'autre part. Ces dernières sont évaluées à 150.4 cm et 103.8 cm respectivement, valeurs du même ordre de grandeur que les résultats obtenus. Outre cette raison, de nombreux facteurs peuvent limiter la profondeur de croissance des racines : la densité apparente du sol, sa texture, sa structure, le niveau de la nappe phréatique, ... (Canadell et al., 1996a).

Au cours de la période analysée, 50 % de la biomasse totale s'accumule dans les 20 premiers centimètres du sol (Figure 14c). Ce constat rejoint la profondeur observée par Fan et al. (2016) estimée à 16.8 cm. La Figure 15 reporte en graphique les biomasses racinaires par horizon au cours du temps. Il en ressort que les racines se concentrent dans l'horizon 0-15 cm sous la plante (Figure 15a). L'évolution de la biomasse au sein du premier horizon peut être mise en relation avec le développement du chevelu racinaire en surface (Fan et al., 2016) : la prolifération des fines racines justifie l'augmentation de la biomasse racinaire observée.

Différentes études observent une accumulation d'environ 65 % de la biomasse racinaire sèche totale dans l'horizon 0-30 cm (Fan et al., 2016 ; Gregory et al., 1978). Puisque que le système racinaire est responsable de puiser les ressources du sol, Gregory (1994) motive cette concentration de racines en surface par la présence de nutriments proches de la surface (résultant de la fertilisation par exemple). La présence d'une semelle de labour pourrait également être une cause d'une distribution racinaire condensée en surface (Bloom et al., 2002 ; Forde & Lorenzo, 2001). Barraclough et Leigh (1984), Barraclough et Weir (1988), Lipiec et al. (1991) et Unger et Kaspar (1994) démontrent la tendance que les racines ont d'être maintenues dans les couches superficielles du sol, au-dessus de la semelle de labour. En effet, le labour entraîne une compaction du sol qui limite la croissance des racines (Barzegar et al., 2004).

2 Calibration du sous-module d'allocation du carbone pour la production

La modification majeure réside dans l'adaptation de $Root(DS)$, soit le coefficient de partitionnement des racines (Figure 20a). Baret et al. (1992) relate une distribution exponentielle décroissante de l'allocation du carbone aux racines en fonction du stade de développement. Cette allure se retrouve dans le schéma d'allocation ajusté pour la saison 2018-2019 de même que celui défini sur base des mesures de biomasse 2022 (Figure 20a). *A contrario*, le paramétrage par défaut dans DAISY présentait une allure générale distincte qui surévaluait la part affectée aux racines.

Malgré cette correction de f_{root} , cela n'empêche que la biomasse aérienne dans les premiers stades de développement soit constamment surestimée (Figures 21 et 22). Une tendance serait d'augmenter la fraction allouée aux racines pour diminuer l'erreur de modélisation. Néanmoins, l'implémentation des schémas d'allocation à la saison 2021-2022 rend compte de la surévaluation de la biomasse racinaire que cela induirait ; celle-ci étant également plus importante que les mesures, l'erreur serait davantage plus élevée (Figure 22a). Par ailleurs, un autre effet escompté d'un f_{root} plus élevé est l'accentuation de l'erreur de la modélisation dans les stades de développement ultérieurs. Une telle modification de f_{root} se traduit par une fraction allouée à la biomasse aérienne plus réduite. Dès lors, la biomasse aérienne modélisée serait d'autant plus insuffisante (Figures 21a et 22b).

Palosuo et al. (2011) remarque une surestimation de la biomasse aérienne par DAISY ($RMSE_{Shoot} = 160.3 \text{ g.m}^{-2}$). Cela s'oppose aux résultats associés à la calibration de la saison 2018-2019 pour laquelle il en ressort une sous-évaluation de la biomasse aérienne et une erreur plus importante ($RMSE_{Shoot} = 311.65 \text{ g.m}^{-2}$). Par ailleurs, la Figure 22f souligne une erreur de prédiction de la biomasse totale au cours du temps. La modélisation fait appel en entrée aux mesures de production primaire brute : l'incertitude quant à celles-ci pourrait mener à une estimation biaisée de la biomasse totale. Une autre source d'erreur pourrait être relative aux autres processus en jeu (la respiration, la sénescence, ...) pour lesquels la valeur par défaut des paramètres a été employée. Une quantité excédentaire/déficitaire de carbone attribuée à la biomasse totale conduit inéluctablement à une modélisation incorrecte de l'allocation de la biomasse. En effet, Liu et al. (2020) précise que cette dernière dépend de l'accumulation totale de biomasse en plus des coefficients de partitionnement. La calibration du schéma d'allocation est dès lors rendue plus difficile. De plus, l'expression des coefficients de partitionnement au travers de PLF complexifie la tâche. D'une part, doivent être définis les stades phénologiques-clés (points entre lesquels sont linéairement interpolés les coefficients $Root(DS)$, $Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$) et d'autre part, doivent être identifiés les stades de développement sur lesquels intervenir.

Une autre limite de la calibration se justifie par le manque de données observées de biomasse :

- Pour la saison 2018-2019, la séparation tardive des feuilles et des tiges réduit le nombre de mesures à disposition. La comparaison entre le modèle et les observations de biomasse pour ces organes a pu seulement être établie pour la phase reproductive ($DS \in [1; 2]$). Or, une bonne compréhension des tenants et aboutissants des schémas d'allocation du carbone repose sur une modélisation sur toute la saison, incluant la phase végétative et reproductive.
- Dans le cas où la saison 2021-2022 aurait été employée pour la calibration, la situation opposée aurait été rencontrée. La modélisation n'aurait pu recouvrir que la période de l'émergence jusqu'au début de la phase reproductive ($DS \simeq 1.30$) ; le blé n'ayant pas encore atteint la maturité ($DS = 2$).
- Bien que le rendement en matière sèche des grains soit mesuré à la récolte, son évolution au cours de la saison de culture n'est pas estimée : seule la biomasse des épis est mesurée au cours du temps. Cela peut entraîner des approximations dans la calibration de W_{SOrg} puisqu'elle est comparée à la biomasse des épis qui n'est pas équivalente à celle du grain. En effet, en plus des grains, un épi se constitue du rachis, de glumes, de glumelles, ...

Enfin, il est possible de souligner la nécessité de disposer de mesures additionnelles de la biomasse des organes de stockage ; notamment, au-delà de $DS = 1.25$ (Figure 21b). À ce moment, la taille finale des grains est atteinte (Meier, 2001) et la période qui suit est cruciale puisque la remobilisation des réserves vers les grains est initiée peu avant, au stade $DS = 1.2$ (Section 3.2.1). Les réserves s'amenuisent ayant pour effet une diminution de la biomasse modélisée des tiges ce qui est bien reproduit (Figures 21d et 22d) (Bell & Incoll, 1990). Par ailleurs, le transfert de carbohydrates solubles induit une croissance en masse sèche du grain jusqu'à ce que la remobilisation ne s'estompe. À cet instant, le stade pâteux ($DS = 1.5$) est atteint et la masse sèche des grains devient constante ("Physiologie du blé", s. d.). Cette évolution de la matière sèche des grains est bien reflétée dans les sorties du modèle (Figure 21b) : la biomasse sèche des grains augmente avant d'atteindre un seuil dès $DS \simeq 1.5$. Cela se justifie par l'interruption de la remobilisation, qui résulte de l'arrêt de l'allocation de la biomasse des tiges vers les réserves (Figure 11).

3 Etude des effets potentiels de la sécheresse

Un stress lié à une sécheresse affecte le rendement des cultures en plus de leur développement (Barnabás et al., 2007). Le rendement en grains à la récolte dépend de l'effet conjoint entre le taux et la durée de remplissage du grain (Takahashi et al., 2001) ainsi que de la remobilisation des assimilats carbohydrateés mis en réserve dans les tiges (Bahlouli et al., 2008). Ces deux processus sont potentiellement affectés par un stress hydrique édaphique.

De nombreuses études reportent l'effet négatif de la sécheresse sur le rendement en grains qui résulte d'une réduction de la période de remplissage du grain (Asseng et al., 2015 ; Blum, 1997 ; Rezaei et al., 2015). La maturité survient dès lors plus tôt (Asseng et al., 2015), ce qui a également été remarqué à Loncée sur la saison 2021-2022. En outre, la sécheresse agit sur le taux de transfert des réserves vers les grains (Blum, 1997 ; "Physiologie du blé", s. d.).

Il est à noter qu'une réponse différente à la sécheresse est induite en fonction de la durée d'exposition au stress et du stade de développement où elle intervient. En fonction du stade affecté par la sécheresse, il a été remarqué que :

- à l'anthèse : le nombre de grains au mètre carré est diminué (Aiqing et al., 2018 ; Bergkamp et al., 2018 ; Farooq et al., 2012 ; Prasad & Djanaguiraman, 2014) ;
- après l'anthèse : le rendement en grains est limité à la suite d'une sénescence prématurée des feuilles qui conduit à une réduction de la photosynthèse, d'un taux du remplissage du grain moindre et d'une durée plus courte du remplissage du grain (Aiqing et al., 2018 ; Bergkamp et al., 2018 ; Farooq et al., 2011 ; Prasad & Djanaguiraman, 2014 ; Yang & Zhang, 2006).

Malheureusement, l'effet éventuel d'un stress lié à la sécheresse sur le rendement en grains ne peut être confirmé. Bien que la saison 2018-2019 ait été affectée par une sécheresse durant la phase de remplissage du grain, aucune donnée d'évolution de la biomasse des organes de stockage n'est disponible pour une année sans stress rendant délicat l'ajustement du schéma d'allocation. En revanche, une sécheresse est survenue lors de la phase végétative de la saison 2021-2022 et les possibles conséquences de cet événement peuvent être identifiées en confrontant les mesures de biomasses de la saison 2021-2022 aux différentes prédictions obtenues par le modèle pour lequel sont implémentés divers schémas d'allocation (DAISY, *Mesures 2022* et *Ajustement 2019*).

Le schéma d'allocation idéal pour la saison 2021-2022 reprendrait un partitionnement entre les parties souterraine et aérienne ($Root(DS)$) proche du schéma dans DAISY d'une part, et une répartition du carbone entre les organes aériens ($Leaf(DS)$ et $Stem(DS)$) dérivée de *Mesures 2022* d'autre part. Il est à noter que cette configuration correspond à l'inverse du cas rencontré pour la saison 2018-2019. Autrement dit, pour la saison 2021-2022, la fraction attribuée aux racines est favorisée et elle déteint notamment sur celle des feuilles ; le pic de $Stem(DS)$ est par ailleurs anticipé. L'effet conjoint de ces différences amène à une initiation de l'allocation aux organes de stockage dès le stade $DS \simeq 0.5$ (Figure 22e).

Le recours à ce schéma hypothétique implique en premier lieu une allocation plus élevée aux racines par rapport aux schémas de DAISY et de *Ajustement 2019*. Cette nécessité en assimilats photosynthétiques pourrait être corrélée à la sécheresse survenue durant la phase végétative. Selon Liu et al. (2020), la sécheresse affecte le partitionnement de la biomasse en plus d'impacter la croissance du grain. Que ce soit la biomasse aérienne ou souterraine, elles sont toutes les deux affectées par ce stress (Chen et al., 2021). En effet, Poorter et al. (2012) met en évidence une augmentation de la part allouée aux racines au détriment des tiges et plus particulièrement, des feuilles. Le système racinaire est responsable de puiser la ressource en eau du sol (Chen et al., 2021). Or, la biomasse de la plante est étroitement liée à la disponibilité des ressources (Luo et al., 1994 ; Luo & Weng, 2011). Mccarthy et Enquist (2007) démontre que la plante privilégie l'allocation des assimilats photosynthétiques à l'organe acquérant la ressource limitante. Dans ce cas-ci, l'eau est la ressource limitante et investir dans le développement de la partie souterraine permet à la plante de favoriser l'absorption de l'eau et des nutriments minéraux dont elle en a besoin (Zhou et al., 2020). Par ailleurs, la réduction de la biomasse aérienne permet de limiter les pertes en eau (Farooq et al., 2012 ; Méndez & Karlsson, 2007 ; Pereira & Chaves, 1995).

L'allocation à promouvoir pour la saison 2021-2022 tient compte d'une priorité de la fraction allouée aux tiges par rapport aux feuilles en situation déficitaire (Figures 19 et 12). À nouveau, cette adaptation reflète une stratégie de réduction des pertes en eau puisque les feuilles transpirent plus que les tiges. De plus, cette modification serait en accord avec le constat de Ratjen et al. (2016) : l'allocation aux feuilles est réduite sous l'effet de la sécheresse. Ce changement de répartition pourrait également être motivée par la stimulation de la constitution des réserves en prévision du remplissage des grains dont la durée se voit être réduite sous l'effet d'une sécheresse (Blum, 1997). Dans l'optique de compenser la perte en rendements qui en découle, le taux d'accumulation de la matière sèche dans les grains est amélioré (Blum, 1997). Ce taux de remplissage du grain dépend de la disponibilité des assimilats photosynthétiques d'une part, et de la capacité de remobilisation des réserves vers les grains d'autre part (Blum et al., 1994 ; Ehdaie et al., 2006 ; Li et al., 2013). Yang et Zhang (2006) remarque qu'en cas de sécheresse édaphique, une sénescence prématurée des feuilles est favorisée de même que le transfert des carbohydrates solubles depuis les réserves vers les grains. Ainsi, favoriser la biomasse des tiges au détriment de celle des feuilles renforce la part de biomasse mise en réserve en attendant d'être redistribuée vers les organes de stockage.

Cinquième partie

Conclusion et perspectives

Au terme de ce travail, il en résulte que l'indépendance du modèle carbone-plante intégré initialement dans DAISY a exigé des modifications majeures telles que la révision de l'implémentation de la remobilisation des réserves vers les grains. Par ailleurs, le sous-module d'allocation a été calibré pour la culture de froment développée en 2018-2019. Cette calibration présente néanmoins des limites. D'une part, le schéma d'allocation du carbone repose sur des coefficients de partitionnement exprimés au moyen de PLF ayant été manuellement mis à jour. D'autre part, les données à disposition sont restreintes. Il est conseillé de distinguer la biomasse foliaire de celle des tiges durant la phase végétative et, de mesurer la biomasse des grains au cours de la saison ; la biomasse des organes de stockage étant apparentée à celle des épis dans le cadre de ce travail.

L'analyse de divers schémas d'allocation implémentés à la saison 2021-2022 rend compte des effets d'un stress lié à une sécheresse précoce. L'allocation du carbone est adaptée de sorte à favoriser le système racinaire, responsable d'acquérir l'eau et les nutriments du sol. Le partitionnement de la biomasse aérienne est également ajusté : une priorité est accordée aux tiges au détriment des feuilles dont la sénescence survient prématurément. Cela permet de réduire les pertes en eau en plus de favoriser la mise en réserves des assimilats contribuant au remplissage du grain dans les stades de développement ultérieurs.

Enfin, les simulations ont permis de mettre en exergue un problème relatif à l'évaluation de la biomasse totale. L'allocation interagit avec d'autres processus tels que la respiration, la mort des racines et des feuilles, ... pouvant altérer les prédictions de biomasse. Dès lors, il serait intéressant d'investiguer plus en détail le bilan carbone afin d'en identifier la cause.

Bibliographie

Abrahamsen, P. (2015). Daisy Tutorial.

Abrahamsen, P. & Hansen, S. (2000). Daisy : an open soil-crop-atmosphere system model. *Environmental Modelling & Software*, 15(3), 313-330. [https://doi.org/10.1016/S1364-8152\(00\)00003-7](https://doi.org/10.1016/S1364-8152(00)00003-7)

Aiqing, S., Somayanda, I., Sebastian, S. V., Singh, K., Gill, K., Prasad, P. V. V. & Jagadish, S. V. K. (2018). Heat stress during flowering affects time of day of flowering, seed set, and grain quality in spring wheat. *Crop Science*, 58(1), 380-392. <https://doi.org/10.2135/cropsci2017.04.0221>

Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D. & Smith, M. (1998). Crop evapotranspiration - guidelines for computing crop water requirements. *FAO Irrigation and drainage paper* 56.

Anwar, M. R., Liu, D. L., Macadam, I. & Kelly, G. (2013). Adapting agriculture to climate change : a review. *Theoretical and Applied Climatology*, 113(1), 225-245. <https://doi.org/10.1007/s00704-012-0780-1>

Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rötter, R. P., Lobell, D. B., Cammarano, D., Kimball, B. A., Ottman, M. J., Wall, G. W., White, J. W., Reynolds, M. P., Alderman, P. D., Prasad, P. V. V., Aggarwal, P. K., Anothai, J., Basso, B., Biernath, C., Challinor, A. J., De Sanctis, G., ... Zhu, Y. (2015). Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change*, 5(2), 143-147. <https://doi.org/10.1038/nclimate2470>

Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, S., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A. S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J. A., Granier, A., Grünwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R. & Vesa, T. (2000). Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests : the EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research*, 30(1), 113-175. Récupérée 14 août 2022, à partir de <https://research.wur.nl/en/publications/estimates-of-the-annual-net-carbon-and-water-exchange-of-forests->

Bahlouli, F., Bouzerzour, H. & Benmahammed, A. (2008). Effets de la vitesse et de la durée du remplissage du grain ainsi que de l'accumulation des assimilats de la tige dans l'élaboration du rendement du blé dur (*Triticum durum* Desf.) dans les conditions de culture des hautes plaines orientales d'Algérie. *BASE*. Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=2122>

Baret, F., Olios, A. & Luciani, J. (1992). Root biomass fraction as a function of growth degree days in wheat. *Plant and Soil*, 140(1), 137-144. Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://www.jstor.org/stable/42937965>

Barnabás, B., Jäger, K. & Fehér, A. (2007). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment*, 0(0). <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>

Barracough, P. B. & Leigh, R. A. (1984). The growth and activity of winter wheat roots in the field : the effect of sowing date and soil type on root growth of high-yielding crops. *The Journal of Agricultural Science*, 103(1), 59-74. <https://doi.org/10.1017/S002185960004332X>

- Barraclough, P. B. & Weir, A. H. (1988). Effects of a compacted subsoil layer on root and shoot growth, water use and nutrient uptake of winter wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 110(2), 207-216. <https://doi.org/10.1017/S0021859600081235>
- Barzegar, A., Mossavi, M., Asoodar, M. & Herbert, S. (2004). Root Mass Distribution of Winter Wheat as Influenced by Different Tillage Systems in Semi Arid Region. *Journal of Agronomy*, 3(3), 223-228. <https://doi.org/10.3923/ja.2004.223.228>
- Bell, C. J. & Incoll, L. D. (1990). The redistribution of assimilate in field-grown winter wheat. *Journal of Experimental Botany*, 41(8), 949-960. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.8.949>
- Bergkamp, B., Impa, S. M., Asebedo, A. R., Fritz, A. K. & Jagadish, S. V. K. (2018). Prominent winter wheat varieties response to post-flowering heat stress under controlled chambers and field based heat tents. *Field Crops Research*, 222, 143-152. Récupérée 10 août 2022, à partir de <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20183179661>
- Bernier, D. (2021). Protéger la souveraineté et la diversité agricoles et alimentaires. *Relations*, (813), 23-26. Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://www.erudit.org/en/journals/rel/2021-n813-rel06081/96106ac/>
- Berntsen, J., Petersen, B., Jacobsen, B., Olesen, J. & Hutchings, N. (2003). Evaluating nitrogen taxation scenarios using the dynamic whole farm simulation model FASSET. *Agricultural Systems*, 76(3), 817-839. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00111-7](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00111-7)
- Bloom, A. J., Meyerhoff, P. A., Taylor, A. R. & Rost, T. L. (2002). Root development and absorption of ammonium and nitrate from the rhizosphere. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21(4), 416-431. <https://doi.org/10.1007/s00344-003-0009-8>
- Blum, A. (1997). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. In H.-J. Braun, F. Altay, W. E. Kronstad, S. P. S. Beniwal & A. McNab (Éd.), *Wheat : prospects for global improvement* (p. 135-141). Springer Netherlands. Récupérée 15 juin 2022, à partir de http://link.springer.com/10.1007/978-94-011-4896-2_19
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. & Shpiler, L. (1994). Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology*, 21(6), 771. <https://doi.org/10.1071/PP9940771>
- Böhm, W. (1979). Techniques of Root Washing. In W. D. Billings, F. Golley, O. L. Lange & J. S. Olson (typeredactors), *Methods of Studying Root Systems* (p. 115-124). Springer Berlin Heidelberg. Récupérée 13 août 2022, à partir de http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-67282-8_11
- Boogaard, H. L., Diepen, C. A. v., Rotter, R. P., Cabrera, J. M. C. A. & Laar, H. H. v. (1998). *WOFOST 7.1 ; user's guide for the WOFOST 7.1 crop growth simulation model and WOFOST Control Center 1.5* (N° 52). SC. Wageningen. Récupérée 28 février 2022, à partir de <https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/309027>
- Brisson, N., Gary, C., Justes, E., Roche, R., Mary, B., Ripoche, D., Zimmer, D., Sierra, J., Bertuzzi, P., Burger, P., Bussi re, F., Cabidoche, Y. M., Cellier, P., Debaeke, P., Gaudill re, J. P., H nault, C., Maraux, F., Seguin, B. & Sinoquet, H. (2003). An overview of the crop model stics. *European Journal of Agronomy*, 18(3), 309-332. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(02\)00110-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00110-7)

- Brisson, N., Launay, M., Mary, Bruno & Beaudoin, Nicolas. (2008). *Conceptual Basis, Formalisations and Parameterization of the Stics Crop Model*. Editions Quae. Récupérée 28 février 2022, à partir de <http://international.scholarvox.com/book/40000894>
- Buysse, P., Bodson, B., Debacq, A., De Ligne, A., Heinesch, B., Manise, T., Moureaux, C. & Aubinet, M. (2017). Carbon budget measurement over 12 years at a crop production site in the silty-loam region in Belgium. *Agricultural and Forest Meteorology*, *246*, 241-255. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.07.004>
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. B., Mooney, H. A., Sala, O. E. & Schulze, E.-D. (1996a). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, *108*(4), 583-595. <https://doi.org/10.1007/BF00329030>
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. B., Mooney, H. A., Sala, O. E. & Schulze, E.-D. (1996b). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, *108*(4), 583-595. <https://doi.org/10.1007/BF00329030>
- Ceballos-Núñez, V., Müller, M. & Sierra, C. A. (2020). Towards better representations of carbon allocation in vegetation : a conceptual framework and mathematical tool. *Theoretical Ecology*, *13*(3), 317-332. <https://doi.org/10.1007/s12080-020-00455-w>
- Chen, X., Zhu, Y., Ding, Y., Pan, R., Shen, W., Yu, X. & Xiong, F. (2021). The relationship between characteristics of root morphology and grain filling in wheat under drought stress. *PeerJ*, *9*, e12015. <https://doi.org/10.7717/peerj.12015>
- Colsaet, A., Laurans, Y. & Levrel, H. (2018). What drives land take and urban land expansion ? a systematic review. *Land Use Policy*, *79*, 339-349. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2018.08.017>
- Delhez, L. (2019). Mechanistic modelling of cropland and grassland ecosystems : focus on the carbon cycle and on plant phenology. Récupérée 14 août 2022, à partir de <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/8019>
- Donatelli, M., Russell, G., Rizzoli, A. E., Acutis, M., Adam, M., Athanasiadis, I. N., Balderacchi, M., Bechini, L., Belhouchette, H., Bellocchi, G., Bergez, J.-E., Botta, M., Braudeau, E., Bregaglio, S., Carlini, L., Casellas, E., Celette, F., Ceotto, E., Charron-Moirez, M. H., ... Zerourou, A. (2010). A component-based framework for simulating agricultural production and externalities. In F. M. Brouwer & M. K. Ittersum (Éd.), *Environmental and agricultural modeling* : (p. 63-108). Springer Netherlands. Récupérée 28 février 2022, à partir de http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-3619-3_4
- Dong, K., Hochman, G., Zhang, Y., Sun, R., Li, H. & Liao, H. (2018). CO2 emissions, economic and population growth, and renewable energy : empirical evidence across regions. *Energy Economics*, *75*, 180-192. <https://doi.org/10.1016/j.eneco.2018.08.017>
- Drought effect on plant biomass allocation : A meta-analysis - Eziz - 2017 - Ecology and Evolution - Wiley Online Library*. (s. d.). Récupérée 15 août 2022, à partir de <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.3630>

- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat : II. postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Science*, 46(5), 2093-2103. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.01.0013>
- Ehdaie, B., Alloush, G. & Waines, J. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*, 106(1), 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.012>
- Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z. & Fang, J. (2017). Drought effect on plant biomass allocation : a meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 7(24), 11002-11010. <https://doi.org/10.1002/ece3.3630>
- Fan, J., McConkey, B., Wang, H. & Janzen, H. (2016). Root distribution by depth for temperate agricultural crops. *Field Crops Research*, 189, 68-74. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.02.013>
- FAO. (s. d.). *Comment nourrir le monde en 2050*.
- FAOSTAT. (s. d.). Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://www.fao.org/faostat/fr/#data/RL/visualize>
- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A. & Siddique, K. H. M. (2012). Drought stress in plants : an overview. In R. Aroca (Éd.), *Plant responses to drought stress : from morphological to molecular features* (p. 1-33). Springer. Récupérée 10 août 2022, à partir de https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_1
- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J. A. & Siddique, K. H. (2011). Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(6), 491-507. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.615687>
- Forde, B. & Lorenzo, H. (2001). Forde, B. & Lorenzo, H. The nutritional control of root development. *Plant Soil* 232, 51-68. *Plant and Soil*, 232, 51-68. <https://doi.org/10.1023/A:1010329902165>
- Franklin, O., Johansson, J., Dewar, R. C., Dieckmann, U., McMurtrie, R. E., Brännström, Å. & Dybzinski, R. (2012). Modeling carbon allocation in trees : a search for principles. *Tree Physiology*, 32(6), 648-666. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr138>
- Frasier, I., Noellemeyer, E., Fernández, R. & Quiroga, A. (2016). Direct field method for root biomass quantification in agroecosystems. *MethodsX*, 3, 513-519. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2016.08.002>
- Gales, K. (1983). Yield variation of wheat and barley in Britain in relation to crop growth and soil conditions—a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 34(10), 1085-1104. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740341008>
- Gielen, B., Acosta, M., Altimir, N., Buchmann, N., Cescatti, A., Ceschia, E., Fleck, S., Hörtnagl, L., Klumpp, K., Kolari, P., Lohila, A., Loustau, D., Marañón-Jimenez, S., Manise, T., Matteucci, G., Merbold, L., Metzger, C., Moureaux, C., Montagnani, L., . . . Wohlfahrt, G. (2018). Ancillary vegetation measurements at ICOS ecosystem stations. *International Agrophysics*, 32(4), 645-664. <https://doi.org/10.1515/intag-2017-0048>

- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S. M. & Toulmin, C. (2010). Food Security : The Challenge of Feeding 9 Billion People. *Science*, *327*(5967), 812-818. <https://doi.org/10.1126/science.1185383>
- Goudriaan, J. & Van Laar, H. H. (1994). *Modelling Potential Crop Growth Processes* (T. 2). Springer Netherlands. Récupérée 15 août 2022, à partir de <http://link.springer.com/10.1007/978-94-011-0750-1>
- Gregory, P. J., McGowan, M., Biscoe, P. V. & Hunter, B. (1978). Water relations of winter wheat : 1. growth of the root system. *The Journal of Agricultural Science*, *91*(1), 91-102. <https://doi.org/10.1017/S0021859600056653>
- Gregory, P. J. (1994). Root growth and activity. *Physiology and determination of crop yield* (p. 65-93). John Wiley & Sons, Ltd. Récupérée 14 août 2022, à partir de <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2134/1994.physiologyanddetermination.c5>
- Gyldengren, J. G., Abrahamsen, P., Olesen, J. E., Styczen, M., Hansen, S. & Gislum, R. (2020). Effects of winter wheat N status on assimilate and N partitioning in the mechanistic agroecosystem model DAISY. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *206*(6), 784-805. <https://doi.org/10.1111/jac.12412>
- Hansen, S., Abrahamsen, P., Petersen, C. T. & Styczen, M. (2012). Daisy : model use, calibration, and validation. *Transactions of the ASABE*, *55*(4), 1317-1335. <https://doi.org/10.13031/2013.42244>
- Hansen, S., Jensen, H. E. & Nielsen, N. E. (1991). Simulation of nitrogen dynamics and biomass production in winter wheat using the danish simulation model DAISY, 15.
- Hansen, S. (1990). Daisy, a flexible soil-plant-atmosphere system model, 47.
- Hoad, S. P., G Russell, Bingham, I. J. & M E Lucas. (2000, mai). *Management of cereal root systems* (RR 43). Agriculture ; Horticulture Development Board.
- IPCC. (2022, février 12). *IPCC climate report 2022 summary : the key findings* [Selectra]. Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://climate.selectra.com/en/news/ipcc-report-2022>
- IPPC. (2022). *Summary for Policymakers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, New York, NY, USA. <https://climate.selectra.com/en/news/ipcc-report-2022>
- Jalota, S. K., Vashisht, B. B., Sharma, S. & Kaur, S. (2018). *Understanding climate change impacts on crop productivity and water balance*. Récupérée 1 août 2022, à partir de <https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&scope=site&db=nlebk&db=nlabk&AN=1587746>
- Jones, J., Antle, J. M., Basso, B., Boote, K. J., Conant, R. T., Foster, I., Godfray, H. C. J., Herrero, M., Howitt, R. E., Janssen, S., Keating, B. A., Munoz-Carpena, R., Porter, C. H., Rosenzweig, C. & Wheeler, T. R. (2017). Brief history of agricultural systems modeling. *Agricultural Systems*, *155*, 240-254. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2016.05.014>
- Jones, J., Hoogenboom, G., Porter, C., Boote, K., Batchelor, W., Hunt, L., Wilkens, P., Singh, U., Gijsman, A. & Ritchie, J. (2003). The DSSAT cropping system model. *European Journal of Agronomy*, *18*(3), 235-265. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(02\)00107-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00107-7)

- Kersebaum, K. (2007). Modelling nitrogen dynamics in soil–crop systems with HERMES. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 77(1), 39-52. <https://doi.org/10.1007/s10705-006-9044-8>
- Kersebaum, K. (2015, octobre 26). Special Features of the HERMES Model and Additional Procedures for Parameterization, Calibration, Validation, and Applications. In L. R. Ahuja & L. Ma (Éd.), *Advances in Agricultural Systems Modeling* (p. 65-94). American Society of Agronomy; Soil Science Society of America. Récupérée 4 mars 2022, à partir de <http://doi.wiley.com/10.2134/advagricsystmodel2.c2>
- Kirby, E. J. M. & Rackham, O. (1971). A Note on the Root Growth of Barley. *The Journal of Applied Ecology*, 8(3), 919. <https://doi.org/10.2307/2402691>
- Kon Kam King, J., Granjou, C., Fournil, J. & Cecillon, L. (2018). Soil sciences and the french 4 per 1000 initiative—the promises of underground carbon. *Energy Research & Social Science*, 45, 144-152. <https://doi.org/10.1016/j.erss.2018.06.024>
- Lacointe, A. (2000). Carbon allocation among tree organs : a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 57(5), 521-533. <https://doi.org/10.1051/forest:2000139>
- Li, H., Cai, J., Jiang, D., Liu, F., Dai, T. & Cao, W. (2013). Carbohydrates accumulation and remobilization in wheat plants as influenced by combined waterlogging and shading stress during grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199(1), 38-48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2012.00532.x>
- Lipiec, J., Hansson, I., Tarkiewicz, S. & Kossowski, J. (1991). Soil physical properties and growth of spring barley as related to the degree of compactness of two soils. *Soil and Tillage Research*, 19(2), 307-317. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(91\)90098-I](https://doi.org/10.1016/0167-1987(91)90098-I)
- Liu, B., Liu, L., Asseng, S., Zhang, D., Ma, W., Tang, L., Cao, W. & Zhu, Y. (2020). Modelling the effects of post-heading heat stress on biomass partitioning, and grain number and weight of wheat (G. Rebetzke, Éd.). *Journal of Experimental Botany*, 71(19), 6015-6031. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa310>
- Lognoul, M., Debacq, A., De Ligne, A., Dumont, B., Manise, T., Bodson, B., Heinesch, B. & Aubinet, M. (2019). N₂O flux short-term response to temperature and topsoil disturbance in a fertilized crop : an eddy covariance campaign. *Agricultural and Forest Meteorology*, 271, 193-206. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.02.033>
- Luo, Y., Field, C. B. & Mooney, H. A. (1994). Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated [CO₂]: interactions among carbon, nitrogen, and growth*. *Plant, Cell & Environment*, 17(11), 1195-1204. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1994.tb02017.x>
- Luo, Y. & Weng, E. (2011). Dynamic disequilibrium of the terrestrial carbon cycle under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(2), 96-104. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.003>
- Marcelis, L. F. M. & Heuvelink, E. (2007). Concepts of modelling carbon allocation among plant organs. *Frontis*, 103-111. Récupérée 21 février 2022, à partir de <https://library.wur.nl/ojs/index.php/frontis/article/view/1375>

- Martre, P., Wallach, D., Asseng, S., Ewert, F., Jones, J. W., Rötter, R. P., Boote, K. J., Ruane, A. C., Thorburn, P. J., Cammarano, D., Hatfield, J. L., Rosenzweig, C., Aggarwal, P. K., Angulo, C., Basso, B., Bertuzzi, P., Biernath, C., Brisson, N., Challinor, A. J., ... Wolf, J. (2015). Multimodel ensembles of wheat growth : many models are better than one. *Global Change Biology*, *21*(2), 911-925. <https://doi.org/10.1111/gcb.12768>
- Mccarthy, M. C. & Enquist, B. J. (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, *21*(4), 713-720. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01276.x>
- Meier, U. (2001). *Growth stages of mono-and dicotyledonous plants*.
- Méndez, M. & Karlsson, P. S. (2007). Equivalence of three allocation currencies as estimates of reproductive allocation and somatic cost of reproduction in *pinguicula vulgaris*. *Plant Biology*, *9*(4), 462-468. <https://doi.org/10.1055/s-2007-964965>
- Mokany, K., Raison, R. J. & Prokushkin, A. S. (2006). Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, *12*(1), 84-96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Mueller, K. E., LeCain, D. R., McCormack, M. L., Pendall, E., Carlson, M. & Blumenthal, D. M. (2018). Root responses to elevated CO₂, warming and irrigation in a semi-arid grassland : integrating biomass, length and life span in a 5-year field experiment. *Journal of Ecology*, *106*(6), 2176-2189. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12993>
- Müller, I., Schmid, B. & Weiner, J. (2000). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *3*(2), 115-127. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00007>
- Norby, R. J. & Luo, Y. (2004). Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist*, *162*(2), 281-293. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01047.x>
- Oliveira, M. d. R. G., van Noordwijk, M., Gaze, S. R., Brouwer, G., Bona, S., Mosca, G. & Hairiah, K. (2000). Auger sampling, ingrowth cores and pinboard methods. In A. L. Smit, A. G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellerin & S. C. van de Geijn (Éd.), *Root methods* (p. 175-210). Springer Berlin Heidelberg. Récupérée 10 juin 2022, à partir de http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-04188-8_6
- Palosuo, T., Kersebaum, K. C., Angulo, C., Hlavinka, P., Moriondo, M., Olesen, J. E., Patil, R. H., Ruget, F., Rumbaur, C., Takáč, J., Trnka, M., Bindi, M., Çaldağ, B., Ewert, F., Ferrise, R., Mirschel, W., Şaylan, L., Šiška, B. & Rötter, R. (2011). Simulation of winter wheat yield and its variability in different climates of europe : a comparison of eight crop growth models. *European Journal of Agronomy*, *35*(3), 103-114. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.05.001>
- Pastorello, G., Trotta, C., Canfora, E., Chu, H., Christianson, D., Cheah, Y.-W., Poindexter, C., Chen, J., Elbashandy, A., Humphrey, M., Isaac, P., Polidori, D., Reichstein, M., Ribeca, A., van Ingen, C., Vuichard, N., Zhang, L., Amiro, B., Ammann, C., ... Papale, D. (2020). The FLUXNET2015 dataset and the ONEFlux processing pipeline for eddy covariance data. *Scientific Data*, *7*(1), 225. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0534-3>

- Pedersen, A., Zhang, K., Thorup-Kristensen, K. & Jensen, L. S. (2010). Modelling diverse root density dynamics and deep nitrogen uptake—a simple approach. *Plant and Soil*, *326*(1), 493-510. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0028-8>
- Pellerin, S., Bamière, L., Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Daroussin, J., Delacote, P., Delame, N., Gastal, F., . . . Rechauchère, O. (2020, décembre). *Stocker du carbone dans les sols français. Quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût?* (Other). INRA. Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03163517>
- Pereira, J. S. & Chaves, M. M. (1995). Plant Responses to Drought Under Climate Change in Mediterranean-Type Ecosystems. In J. M. Moreno & W. C. Oechel (Éd.). *O. L. Lange & H. A. Mooney (typoredactors), Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems* (p. 140-160). Springer New York. Récupérée 10 août 2022, à partir de http://link.springer.com/10.1007/978-1-4612-4186-7_7
- Physiologie du blé : Huit semaines pour remplir un grain* [Agriculture du Maghreb]. (s. d.). Récupérée 15 août 2022, à partir de <https://www.agri-mag.com/2021/05/26/physiologie-du-ble-huit-semaines-pour-remplir-un-grain/>
- Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P. & Mommer, L. (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots : meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, *193*(1), 30-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>
- Prasad, P. V. V. & Djanaguiraman, M. (2014). Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress : sensitive stages and thresholds for temperature and duration. *Functional plant biology : FPB*, *41*(12), 1261-1269. <https://doi.org/10.1071/FP14061>
- Ratjen, A. M., Neukam, D. & Kage, H. (2016). A simple drought-sensitive model for leaf : stem partitioning of wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *202*(4), 300-308. <https://doi.org/10.1111/jac.12165>
- Rezaei, E. E., Siebert, S. & Ewert, F. (2015). Intensity of heat stress in winter wheat—phenology compensates for the adverse effect of global warming. *Environmental Research Letters*, *10*(2), 024012. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/2/024012>
- Rosenzweig, C. & Parry, M. L. (1994). Potential impact of climate change on world food supply. *Nature*, *367*(6459), 133-138. <https://doi.org/10.1038/367133a0>
- Steingrobe, B., Schmid, H., Gutser, R. & Claassen, N. (2001). Root production and root mortality of winter wheat grown on sandy and loamy soils in different farming systems. *Biology and Fertility of Soils*, *33*(4), 331-339. <https://doi.org/10.1007/s003740000334>
- Stöckle, C. O., Donatelli, M. & Nelson, R. (2003). CropSyst, a cropping systems simulation model. *European Journal of Agronomy*, *18*(3), 289-307. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(02\)00109-0](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(02)00109-0)
- Takahashi, T., Chevalier, P. & Rupp, R. (2001). Storage and remobilization of soluble carbohydrates after heading in different plant parts of a winter wheat cultivar. *Plant Production Science*, *4*(3), 160-165. <https://doi.org/10.1626/pps.4.160>

- Troughton, A. (1962). *The Roots of Temperate Cereals (wheat, Barley, Oats and Rye)*. Commonwealth Agricultural Bureaux. <https://books.google.be/books?id=17BLAQAAIAAJ>
- Unger, P. W. & Kaspar, T. C. (1994). Soil compaction and root growth : a review. *Agronomy Journal*, 86(5), 759-766. <https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600050004x>
- United Nations, P. D., Department of Economic {and} Social Affairs. (2022, juillet 11). *World Population Prospects 2022 : Summary of Results*. United Nations.
- Utilisation du sol en Wallonie* [Iweps]. (s. d.). Récupérée 31 juillet 2022, à partir de <https://www.iweps.be/indicateur-statistique/utilisation-du-sol/>
- Valentin, C. (2021). Défendre les sols pour nourrir le monde. *Le Déméter 2021* (p. 115-138). IRIS éditions. Récupérée 9 août 2022, à partir de <https://www.cairn.info/le-demeter--0011662117-p-115.htm>
- Van De Vijver, E., Delbecque, N., Verdoodt, A. & Seuntjens, P. (2020). Estimating the urban soil information gap using exhaustive land cover data : the example of flanders, belgium. *Geoderma*, 372, 114371. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114371>
- van Noordwijk, M., Floris, J. & Jager, A. d. (1985). Sampling schemes for estimating root density distribution in cropped fields. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 33(3), 241-261. <https://doi.org/10.18174/njas.v33i3.16839>
- Wallach, D., Makowski, D., Jones, J. W. & Brun, F. (2018). *Working with Dynamic Crop Models : Methods, Tools and Examples for Agriculture and Environment* (3rd ed). Academic press.
- Weiner, J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4), 207-215. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00083>
- Welbank, P., Gibb, M., Taylor, P. & Williams, E. (1974). Root Growth of cereal crops , rothamsted experimental station report for 1973 part 2, 42 pages. <https://doi.org/10.23637/ERADOC-1-34632>
- White, J. W., Hoogenboom, G., Kimball, B. A. & Wall, G. W. (2011). Methodologies for simulating impacts of climate change on crop production. *Field Crops Research*, 124(3), 357-368. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.07.001>
- World Summit on Food Security : Documents de travail*. (s. d.). Récupérée 15 août 2022, à partir de <https://www.fao.org/wsfs/wsfs-list-documents/wsfs-issuesbriefs/fr/>
- Xia, J., Yuan, W., Wang, Y.-P. & Zhang, Q. (2017). Adaptive carbon allocation by plants enhances the terrestrial carbon sink. *Scientific Reports*, 7(1), 3341. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03574-3>
- Yang, J. & Zhang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 169(2), 223-236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01597.x>
- Yin, X. & Schapendonk, A. H. C. M. (2004). Simulating the partitioning of biomass and nitrogen between roots and shoot in crop and grass plants. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 51(4), 407-426. [https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(04\)80005-8](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(04)80005-8)

Zhou, L., Hong, Y., Li, C., Lu, C., He, Y., Shao, J., Sun, X., Wang, C., Liu, R., Liu, H., Zhou, G. & Zhou, X. (2020). Responses of biomass allocation to multi-factor global change : a global synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 304, 107115. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107115>