



HAL
open science

Influence de la structure des couverts végétaux en télédétection de la fluorescence chlorophyllienne

Antoine Fournier

► **To cite this version:**

Antoine Fournier. Influence de la structure des couverts végétaux en télédétection de la fluorescence chlorophyllienne. Instrumentations et Détecteurs [physics.ins-det]. Ecole Polytechnique X, 2011. Français. NNT: . pastel-00794011

HAL Id: pastel-00794011

<https://pastel.hal.science/pastel-00794011>

Submitted on 24 Feb 2013

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

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



THÈSE DE DOCTORAT DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE

Présentée par :

Antoine Fournier

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'École Polytechnique

Spécialité : Physique, Télédétection, Environnement

Influence de la structure des couverts végétaux en télédétection de la fluorescence chlorophyllienne

Soutenue le 28 Novembre 2011 devant le jury composé de :

Vincent Cassé	Directeur du LMD	Président
Frédéric Baret	Directeur de Recherche, INRA	Rapporteur
Jean Philippe Gastellu-Etchegorry	Professeur, Univ. Paul Sabatier, CESBIO	Rapporteur
Ismaël Moya	Directeur de Recherche, LMD	Directeur de thèse
Dominique Dubet	Ingénieur instr. Opt. EOS, EADS-Astrium	Référént industrie
Michaël Chelle	Directeur de Recherche, INRA	Examineur
Fermín Morales Iribas	Professeur, Univ. de Navarra, CSIC	Examineur

Thèse préparée au Laboratoire de Météorologie Dynamique
École Polytechnique

À mes parents,
... et mes professeurs

*« Il faut être rameur avant de tenir le gouvernail,
avoir gardé la proue et observé les vents
avant de gouverner soi-même le navire. »*
Aristophane – *Les Cavaliers*

Remerciements

Une thèse, c'est trois ans de découverte, d'aventures et de rencontres. Autant de compagnons de route qui scruteront cette page avec attention car on leur doit bien un petit mot, un petit quelque chose, même si ce n'est qu'un remerciement. C'est donc avec appréhension que j'entame l'exercice délicat des remerciements à toutes celles et ceux sans qui ce mémoire ne serait pas.

Je remercie tout d'abord mon directeur de thèse Ismaël Moya de m'avoir accueilli dans l'équipe fluorescence et télédétection du LMD, pour sa disponibilité tout au long de ces années de travail ainsi que Yves Goulas qui a co-encadré cette thèse.

Je remercie également la société EADS-Astrium qui a financé cette étude, en particulier Frederick Pasternak et Michel Dubet.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance envers tous les membres du jury, Jean Philippe Gastellu-Etchegorry et Frédéric Baret qui ont accepté l'ingrate tâche d'être rapporteurs mais également Fermín Morales, Michaël Chelle et Vincent Cassé, qui ont dû eux aussi parcourir ces quelques pages...

Je remercie Abderhamane Ounis, Sebastien Champagne pour leur savoir-faire et leur bonne humeur inoxydable toujours bienvenue et parfois salvatrice durant les campagnes expérimentales.

Je remercie les différents thésards de l'équipe fluorescence dont les travaux successifs ont servi de socle à cette étude. En particulier, je remercie Fabrice Daumard qui a rempli son rôle de sempai en affrontant les épreuves de la thèse un peu avant moi, me permettant d'anticiper les coups de tabacs et les grains.

Au-delà des membres de l'équipe fluorescence, je voudrais remercier les membres du laboratoire de météorologie dynamique. En tout premier lieu, l'indispensable et vitale équipe administrative du LMD Martine Roux, Eliane Rier, Mariame Seydi et Stéphane Sportouche pour leur patience et leur dévouement. Les directeurs Hervé Le Treut et Vincent Cassé pour leurs oreilles attentives et bienveillantes. Enfin le personnel du site de l'X du LMD avec qui j'ai passé d'excellents moments sportifs, festifs mais aussi scientifiques. Convaincu que le LMD restera le meilleur labo de foot de l'école.

Je veux adresser un remerciement particulier à l'équipe SIRTA pour leur soutien logistique.

Mais ma thèse ne s'est pas déroulée uniquement dans mon laboratoire francilien. Pour mes campagnes de terrain, j'ai suivi le Mistral jusqu'à trouver un ciel dégagé. C'est donc au pied d'une grue sur le site de l'INRA d'Avignon que j'ai passé mes étés durant ces trois années. Je tiens à remercier les personnels de EMMAH, Nadine Bertrand et Véronique Desfond pour leur savoir-faire expérimental et leur bonne humeur lors des looongues mesures destructives, Jean François Hanocq et Olivier Marloie pour leur appui tout terrain indéfectible, Estelle Ebrard et les techniciens de l'unité expérimentale pour leur patience sans borne. Enfin je veux remercier Albert Olioso et Frédéric Baret pour leurs conseils et les discussions passionnantes que nous avons pu avoir. Et pour finir, je remercie toute la bande

des thésards qui ont eu le réflexe sanitaire de me sortir (quasiment de force) le nez des manip'.

Je remercie du fond du cœur mes sœurs et mes parents qui m'ont toujours soutenu et parfois aiguillonné pour arriver jusque là. Un remerciement particulier à mon père qui a toujours répondu le plus complètement possible à mes questions d'enfant et a sûrement alimenter mon gout du savoir.

Je voudrais remercier mes professeurs, en particulier mes professeurs de classes préparatoires qui m'ont fait découvrir la science et m'ont appris à la penser, à l'apprécier, mais aussi mes enseignants d'avant et après qui m'ont donné l'exemple de la transmission et leurs confiances.

Je veux remercier Claire qui m'a accompagné pendant un bon bout de cette thèse malgré mes humeurs et ma parisiennisation...

Je remercie tous les Kloslys, ceux de la diaspora comme les messins, pour me rappeler toujours que c'est à la mer que je reviens.

Je remercie tous les Enssattiens avec qui nous avons continué la route, en particulier les moulineux de Lannion ou d'ailleurs.

Je veux également remercier les doctorants de l'École Polytechnique en particulier le bureau 2008 avec qui nous avons fait de grandes choses. Je remercie les musiciens doctorants pour leur boucan hebdomadaire au bataclan, tellement rafraichissant. Enfin je veux remercier les habitant du Platal que j'ai pu côtoyer durant ces trois ans que ce soit au club d'Aikido de l'X, à l'ADO, au Binet Voile, à Faërix ou tout simplement au Bôb'.

Je remercie LeS_GeNs et sa bande de nains, ainsi qu'Ivan et les Cheuvreusiens rencontrés au hasard d'un été et restés d'excellents amis.

Et un grand merci à Cthulu d'avoir bien voulu patienter au moins le temps d'une thèse et ainsi me laisser finir ce mémoire.

Antoine Fournier

Liste des abréviations et acronymes

ADP :	Adénosine Diphosphate
ATP :	Adénosine Triphosphate
ASFY :	Apparent Spectral Fluorescence Yield
CCD :	Charge Coupled Device
Chl :	Chlorophylle
Chl-F :	Fluorescence chlorophyllienne
F687 :	Fluorescence à 687 nm
F760 :	Fluorescence à 760 nm
FF687 :	Fraction de Fluorescence à 687 nm
FF760 :	Fraction de Fluorescence à 760 nm
Frc :	Contribution de la Fluorescence à la Radiance
FaPAR :	Fraction de PAR absorbée
FIPAM :	Fequency Induced Pulse Amplitude Modulation
FLD :	Fraunhofer Line Discriminator
FLEX :	Fluorescence Explorer mission
FLP :	Fraunhofer Line Principle
FluoSAIL :	Fluorescence SAIL
F-LIDAR :	LIDAR de Fluorescence
F_0 :	Fluorescence à l'obscurité
F_m :	Fluorescence maximale pour une feuille adaptée à l'obscurité
F'_m :	Fluorescence maximale pour une feuille adaptée à la lumière
F_s :	Fluorescence stationnaire
FWHM :	Full Width at Half Maximum
GPP :	Gross Primary Production
LAI :	Leaf Area Index
LaserPAM :	Laser induced Pulse Amplitude Modulation
LHC :	Light Harvesting Complex
LIDAR :	Light Detection And Ranging
LIDF :	Leaf Inclination Distribution Function
LSF :	Leaf Spectro Fluorimeter
LUE :	Light Use Efficiency
MODTRAN :	Moderate TRANsmission code

NADP :	Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate
NADP+ :	Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate, forme oxydée
NADPH :	Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate, forme réduite
NDVI :	Normalized Difference Vegetation Index
NEE :	Net Ecosystem Exchange
NPQ :	Non Photochemical Quenching
ΦF_0 :	Rendement de fluorescence minimale à l'obscurité
ΦF_m :	Rendement de fluorescence maximale sur une feuille adaptée à l'obscurité
$\Phi F'_m$:	Rendement de fluorescence maximale sur une feuille adaptée à la lumière
ΦF_s :	Rendement de fluorescence stationnaire
PAM :	Pulse Amplitude Modulation
PAR :	Photosynthetically Active Radiation
PMFD :	Passive Multiwavelength Fluorescence Detector
PRI :	Physiological Reflectance Index
PSI :	Photosystème I
PSII :	Photosystème II
qN :	Quenching Non-photochimique de la fluorescence
qP :	Quenching Photochimique de la fluorescence
RoFR :	Red Over Far red Ratio (rapport de la fluo. rouge sur la fluo. infrarouge)
SAIL :	Scattering by Arbitrarily Inclined Leaves
SIF :	Sun Induced Fluorescence
SIRTA :	Site Instrumental de Recherche par Télédétection Atmosphérique
SKYL :	fraction de rayonnement diffus
SNR :	Signal to Noise Ratio
SpectroFLEX:	Spectrometer based Fluorescence Explorer
TriFLEX :	Trhee spectrometers SpectroFlex
CNES :	Centre National d'Etude Spatiales
CNRS :	Centre National de la Recherche Scientifique
EADS :	European Aeronautics Defense and Space company
ESA :	European Space Agency
INRA :	Institut National de la Recherche Agronomique
LMD :	Laboratoire de Météorologie Dynamique

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE.....	13
-----------------------------------	-----------

CHAPITRE I

PHOTOSYNTHESE, FLUORESCENCE ET TELEDETECTION DES COUVERTS VEGETAUX.....	19
--	-----------

I.1. LA PHOTOSYNTHESE.....	21
I.2. LA FLUORESCENCE.....	26
I.3. LA TELEDETECTION DES COUVERTS VEGETAUX.....	34

CHAPITRE II

EMISSION DE FLUORESCENCE ET STRUCTURE TRIDIMENSIONNELLE DES COUVERTS.....	59
--	-----------

ABSTRACT.....	62
II.1. INTRODUCTION.....	62
II.2. MATERIALS AND METHODS.....	64
II.3. RESULTS.....	72
II.4. DISCUSSION.....	76
II.5. CONCLUSION.....	78
ACKNOWLEDGEMENT.....	78
REFERENCES.....	79
CONCLUSION.....	83

CHAPITRE III

SUIVI LONG TERME DE LA FLUORESCENCE DES COUVERTS AGRICOLES.....	87
--	-----------

III.1. INTRODUCTION.....	89
A FIELD-PLATFORM FOR CONTINUOUS MEASUREMENT OF CANOPY FLUORESCENCE.....	91
INTRODUCTION.....	92
III.2. DESCRIPTION OF THE PLATFORM.....	93
III.3. TRIFLEX.....	94
III.4. MEASUREMENT CAMPAIGN.....	98
III.5. RESULTS.....	99
III.6. DISCUSSION.....	105
CONCLUSION.....	108
REFERENCES.....	109
CONTINUOUS MONITORING OF CANOPY LEVEL SUN-INDUCED CHLOROPHYLL FLUORESCENCE DURING THE GROWTH OF A SORGHUM FIELD.....	113
INTRODUCTION.....	114
III.7. MATERIALS AND METHOD.....	115
III.8. RESULTS.....	118
III.9. DISCUSSION.....	125
CONCLUSION.....	127
REFERENCES.....	128
III.10. CONCLUSION DU CHAPITRE III.....	133

CHAPITRE IV

EFFET DE LA REFLECTANCE BIDIRECTIONNELLE SUR LA MESURE PASSIVE DE FLUORESCENCE.....	137
--	------------

IV.1. INTRODUCTION.....	139
IV.2. MATERIEL ET METHODES.....	142
IV.3. RESULTATS ET DISCUSSION.....	146
IV.4. MODELISATION.....	152
IV.5. SIMULATION.....	161

IV.6.	MANIPULATION DU MODELE D'INTERCEPTION	167
IV.7.	CONCLUSION	175
	REFERENCES	177
CHAPITRE V		
LA FLUORESCENCE A 760NM COMME ESTIMATEUR DE L'ASSIMILATION DE CO₂.....		181
V.1.	INTRODUCTION	183
V.2.	COMPARAISON ENTRE MESURES ACTIVES ET PASSIVES DE FLUORESCENCE.....	185
V.3.	ETUDE DE LA RELATION ENTRE FLUORESCENCE ET ECHANGES GAZEUX	199
V.4.	CONCLUSIONS.....	209
	REFERENCES	210
CONCLUSION GENERALE		215
ANNEXES		219
	ANNEXE A : CALCUL DU FLUX DE FLUORESCENCE ET DE LA FRACTION DE FLUORESCENCE AVEC TRIFLEX... 221	
	ANNEXE B : MESURE DE L'ECLAIREMENT ET CALCUL DE L'ESTIMATEUR DE LA FRACTION DE RAYONNEMENT DIFFUS	222
	ANNEXE C : EQUATIONS DE DETECTION DE TRIFLEX ET LASERPAM	227
BIBLIOGRAPHIE GENERALE.....		235

Introduction Générale

Introduction générale

La télédétection de la végétation est la mesure du rayonnement électromagnétique issu des plantes et son interprétation en termes de paramètres physiologiques, phénologiques ou physiques. Elle trouve principalement des applications en écologie et en agronomie comme par exemple, la cartographie de l'occupation des sols ou l'aide à la conduite des cultures.

Un domaine de la recherche particulièrement actif actuellement est l'étude des biomes comme puits ou source de carbone atmosphérique. On sait que la précision des projections climatiques dépend fortement de l'estimation de la quantité de carbone séquestré par photosynthèse. Or une cartographie globale de la photosynthèse permettra de mieux contraindre les scénarios et de diminuer leur divergence. L'enjeu est donc de trouver les signaux de télédétection qui nous renseignent sur la photosynthèse du couvert.

On sait que l'observation satellitale actuelle, basée sur la mesure de la réflectance des surfaces continentales, permet de caractériser l'état du couvert végétal (recouvrement, indice foliaire, interception de la lumière et dans certains cas biomasse), mais pas son fonctionnement. Plusieurs indices de végétations s'appuient sur la différence de réflectance entre les gammes spectrales rouge et proche infrarouge, qui est caractéristique de la chlorophylle. Néanmoins, on ne sait pas discriminer une parcelle agricole qui absorbe beaucoup de CO₂ car elle est en bon état physiologique, d'une parcelle similaire mais qui fait très peu de photosynthèse parce que le sol est trop sec ou que la température est trop basse ou trop élevée.

La fluorescence chlorophyllienne est une émission lumineuse spontanée de la chlorophylle. Cette émission, très faible devant la lumière réfléchi (quelques %), est en compétition avec les autres voies de désexcitation de l'énergie absorbée que sont la photochimie et la dissipation thermique. In vivo, la fluorescence variable est un indicateur du fonctionnement photosynthétique de la plante. Depuis plusieurs dizaines d'années, la photosynthèse est quantifiée de manière routinière au niveau de la feuille grâce à la mesure de la fluorescence ([Papageorgiou et Govindjee, 2004](#)). Si depuis quelques années, les mesures au niveau du couvert sont possibles ([Louis *et al.*, 2005](#), [Moya *et al.*, 2006](#), [Daumard *et al.*, 2010](#)), les enjeux actuels sont l'interprétation de la mesure de fluorescence à cette échelle ainsi que la mesure depuis l'espace.

Le groupe Fluorescence et Télédétection du Laboratoire de Météorologie Dynamique (LMD) a une longue expérience de la mesure de la fluorescence des plantes. Il a en particulier mis au point une méthode de mesure passive de la fluorescence induite par le rayonnement solaire qui exploite les variations spectrales des bandes d'absorption de l'oxygène atmosphérique autour de 687 nm (bande O₂-B) et 760 nm (bande O₂-A) (Moya *et al.*, 1999). Au fond de ces bandes, le flux solaire est fortement atténué : la part de fluorescence dans le signal mesuré devient quantifiable en mesurant le comblement de la bande d'absorption. L'équipe a développé plusieurs instruments permettant la mesure passive au niveau du sol ou avionnée (Evain *et al.*, 2001, Evain *et al.*, 2004, Moya *et al.*, 2004, Louis *et al.*, 2005, Daumard *et al.*, 2010).

La mission FLEX (FLuorescence EXplorer) de l'Agence Spatiale Européenne repose sur cette méthode. Cette mission est actuellement dans sa phase d'étude de faisabilité (Phase A/B₁) dans le cadre du programme Earth Explorer 8. Les études préparatoires ont principalement porté sur la correction du signal mesuré depuis l'espace. On sait que différents effets vont perturber la mesure : l'extinction du signal par les composants de l'atmosphère (absorption et diffusion) ainsi que les contributions propres de l'atmosphère (rétrodiffusion) et de l'environnement de la cible. Ces effets atmosphériques nécessitent des corrections pour pouvoir quantifier le signal de fluorescence émis à la surface (Daumard, 2010, Guanter *et al.*, 2009).

Cette mission spatiale a comme objectif principal une cartographie globale du fonctionnement photosynthétique de la végétation continentale en complément des indicateurs classiques de réflectance. L'une des principales perspectives de cette nouvelle mesure est l'enrichissement des modèles de projections climatiques en affinant la compréhension du rôle des végétaux comme puits et source de carbone atmosphérique. Notons également que le suivi physiologique des végétaux composants le paysage à une fréquence journalière (orbite envisagée héliosynchrone) et avec une couverture fortement résolue (résolution envisagée de 100 à 300 m) sur de grandes étendues (fauchée de 100 km) ouvre la porte à de nouveaux outils pour l'agriculture de précision ou l'écologie des paysages entre autres.

Les retombées d'une telle mission passent également par un travail sur l'interprétation de la fluorescence émise par le couvert. Bien que plusieurs études contribuent à cette question sur la base de mesures au niveau du couvert (Rosema *et al.*, 1998, Evain *et al.*, 2002, Louis *et al.*, 2005, Moya *et al.*, 2006, Rascher *et al.*, 2009, Zarco-Tejada *et al.*, 2009, Damm *et al.*, 2010, Rossini *et al.*, 2010), celles-ci ont surtout contribué à illustrer que les relations entre fluorescence et photosynthèse établies au niveau de la feuille ne pouvaient pas être appliquées directement au niveau du couvert. A l'instar des différences marquées entre la fluorescence émise par un chloroplaste et celle émise par une feuille, le passage de la feuille au couvert modifie le signal de fluorescence émis. Il est indispensable d'entreprendre les études au niveau du couvert pour approfondir la relation entre fluorescence et photosynthèse et pour dégager des indices physiologiques basés sur la fluorescence du couvert.

C'est dans ce contexte que j'ai débuté ma thèse en 2008 : mes travaux de thèse s'inscrivent dans la problématique de l'interprétation du signal de fluorescence au niveau du couvert. Ils s'articulent autour de quatre thèmes :

- l'impact de la structure des couverts sur l'émission de fluorescence ;
- la comparaison des indices de fluorescence et réflectance sur des couverts agricoles ;
- l'étude d'un biais de la méthode de mesure passive de fluorescence ;
- la contribution de la fluorescence à l'estimation de l'assimilation du CO₂ sur un couvert de blé.

Ce mémoire est divisé en cinq chapitres :

Le chapitre I est une présentation générale de la photosynthèse, de la fluorescence chlorophyllienne et de la télédétection des couverts végétaux.

Le chapitre II, *Emission de fluorescence et structure tridimensionnelle des couverts*, constitue une étude de la déformation du spectre d'émission de fluorescence entre le niveau de la feuille et le niveau du couvert. Il propose notamment un protocole expérimental permettant la comparaison quantitative des spectres mesurés aux deux échelles. Ce chapitre présente également une modélisation des effets observés.

Le chapitre III, *Suivi à long terme de la fluorescence des couverts agricoles*, présente une plateforme expérimentale consacrée au suivi continu des mesures de fluorescence sur des couverts agricoles. Un instrument basé sur trois spectromètres dédiés à la mesure passive de réflectance et de fluorescence permet de comparer différents indices pour le suivi de la croissance et le développement d'un stress hydrique sur une culture de Sorgho.

Le chapitre IV, *Effet de la réflectance bidirectionnelle sur la mesure passive de fluorescence*, décrit un effet spécifique à la mesure par comblement des bandes d'absorption. Cet effet est mesuré sur un couvert de blé sénescant puis modélisé et simulé.

Le chapitre V, *La fluorescence à 760 nm comme estimateur de l'assimilation de CO₂*, présente le suivi simultané de la fluorescence chlorophyllienne et de l'assimilation du carbone atmosphérique par un couvert de blé tout au long de son cycle de vie. On évaluera dans ce chapitre la capacité de la fluorescence à suivre l'assimilation de CO₂.

Chapitre I

Photosynthèse, fluorescence et télédétection des couverts végétaux

Chapitre I

I. Photosynthèse, fluorescence et télédétection des couverts végétaux

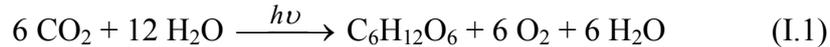
SOMMAIRE

I.1.	LA PHOTOSYNTHESE.....	21
I.1.1.	<i>Le mécanisme photosynthétique.....</i>	<i>21</i>
I.1.2.	<i>Le lieu de la photosynthèse.....</i>	<i>22</i>
I.1.3.	<i>Le transfert d'électrons.....</i>	<i>22</i>
I.1.4.	<i>Les mécanismes de régulation de la photosynthèse.....</i>	<i>24</i>
I.2.	LA FLUORESCENCE.....	26
I.2.1.	<i>Fluorescence chlorophyllienne (Chl-F).....</i>	<i>27</i>
I.2.2.	<i>La Chl-F comme sonde de l'activité photosynthétique.....</i>	<i>28</i>
I.2.3.	<i>La Chl-F au niveau de la feuille.....</i>	<i>31</i>
I.3.	LA TELEDETECTION DES COUVERTS VEGETAUX.....	34
I.3.1.	<i>Propriétés géométriques et optiques des couverts.....</i>	<i>34</i>
I.3.2.	<i>Indices spectraux de réflectance.....</i>	<i>39</i>
I.3.3.	<i>Télédétection active de la fluorescence.....</i>	<i>40</i>
I.3.4.	<i>Télédétection passive de la fluorescence.....</i>	<i>41</i>
I.3.5.	<i>Contexte et démarche de l'étude.....</i>	<i>48</i>
	REFERENCES.....	49

I.1. La Photosynthèse

I.1.1. Le mécanisme photosynthétique

La photosynthèse est le processus par lequel les organismes chlorophylliens synthétisent de la matière organique à partir du CO_2 en utilisant l'énergie lumineuse. Pour cette synthèse, ils utilisent l'eau tirée du sol et le CO_2 tiré de l'atmosphère. Le bilan global de la photosynthèse est décrit par l'équation :



La photosynthèse utilise l'énergie lumineuse pour extraire l'hydrogène de l'eau qui, associée au CO_2 , forment des produits carbonés nécessaires au développement de la plante ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Cette synthèse est accompagnée de production d'oxygène (O_2).

Les nombreuses réactions qui constituent la photosynthèse peuvent se décomposer en deux processus complémentaires qui se produisent simultanément : la phase claire et la phase obscure. Au cours de la première, l'énergie lumineuse captée par les pigments photosynthétiques est transformée en énergie chimique sous la forme d'ATP (Adénosine-TriPhosphate) et de NADPH (Nicotinadine-Adénine-Dinucléotide-Phosphate). Lors de la seconde phase, l'énergie stockée précédemment, c'est-à-dire l'ATP et le NADPH, est utilisée pour fabriquer des sucres phosphorylés simples avec le CO_2 et l'eau via un cycle de réaction enzymatique, appelé cycle de Calvin.

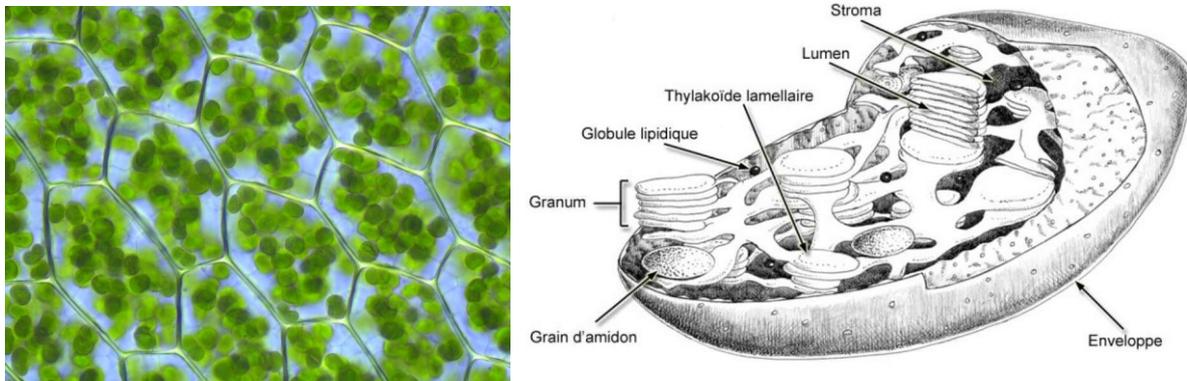


Figure I.1 : Chloroplastes dans des cellules végétales de plagomnium (crédit K.Peters cc) et représentation schématique d'un chloroplaste (modifié d'après Daumard, 2010).

I.1.2. Le lieu de la photosynthèse

La photosynthèse se déroule dans un organe subcellulaire spécialisé, le chloroplaste (figure I.1). Les chloroplastes ont une forme de lentille de 3 à 10 μm de diamètre et de 1 à 2 μm d'épaisseur (Lawlor, 1993). Ils sont délimités par une double enveloppe, composée d'une membrane externe, perméable aux métabolites de faible poids moléculaire, et d'une membrane interne délimitant une matrice intra chloroplastique, le stroma. Ce milieu liquide transparent contient des molécules hydrosolubles et une grande variété d'enzymes. A l'intérieur des chloroplastes se trouvent des bicouches lipidiques, les lamelles qui forment un réseau de vésicules fermées, les thylakoïdes, et définissent deux phases sans communications immédiates, l'espace stromatique et l'espace intra thylakoïdal, ou lumen. Par endroit, les lamelles s'accolent pour former des empilements de disques, les granas, qui restent en relation de continuité avec les lamelles non accolées.

Les membranes thylakoïdales sont le siège des réactions photochimiques de la « phase claire », assurant la capture puis la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Tandis que c'est dans le stroma que se déroulent les réactions biochimiques de la « phase sombre ».

I.1.3. Le transfert d'électrons

L'appareil photosynthétique est organisé en plusieurs sous unités situées le long des membranes thylakoïdales et reliées par des transporteurs, des molécules solubles dans la membrane ou dans le lumen. Ces sous unités sont les photosystèmes, le cytochrome b_6/f et l'ATP synthase. Un photosystème comprend entre 250 et 400 molécules de pigment et se compose de deux parties : un complexe antennaire et un centre réactionnel. Le complexe antennaire (ou LHC pour Light Harvesting Complex) est constitué de complexes protéines pigments, chlorophylle a, b, et caroténoïdes, qui collectent l'énergie lumineuse et la canalisent vers le centre réactionnel.

Le centre réactionnel est formé d'un complexe de protéines et de chlorophylle qui permet la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Tous les pigments d'un photosystème peuvent absorber les photons mais dans chaque photosystème, seul une paire de molécule de chlorophylle-a peut effectivement utiliser l'énergie lumineuse. Lorsque l'énergie lumineuse est absorbée par une molécule pigment, elle est transportée de proche en proche par résonance jusqu'à atteindre la paire de molécules de chlorophylle spéciale du centre réactionnel. Ce transfert est souvent nommé transfert d'exciton. Lorsque l'une de ces molécules absorbe l'énergie, un électron est porté au niveau d'énergie supérieur et transféré à une molécule acceptrice, ce qui déclenche le flux d'électrons. La molécule de chlorophylle est alors oxydée et chargée positivement.

On distingue deux photosystèmes (notés PSI et PSII). La majorité des PSII se trouvent dans les empilements granaires tandis que la plupart des PSI se situe dans les lamelles. Généralement, les deux systèmes fonctionnent simultanément et de manière continue. Ils sont liés dans leur fonctionnement par une chaîne de transport d'électrons représenté par le schéma dit en Z (voir figure I.2). Dans les photosystèmes I, les molécules de chlorophylle spéciales du centre réactionnel sont nommées P_{700} , « P » pour pigment et « 700 » qui indique le pic d'absorption optimal en nanomètres. Pour le photosystème II, les molécules de chlorophylle particulières sont appelées P_{680} .

Les premières étapes de la photosynthèse ont lieu au niveau du photosystème II. Les antennes contiennent entre 200 et 300 molécules de chlorophylle-a. Leur rôle est d'absorber l'énergie lumineuse qui est ensuite transférée vers le centre réactionnel. Celui-ci contient une paire de molécules de Chlorophylle-a (P_{680}), entourée de deux protéines D1 et D2, de deux phéophytines a, d'une plastoquinone fortement liée, Q_A et d'une plastoquinone plus faiblement liée, Q_B . La protéine D1 possède une tyrosine active d'un point de vue redox. L'excitation de P_{680} induit une séparation de charges, un électron étant transféré de P_{680} à la phéophytine a puis à la plastoquinone Q_A . L'oxydant P_{680}^+ créé par la séparation de charge est réduit par un électron donné par la tyrosine, qui est ensuite réduite par un électron de l'eau. Du côté accepteur du photosystème, l'électron est ensuite transféré de Q_A^- à Q_A au cours d'une réaction plus lente. Après avoir reçu deux électrons, Q_B lie deux protons provenant du lumen et se dissocie pour rejoindre le pool des plastoquinones situé dans la membrane. La chaîne des transporteurs membranaires se poursuit avec le cytochrome b_6/f et une plastocyanine, protéine soluble du lumen, qui est le donneur du PSI.

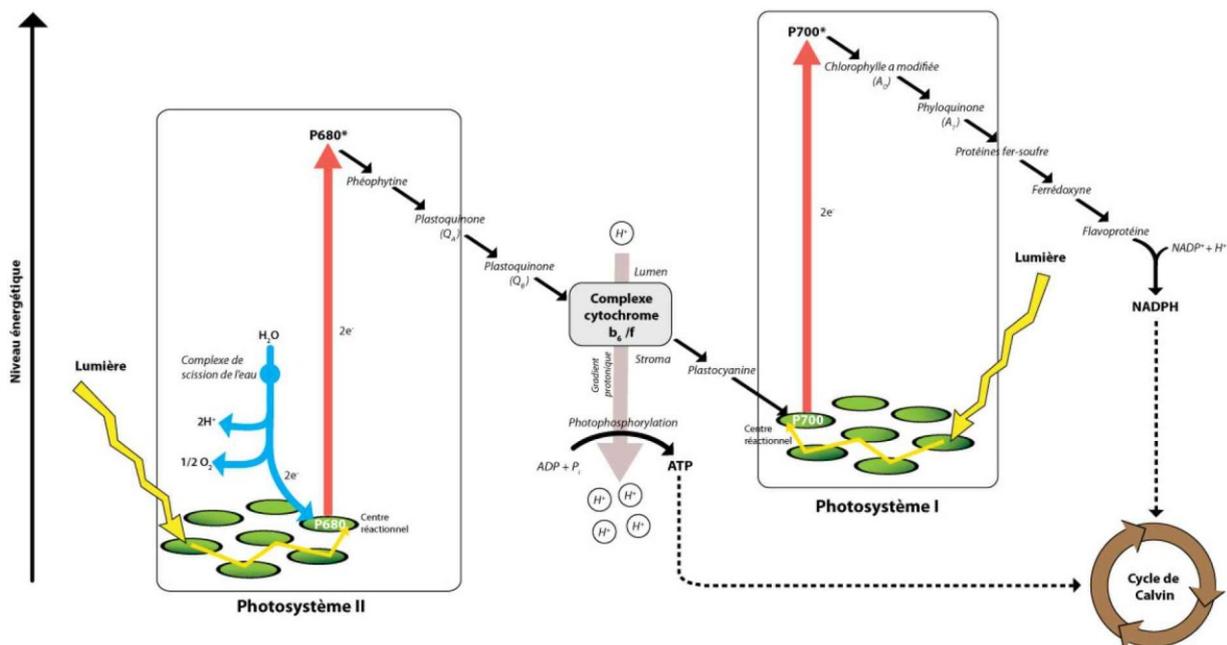


Figure I.2 : représentation schématique dite « en Z » du transport d'électrons photosynthétiques (d'après Raven et al., 2003).

Le PSI réalise une séparation de charge en utilisant l'énergie absorbée au niveau des antennes et transférée jusqu'au centre réactionnel. L'électron est ensuite transféré à la ferredoxine qui permet la réduction de $NADP^+$ en $NADPH$ par la ferredoxine-NADP réductase. Le transfert d'électrons entre les transporteurs de la chaîne photosynthétique s'effectue dans le sens des potentiels redox, sauf au niveau des PSI et PSII où l'énergie lumineuse permet d'effectuer des sauts énergétiques. On remarquera que l'absorption d'un seul photon n'est pas suffisante pour franchir la barrière de potentiel redox de cette chaîne de transformation. Cette limitation explique l'existence de deux photosystèmes.

Le transfert d'électrons génère un gradient de protons transmembranaire avec passage de protons du stroma vers le lumen. L'énergie contenue dans ce gradient est utilisée par l'ATP synthase pour la synthèse de l'ATP à partir d'ADP et de phosphate inorganique.

L'énergie chimique produite lors du transfert photosynthétique d'électrons permet ensuite la synthèse de carbohydrates à partir de CO_2 . La transformation du dioxyde de carbone en composés organiques se fait au cours d'un processus nommé cycle de Calvin. L'enzyme clé du cycle est appelée RuBisCO.

I.1.4. Les mécanismes de régulation de la photosynthèse

Les plantes disposent d'un ensemble de mécanismes, à différentes échelles, qui leur permettent de réduire les dommages subis lorsqu'elles sont soumises à un excès de lumière. En effet, en conditions naturelles, la végétation est fréquemment soumise à d'importantes intensités lumineuses par rapport à leurs capacités photosynthétiques. C'est notamment le cas en été par beau temps autour du midi solaire, ou bien au début du printemps, par temps clair, lorsque le froid ralentit leur activité photosynthétique. Les mécanismes de régulation sont le seul moyen dont disposent les plantes pour se protéger, et sont indispensables à leur survie.

Tout d'abord, les végétaux peuvent réduire l'absorption de lumière en modifiant l'angle d'inclinaison des feuilles et la disposition des chloroplastes.

A l'intérieur du chloroplaste, lorsque la chlorophylle est excitée, trois voies de désexcitation (appelées quenching¹) entrent en compétition : la photosynthèse, la dissipation thermique et la fluorescence. Le [tableau 1.1](#) donne une idée de la répartition de l'énergie lumineuse pour deux états physiologiques différents.

	Fonctionnement maximal de la Photosynthèse	Photosynthèse bloquée
Photosynthèse	84 %	0 %
Chaleur	14 %	88 %
Fluorescence	2 %	12 %

Tableau 1.1 : Répartition de l'énergie lumineuse absorbée par le PSII entre les trois voies de désexcitation principales lorsque la photosynthèse fonctionne de manière optimale et lorsqu'elle est complètement bloquée (d'après [Rosema et al., 1991](#)).

Intéressons nous aux mécanismes de dissipation de l'énergie par voie thermique regroupés sous l'appellation générale des quenching non photochimiques. Ces régulations se produisent au niveau des antennes du PSII, pour des articles de revue voir ([Horton et al., 1996](#); [Pospisil, 1997](#); [Müller et al., 2001](#); [Govindjee, 2002](#)).

Pour réagir à leur état physiologique, les plantes ont besoin d'un indicateur sensible à l'excès d'énergie et capable de transmettre l'information au niveau des antennes. Il est largement accepté que cet indicateur est le gradient de pH transmembranaire (énergisation de la membrane ou ΔpH) créé à la suite d'une accumulation de protons dans le lumen. Ceci se produit lorsque l'énergie absorbée dépasse la capacité photosynthétique de la plante.

La composante majoritaire du quenching non photochimique dépend du ΔpH . Il est donc appelé quenching énergétique (qE). Pour une revue voir [Holt et al., 2004](#) ou [Horton et al., 2008](#). Il apparaît en quelques minutes et relaxe en 1 ou 2 minutes à l'obscurité. L'énergisation de la membrane active plusieurs mécanismes, dont la conversion de la violaxanthine en zéaxanthine (appelé cycle des xanthophylles) et un changement conformationnel du LHCII. Ces modifications de structure ont pour conséquence une augmentation de la dissipation de l'énergie par voie thermique.

¹ Un quenching (terme anglo saxon qui signifie déclin ou extinction) est un processus réduisant une grandeur physique, ici la quantité d'énergie disponible.

L'énergisation de la membrane active un autre mécanisme, la photoinhibition (qI), qui relaxe au bout d'un temps beaucoup plus long que qE. Pour une revue voir [Aro et al., 1993](#), [Murata et al., 2007](#) ou [Tyystjärvi, 2008](#). Son mécanisme n'est pas entièrement élucidé. On sait cependant que le fonctionnement du PSII fait que le centre réactionnel, et notamment la protéine D1, est régulièrement dégradée à la suite d'une oxydation. La durée de vie du centre réactionnel est plus courte en forte lumière et la synthèse de nouvelles protéines étant assez lente, ceci peut conduire à une baisse de la photosynthèse. L'intensité de la photoinhibition dépend de l'équilibre entre les dommages dus à la lumière et leur réparation.

Un autre mécanisme existe en faible lumière. Une partie des LHCII est mobile et peut se détacher du PSII et migrer dans la membrane vers le PSI. Cette migration est appelée changement d'état (qT) ([Allen, 1992](#); [Wollman, 2001](#)). Elle entraîne une modification de la section efficace d'absorption relative du PSI et du PSII et a pour effet de diminuer l'absorption d'énergie par le PSII. La mobilité des LHCII dépend de leur état de phosphorylation, contrôlée par une kinase. L'activité de celle-ci dépend du niveau d'oxydo-réduction de la chaîne de transfert d'électrons. Ce phénomène tend à disparaître pour des lumières plus fortes lorsque qE augmente.

D'autres mécanismes peuvent se mettre en place en cas de stress, à d'autres niveaux de la chaîne photosynthétique.

La photorespiration est un processus alternatif au cycle de Calvin qui consomme de l'O₂ et aboutit à un rejet de CO₂ à la lumière. Elle devient importante lorsque la teneur interne en CO₂ baisse, ce qui a lieu notamment à la suite d'une fermeture des stomates provoquée par un stress hydrique. La photorespiration a pour résultat une perte d'énergie et de carbone dont le rôle serait d'éviter la formation de formes toxiques de l'oxygène en cas d'excès de pouvoir réducteur.

La réaction de Mehler correspond à l'utilisation par le PSI d'O₂ comme accepteur final d'électrons de la chaîne photosynthétique, conduisant à la formation de peroxyde d'hydrogène. Le bilan est nul pour les échanges nets d'O₂ mais il y a formation d'ATP. Une hypothèse est que ces réactions interviennent en cas de stress hydrique et permettent la dissipation de l'énergie lumineuse en excès.

Les plantes dont le mécanisme de fixation du carbone est dit C3 sont le siège d'une photorespiration. Le transfert d'électron n'est donc pas synonyme de la quantité de photochimie au contraire des plantes dites en C4, qui ne présentent pas de photorespiration.

Du point de vue de la photosynthèse, l'émission de fluorescence est une fuite d'énergie dont les variations sont liées à l'état physiologique au niveau du chloroplaste. Voyons plus précisément la nature de cette émission et les mécanismes régissant son émission.

I.2. La fluorescence

La fluorescence est une émission naturelle qui traduit la capacité de certains pigments à réémettre de la lumière à certaines longueurs d'ondes particulières par le processus inverse de l'absorption. On parle d'émission spontanée. La fluorescence est très utilisée dans le domaine de la biologie comme outil d'analyse non invasif, notamment depuis la découverte de molécules fluorescentes pouvant être utilisées comme sondes à la place d'éléments radioactifs. Dans le cas des plantes, cette technique est d'autant plus intéressante que les feuilles contiennent naturellement des molécules fluorescentes que l'on appelle les fluorophores.

Sous éclairage solaire, on distingue deux types de fluorescence de la végétation : la fluorescence chlorophyllienne (630-800 nm) et la fluorescence bleu-verte (400-630 nm). La fluorescence bleu-verte est émise par un grand nombre de composés différents (Cerovic *et al.*, 1999) qui se trouvent principalement dans l'épiderme et les nervures des feuilles (figure I.3). Nous nous intéressons dans cette étude à la fluorescence rouge et proche-infrarouge émise par la chlorophylle-a. La fluorescence chlorophyllienne sera notée Chl-F.

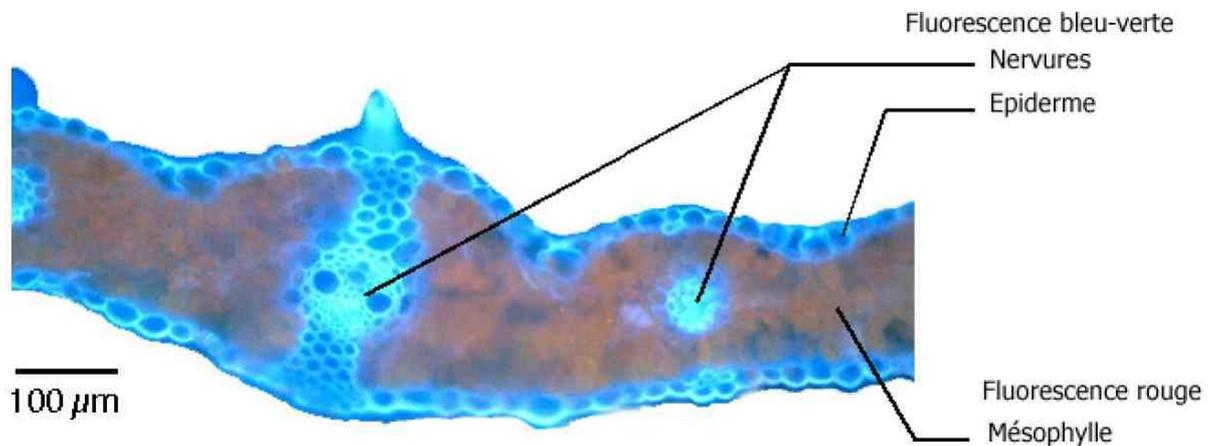


Figure I.3 : Coupe transversale d'une feuille de blé d'hiver Isengrain sous excitation UV (365 nm) (d'après Louis *et al.*, 2004).

Deux autres émissions lumineuses peuvent avoir lieu dans la molécule de chlorophylle. La *phosphorescence* est une émission à une longueur d'onde légèrement supérieure à celle de la fluorescence. Elle se produit après un transfert inter-système d'énergie vibrationnelle vers un état triplet dont le temps de vie est beaucoup plus grand (voir figure I.4). La *luminescence* est observée à l'obscurité, il s'agit d'une émission similaire à la fluorescence mais l'excitation des états singulets est produite à partir de la recombinaison des charges entre le côté donneur et le côté accepteur d'électron du PSII.

I.2.1. Fluorescence chlorophyllienne (Chl-F)

Les propriétés spectrales d'absorption, d'émission de fluorescence ou de phosphorescence découlent des niveaux d'énergie électronique que la molécule de chlorophylle peut adopter. La [figure I.4](#) présente le diagramme de Perrin Jablonsky de la chlorophylle-a ainsi que les spectres d'absorption, de fluorescence et de phosphorescence (fluorescence retardée) correspondant aux différentes transitions. Ces niveaux correspondent à des états singulets, le premier correspondant à l'énergie la plus faible. Après absorption de la lumière, les électrons passent du niveau fondamental à l'un des états singulets alors excités. Du fait d'un temps de vie très court des états singulets supérieurs, les électrons reviennent rapidement dans leur premier état singulet. A partir de ce niveau, ils retournent dans leurs états fondamentaux par différentes voies de désexcitation en compétition comme la fluorescence, la dissipation de chaleur ou encore le transfert d'électron entre molécules.

De part la structure des niveaux énergétiques de la chlorophylle, la fluorescence chlorophyllienne est composée de deux modes émettant dans le rouge et l'infrarouge.

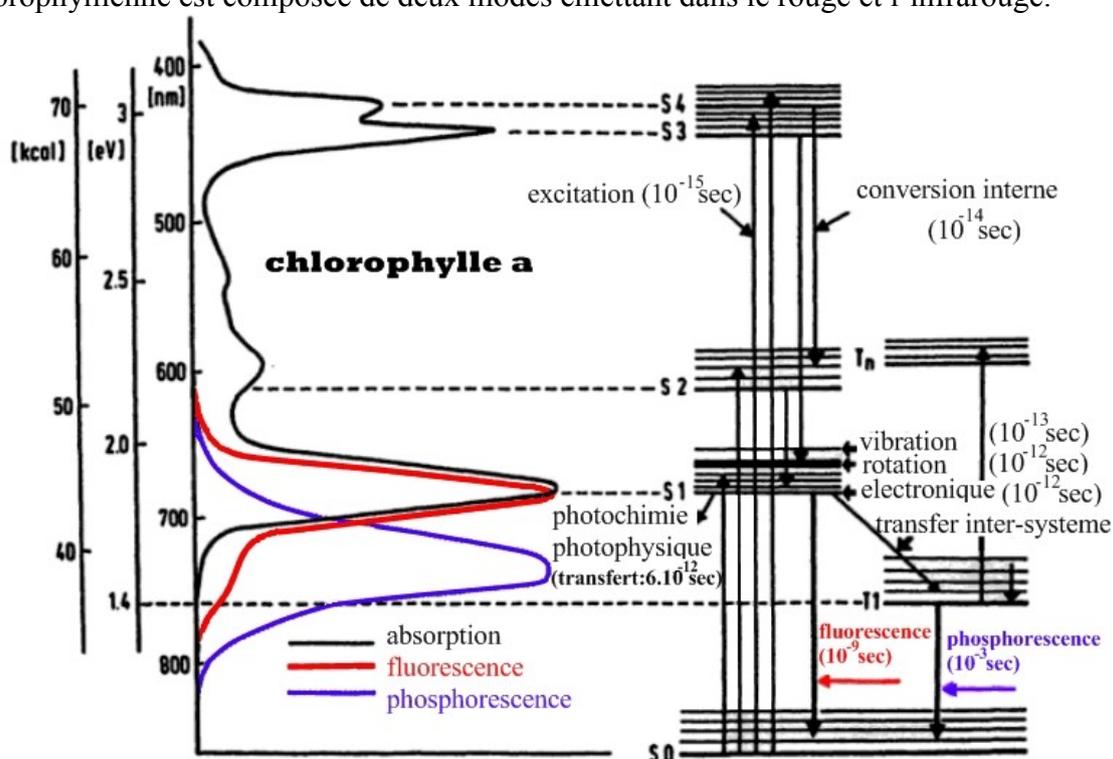


Figure I.4 : Diagramme de Perrin Jablonsky de la chlorophylle-a ainsi que les spectres d'absorption, de fluorescence et de phosphorescence (fluorescence retardée) correspondant aux différentes transitions (d'après [Schmidt et al., 1988](#)).

La chlorophylle-b joue un rôle de pigment accessoire en transférant à la chlorophylle-a l'énergie lumineuse qu'elle absorbe. De sorte que, du point de vue de l'émission de fluorescence par les centres réactionnels, tout se passe comme si la chlorophylle-a était le seul pigment excité par le rayonnement photosynthétiquement actif.

Les caroténoïdes, tout comme la chlorophylle-b, jouent un rôle de pigment accessoire et transfèrent au centre réactionnel l'énergie lumineuse absorbée dans une gamme spectrale non absorbée par les molécules de chlorophylle. Par conséquent ; elles élargissent le spectre d'action de la photosynthèse. Ils participent aussi à la protection de l'appareil photosynthétique contre l'excès d'énergie lumineuse absorbée en la dissipant thermiquement. Deux familles de caroténoïdes existent : les carotènes et les xanthophylles.

I.2.2. La Chl-F comme sonde de l'activité photosynthétique

La Chl-F apparaît au cours de la phase lumineuse de la photosynthèse et intervient lors des transferts de l'énergie d'excitation entre les molécules de chlorophylle-a. La Chl-F in vivo se caractérise par un rendement quantique (rapport du nombre de photons émis sur le nombre de photons absorbés) variable. On a vu que la répartition de l'énergie absorbée par la chlorophylle se distribue différemment entre trois postes de dissipation selon l'état physiologique. Du point de vue de la fluorescence, la photosynthèse représente un quenching photochimique (qP) et la dissipation thermique un quenching non-photochimique (qN).

La fluorescence est principalement émise par les antennes du PSII à température ambiante (Kraus et Weis, 1991). Le PSI présente un rendement de fluorescence constant qui ne varie pas avec l'activité physiologique à la différence du rendement de fluorescence du PSII. Quand la fluorescence est maximale, le PSI contribue seulement pour environ 6 % dans le proche infrarouge et 1-2 % dans le rouge (Pfundel, 1998, Moise et Moya, 2004 a et b). Pour les états de faible fluorescence, la contribution maximale du PSI est de 30 % dans le proche infrarouge.

Les changements de rendement de fluorescence (ΦF) ont été observés pour la première fois par Kautsky en 1931 (Kautsky et Hirsch, 1931) lorsqu'une plante passait de l'obscurité à la lumière. Cette transition induit une augmentation rapide du rendement de fluorescence qui atteint un maximum pendant une période de l'ordre de la seconde avant de relaxer lentement. Cette augmentation est due à la diminution rapide des accepteurs d'électron dans la chaîne d'oxydoréduction du PSII. En effet, après que le PSII ait absorbé la lumière, il n'est plus capable d'en absorber tant que l'accepteur Q_A est dans l'état réduit (n'a pas transféré son électron à l'accepteur suivant), on dit que le centre réactionnel est fermé. La fermeture des centres réactionnels diminue l'efficacité photosynthétique de la plante qui induit l'augmentation du rendement de fluorescence pour pouvoir dissiper l'énergie absorbée.

Après cette forte augmentation, le rendement de fluorescence diminue lentement jusqu'à atteindre un niveau stationnaire (ΦF_s). Deux phénomènes expliquent ce quenching de la fluorescence. Le premier est l'augmentation du taux de transfert d'électron ; il augmente à cause de l'activation par la lumière d'enzymes impliquées dans le métabolisme du carbone et dans l'ouverture des stomates : c'est le quenching photochimique. Le deuxième phénomène est l'augmentation de l'efficacité de la dissipation thermique : le quenching non photochimique. Ces processus font diminuer le rendement de fluorescence stationnaire jusqu'à ce qu'un équilibre soit atteint, on parle alors de fluorescence stationnaire. Bien que la durée de la transition entre le pic de fluorescence et l'état stationnaire varie d'une espèce à l'autre il est typiquement de l'ordre de 15 à 20 minutes (Maxwell et Johnson, 2000).

Le rendement de fluorescence in vivo est donc variable et c'est de ces variations que l'on peut extraire une information sur la capacité du système photosynthétique à convertir l'énergie. La méthode de l'impulsion saturante (illustrée dans la figure I.5), tire partie de ces variations et des mécanismes sous-jacents pour évaluer le fonctionnement photosynthétique de la plante.

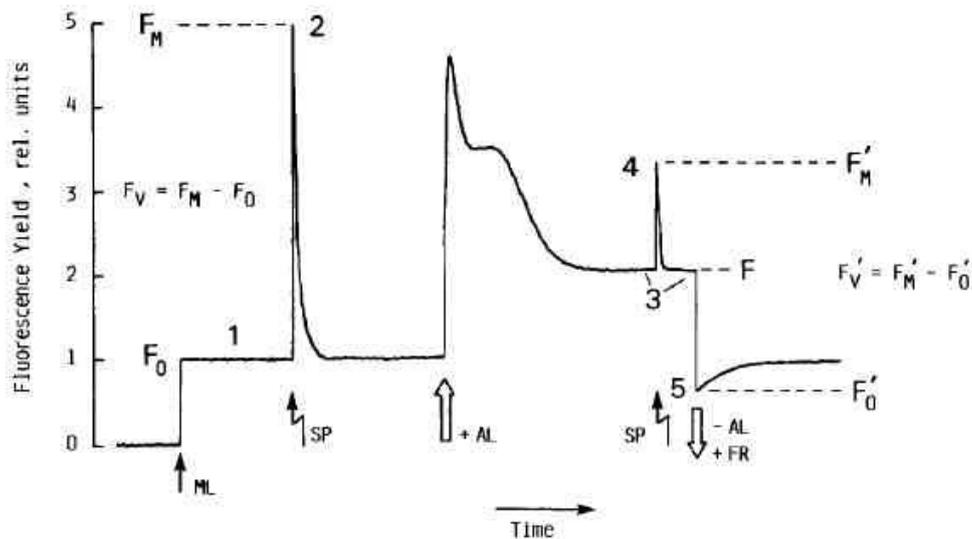


Figure I.5 : Cinétique d'induction de fluorescence type, pour la détermination du rendement photochimique optimal (F_v/F_m) et effectif ($\Delta F/F_m'$). ML : mise en marche de la lumière analytique (début de la fluorescence) ; SP : impulsion lumineuse saturante ; AL : lumière actinique non saturante ; FR : lumière rouge lointain. Cette lumière est absorbée préférentiellement par le PSI, et est très peu absorbée par le PSII. FR est utilisé pour drainer complètement les électrons du pool de plastoquinone lors de l'extinction de la lumière actinique. Le niveau F_0' est alors inférieur à F_0 en raison des phénomènes de désactivation thermique qui sont encore actifs (d'après [Kooten et Snel, 1990](#))

La méthode des impulsions saturantes permet de mesurer le rendement de fluorescence dans différentes conditions de fonctionnement de l'appareil photosynthétique. Les conditions d'éclairages successives conditionnent l'état physiologique et correspondent à différents niveaux de fluorescence.

En éclairant une plante adaptée à l'obscurité avec une lumière analytique (une lumière d'intensité constante et très faible qui n'induit pas de changement d'activité photosynthétique), on peut mesurer la fluorescence à l'obscurité (F_0). Une fois cette mesure effectuée, on envoie une impulsion saturante (2 à 3 fois l'intensité maximale du soleil durant 1 à 2 secondes). Comme son nom l'indique, cette impulsion sature la photosynthèse, ce qui permet de déterminer le niveau maximal de fluorescence F_M . De ces deux mesures, on déduit l'efficacité de capture des excitons par les centres réactionnels ouverts du PSII, c'est-à-dire le rendement photochimique optimal, qui s'écrit :

$$\Phi P = \frac{F_m - F_0}{F_m} = \frac{F_v}{F_m} \quad (I.2)$$

Avec F_v la fluorescence variable.

Pour une plante dont la photosynthèse fonctionne bien, la valeur de ΦP est typiquement comprise entre 0,80 et 0,86 ([Bjorkman et Demmig, 1987](#), [Genty et al., 1989](#), [Pfundel, 1998](#), [Agati et al., 2000](#)). ΦP est mesuré lorsque la plante est à l'obscurité (photosynthèse inactive). Cependant, lorsque la plante est à la lumière, les autres processus de désactivation, qui sont liés au fonctionnement de l'appareil photosynthétique, se mettent en place. Le rendement photochimique est alors inférieur à ΦP . Pour caractériser la plante en état de fonctionnement, d'autres mesures sont faites avec une lumière actinique (lumière du soleil ou toute autre source lumineuse activant la photosynthèse).

[Genty et al., 1989](#) ont montré que le rendement photochimique effectif (c'est-à-dire le rendement à la lumière, dans des conditions standards de fonctionnement) pouvait être mesuré

à partir de la fluorescence stationnaire et de la fluorescence maximale en pleine lumière F_M' , mesurée à l'aide d'une impulsion saturante. Le rendement effectif s'écrit :

$$\Phi P_{eff} = \frac{F_m' - F_s}{F_m'} = \frac{\Delta F}{F_m'} \quad (I.3)$$

L'augmentation de la fluorescence ΔF correspond à la fermeture des centres réactionnels restés ouverts dans l'état stationnaire. ΦP_{eff} permet de mesurer le rendement de la photosynthèse (Schreiber et Bilger, 1993), mais il faut garder en tête que c'est plus précisément une mesure du rendement quantique du flux d'électrons photosynthétiques du PSII.

On retiendra que la fluorescence au niveau du chloroplaste présente une intensité variable est que cette variation en fonction de l'éclairement renseigne sur l'activité photosynthétique.

I.2.3. La Chl-F au niveau de la feuille

La fluorescence chlorophyllienne mesurée sur la feuille hérite des propriétés de la fluorescence du chloroplaste. Ainsi, des protocoles basés sur l'induction de fluorescence par lumière artificielle ont été développés au niveau de la feuille sur les mêmes principes.

- Le rendement de la fluorescence stationnaire

Même lors des variations naturelles d'éclaircements, le suivi du rendement de la fluorescence stationnaire permet de déceler la mise en place de quenching non photochimique par la plante (Moya *et al.*, 1992). In situ, les variations diurnes du rendement de fluorescence stationnaire révèlent la nature du contrôle de la photochimie et renseignent sur l'efficacité photosynthétique (Cerovic *et al.*, 1996, Rosema *et al.*, 1998, Flexas *et al.*, 2000). En particulier, la simple mesure des variations de ce rendement de fluorescence stationnaire en fonction des variations lumineuses a permis de définir des signatures du stress hydrique (Cerovic *et al.*, 1996, Rosema *et al.*, 1998, Flexas *et al.*, 2000). La figure I.6 montre l'effet des changements de lumière sur une feuille de vigne normalement irriguée et sur la même plante en état de stress hydrique.

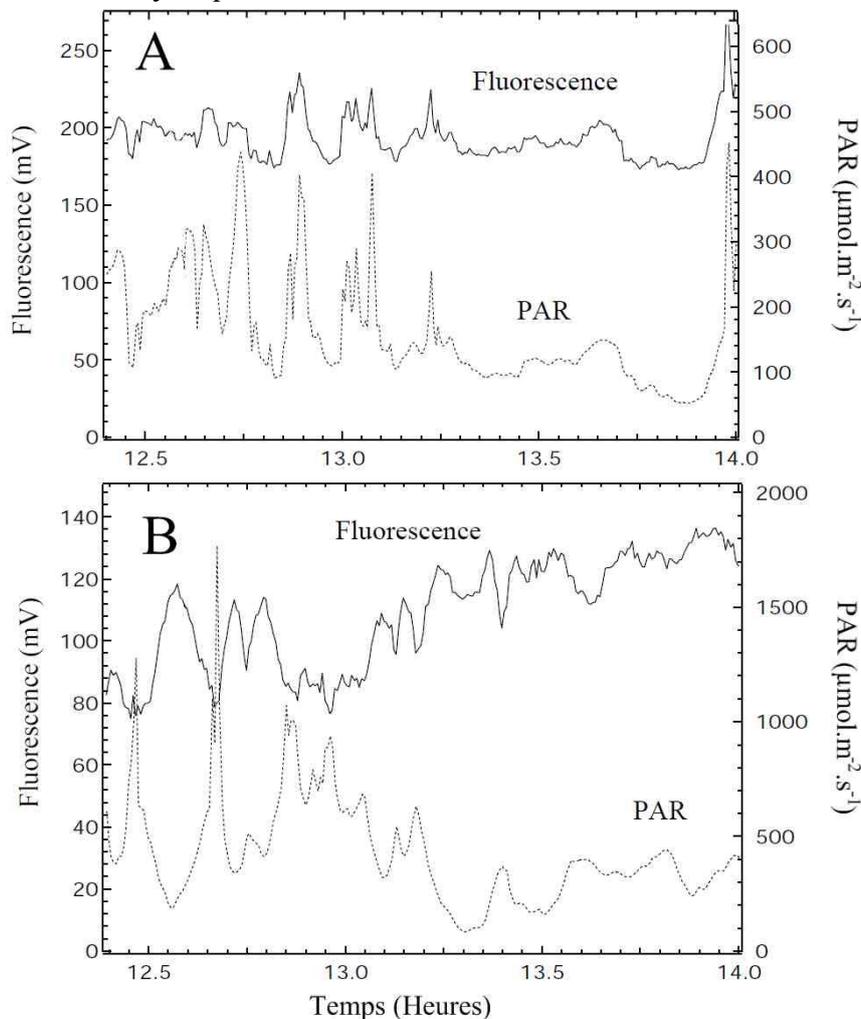


Figure I.6 : suivi à distance des variations du rendement de fluorescence stationnaire et de l'éclairement effectué avec le LaserPAM au cours d'un cycle diurne, sur une feuille de vigne en l'absence (A) et en présence (B) de stress hydrique (d'après Ounis, 2001).

Lorsque la plante est normalement irriguée, le niveau du rendement de fluorescence stationnaire dépend principalement du quenching photochimique. Une augmentation de la lumière modifie l'équilibre de la chaîne de transfert d'électrons dans le sens d'une réduction, provoquant une augmentation du rendement de fluorescence (figure I.6-A).

Dans le cas d'une feuille soumise à un stress hydrique, les stomates se ferment pour limiter les pertes d'eau par évapotranspiration et l'énergie absorbée excède la capacité de fixation du CO₂ de l'organisme. Les quenching non photochimiques deviennent majoritaires pour dissiper thermiquement l'excès d'énergie absorbée. Lorsque l'éclairement devient plus intense, ils se renforcent et font baisser le rendement de fluorescence stationnaire. Le rendement de fluorescence augmente à nouveau dès que le quenching non photochimique se relaxe suite à une baisse de l'éclairement. La corrélation entre le rendement de fluorescence et l'éclairement est alors négative (figure I.6-B). La mesure des variations du rendement de fluorescence stationnaire en fonction des changements naturels de lumière (présence de nuages) apparaît donc comme un outil attractif pour la détection de la contrainte hydrique.

- Le rapport rouge infrarouge

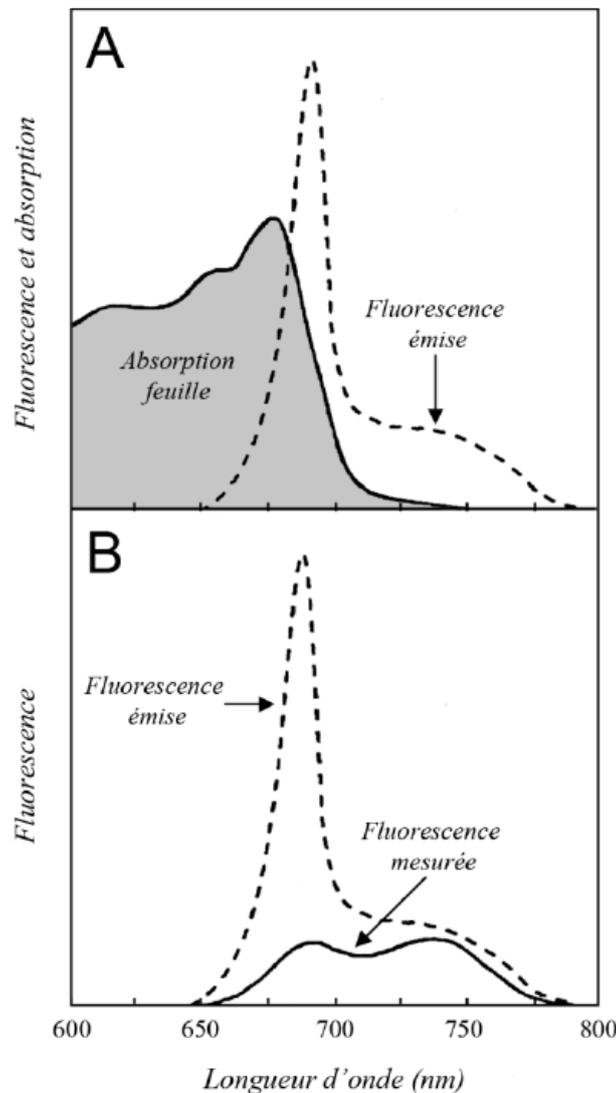


Figure I.7 : Illustration de l'effet de la réabsorption de la fluorescence chlorophyllienne mesurée sur des feuilles. En pointillés : spectre de fluorescence tel qu'il est émis par une suspension diluée de chloroplastes. Grisé : spectre d'absorption de la feuille. Trait plein : fluorescence mesurée au niveau de la feuille (d'après Buschmann et Lichtenthaler, 1998).

La [figure I.7](#) donne le spectre d'absorption de la chlorophylle et le spectre d'émission de fluorescence de chloroplastes en solution diluée. Elle montre que le spectre d'absorption et le spectre d'émission de fluorescence se chevauchent dans la partie rouge ($\lambda < 720\text{nm}$). Ce chevauchement a pour conséquence que l'émission de fluorescence est susceptible d'être réabsorbée par la chlorophylle elle-même. Pour la chlorophylle en solution, cette réabsorption va dépendre de la concentration de chlorophylle.

Dans une feuille cette réabsorption a lieu de manière forte car la concentration de chlorophylle est importante. Dans une feuille, lorsque la fluorescence est émise, elle est donc en partie réabsorbée à l'intérieur de la feuille ([figure I.7-B](#)) par les autres molécules de chlorophylle. C'est principalement la fluorescence dans le rouge qui est réabsorbée. Ce qui a pour conséquence que la fluorescence à 685 nm provient d'une couche mince de la surface de la feuille tandis que la fluorescence à 735 nm provient de toute la profondeur de la feuille ([Malkin et al., 1981](#), [Briantais et al., 1986](#)).

L'amplitude de la réabsorption de la fluorescence rouge relativement à la fluorescence infrarouge est conditionnée par le transfert radiatif au sein de la feuille. Ainsi la structure de la feuille (monocotylédone/ dicotylédone, feuille d'ombre ou de lumière) et l'état physiologique (qui déclenche des mécanismes de relocalisation des pigments) influent également sur le rapport rouge infrarouge mesuré au niveau de la feuille ([Louis, 2004](#), [Jacquemoud, 1990](#)).

La forme spectrale de l'émission de la Chl-F est couramment mesurée à travers un rapport de l'émission rouge divisé par l'émission infrarouge (RoFR pour Red over Far Red fluorescence ratio). Ce rapport est la première signature introduite par [Lichtentaler et al., en 1986](#). Différentes formulations existent comme celle de la comparaison des deux maxima locaux d'émission (F690/F740) ou des deux bandes d'absorption de l'oxygène atmosphérique (F687/F760). Mais les tendances sont similaires quelles que soient les longueurs d'ondes choisies. Il a été montré que ce rapport dépend de la concentration en chlorophylle et de la structure de la feuille : lorsque la concentration en chlorophylle augmente, RoFR diminue ([Gitelson et al., 1998](#)). Cette anticorrélation est particulièrement marquée pour des valeurs de contenu en chlorophylle inférieur à 30 g.cm^{-2} ([Gitelson et al., 1998](#)).

Signalons qu'il a également été montré que, dans certains cas, le rapport RoFR montrait des variations pour un même contenu de chlorophylle. Ainsi il a été observé une variation au cours du cycle diurne ([Valentini et al., 1994](#), [Agati et al., 1995](#)) et lors d'un stress induit par la température.

On voit dans ce comportement l'héritage au niveau de la feuille des propriétés connues au niveau du chloroplaste. Le changement d'échelle conserve les relations entre signal optique et phénomène physiologique, mais des sources de variabilité du signal optique viennent s'ajouter. Ces nouvelles sources de variabilité apportent une information nouvelle et peuvent occulter une partie de l'information disponible aux échelles inférieures.

Le présent mémoire contribue à l'interprétation du signal lors d'un autre changement d'échelle : la mesure au niveau du couvert. Pour évaluer les informations nouvelles et les informations tronquées à cette nouvelle échelle, on compare le signal au niveau du couvert aux informations disponibles par la mesure de fluorescence au niveau de la feuille. Ce changement d'échelle s'appuie sur une instrumentation qui permet le suivi à l'échelle du couvert. Voyons maintenant les fondamentaux de la télédétection des couverts végétaux appliqués à la fluorescence chlorophyllienne.

I.3. La télédétection des couverts végétaux

Les propriétés optiques d'un couvert végétal dépendent des propriétés optiques et géométriques de chacun des éléments du couvert, mais aussi de l'interaction entre ces différents éléments. De ce fait, la réponse spectrale des couverts végétaux - et en particulier les distributions spectrales et directionnelles de la réflectance d'un couvert - dépendent étroitement de l'architecture et de la géométrie du couvert, de son taux de couverture, mais aussi des propriétés optiques du sol sous-jacent.

I.3.1. Propriétés géométriques et optiques des couverts

- Propriété spectrale des feuilles

L'interaction des feuilles avec le rayonnement électromagnétique (hors gamme thermique pour laquelle l'émissivité est non négligeable) se traduit par des phénomènes d'absorption, de réflexion, de transmission et de diffusion. La réflexion et la transmission d'un élément de couvert peuvent être représentées comme des diffusions arrière et avant respectivement. La diffusion du rayonnement par la feuille est due essentiellement aux discontinuités d'indice de réfraction existant entre les parois hydratées des cellules ($n=1.4$), l'eau libre dans les espaces intercellulaires ($n=1.3$) et l'air des lacunes du parenchyme lacuneux ($n=1$) ainsi qu'à la diffusion par les organites contenues dans le cytoplasme (grana, mitochondries, ...). L'absorption est principalement liée à la présence de pigments photosynthétiques, à l'eau et à la matière sèche (Baret et Fourty, 1997, Fourty et Baret, 1998).

Pour ces raisons, les spectres de la végétation se caractérisent par une même allure typique. La figure I.8 représente les propriétés spectrales d'une feuille. On distingue trois zones spectrales :

- *UV-Visible* (300-700 nm) : Dans ce domaine, la feuille manifeste une faible réflectance et transmittance due à une forte absorption du rayonnement par les pigments foliaires. Les polyphénols, contenus dans l'épiderme absorbent le rayonnement UV proche, les pigments (Chlorophylle a et b, caroténoïdes) absorbent l'UV, le visible et le proche infrarouge (300-700 nm), plus faiblement entre 500 et 600 nm ;
- *proche infrarouge* (700-1300 nm) : Il s'agit d'une zone de faible absorption. Le niveau du plateau de réflectance (plateau proche infrarouge) dépend essentiellement de la structure anatomique de la feuille (taille des cellules, des espaces intercellulaires, nombre d'interfaces) ;
- *moyen infrarouge* (1300-2500 nm) : Le moyen infrarouge est fortement absorbé par l'eau et par des macromolécules (lignine, cellulose, protéines, ...).

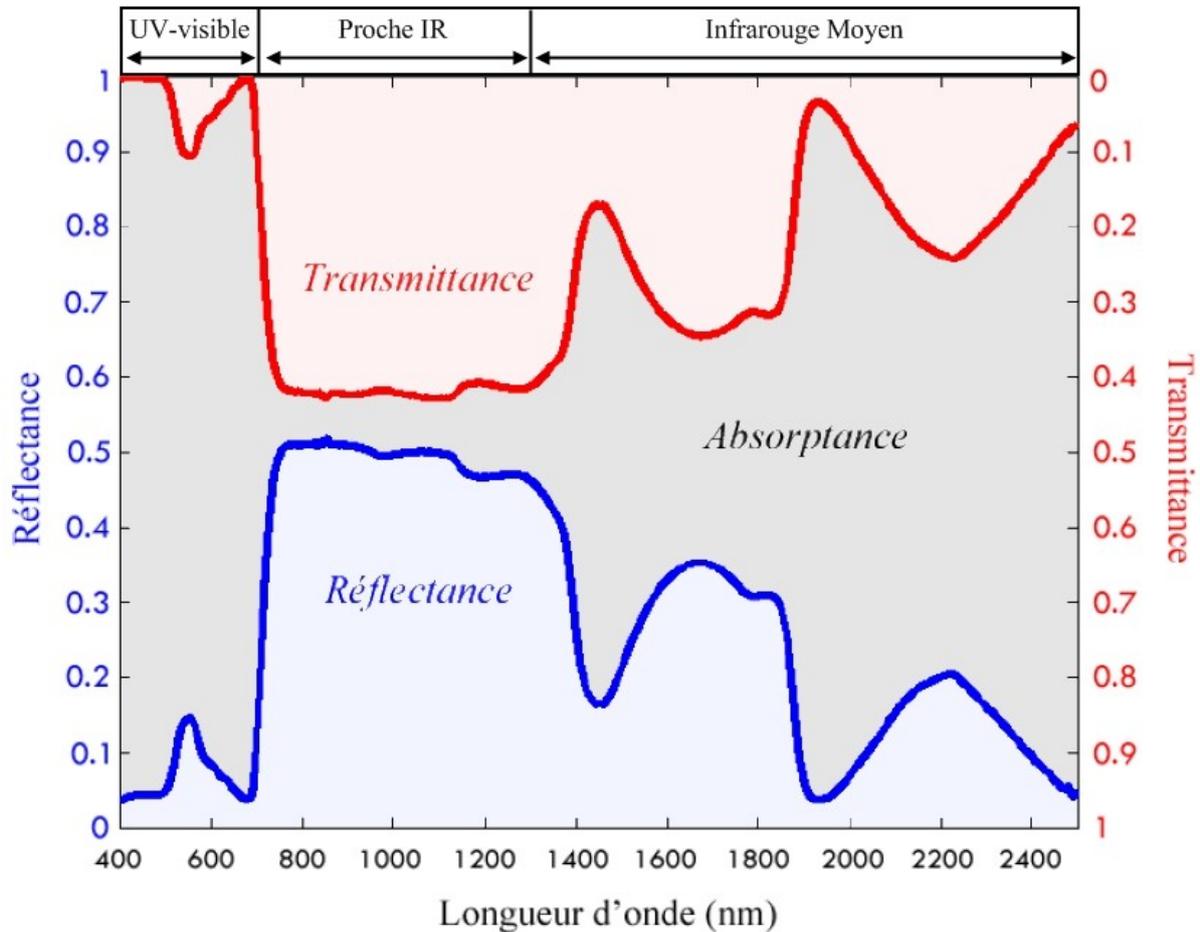


Figure 1.8 : spectres de réflectance et de transmittance d'une feuille fraîche de trèfle des prés, *Trifolium pratense* (d'après Jacquemoud *et al.*, 2009)

- Structure du couvert

La structure du couvert, c'est-à-dire la dimension, la forme et la répartition des surfaces végétales qui le composent, détermine l'interception de l'éclairement et le transfert radiatif au sein du couvert. Elle conditionne donc la variation directionnelle de la réflectance mais aussi l'émission de fluorescence du couvert. Elle est caractérisée par des paramètres reliés à la biomasse (LAI) et à l'orientation et la disposition des feuilles (inclinaison, arrangement spatial).

Le LAI (leaf Area Index) caractérise la surface d'échange (eau, carbone, rayonnement) avec l'atmosphère. Il est défini comme la surface cumulée sur toute la hauteur du couvert, des faces supérieures des feuilles par unité de surface de sol. Il est largement utilisé en écophysiologie pour modéliser les fonctionnements du couvert puisque ce sont essentiellement les feuilles qui conditionnent l'évapotranspiration et les flux de carbone entre la biosphère et l'atmosphère (Rosenberg *et al.*, 1983). Le LAI varie typiquement de 0 pour un sol nu à une valeur maximale de 5 – 6 pour une culture annuelle, et peut atteindre 10 dans le cas des forêts tropicales.

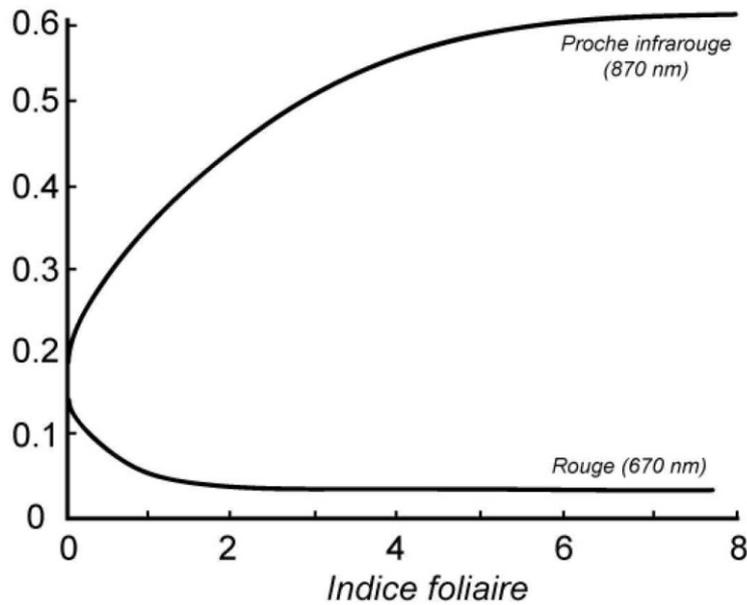


Figure I.9 : évolution de la réflectance d'un couvert végétal dans le rouge et le proche infrarouge en fonction de l'indice foliaire (LAI) (d'après [Guyot, 1989](#)).

L'inclinaison des feuilles est définie par l'angle entre la normale à la feuille et la verticale. L'inclinaison des feuilles varie en fonction du type de végétation, mais aussi du stade de développement et parfois même de l'heure de la journée. Les inclinaisons des éléments d'un couvert peuvent être décrites par une distribution des inclinaisons foliaires. On distingue différents types de couvert selon leurs distributions d'inclinaisons foliaires ([figure I.10](#)). Une distribution d'inclinaison foliaire représente la proportion de feuille du couvert dont l'inclinaison foliaire appartient à une certaine gamme. On a :

$$LIDF(\Omega) = \frac{g(\Omega)}{2\pi} \text{ avec } \int_{2\pi} \frac{g(\Omega)}{2\pi} d\Omega = 1 \quad (I.4)$$

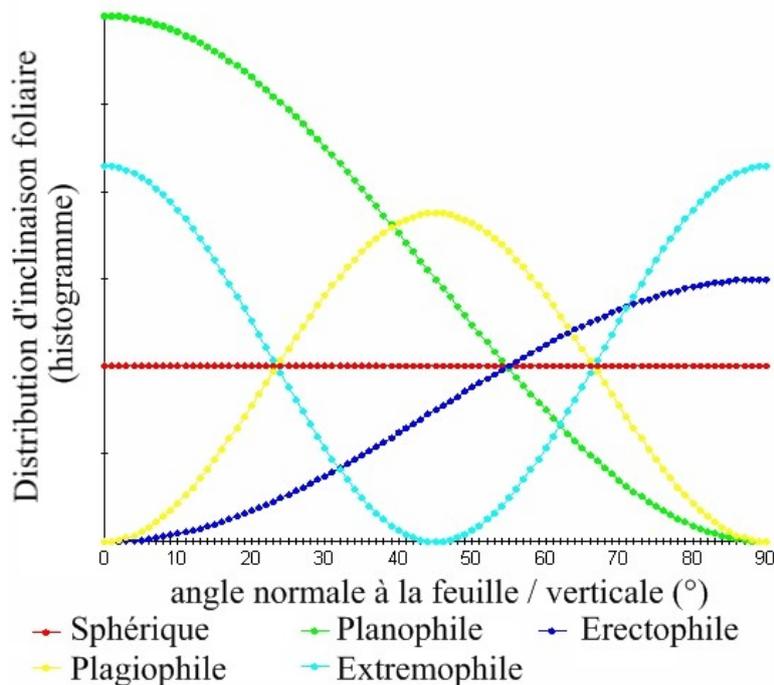


Figure I.10 : Cinq distributions types d'inclinaison foliaire (illustration d'après [P. Lewis & P. Saich, 2002](#)).

La *distribution des feuilles* au sein du couvert dépend de l'espèce mais aussi des conditions de croissance du couvert, et en particulier du climat lumineux. Les feuilles peuvent pousser directement sur la tige principale, ou bien sur des branches ou rameaux portés par le tronc. L'arrangement spatial des feuilles n'est en général pas homogène, mais de type aggloméré autour des plantes, du tronc et des rameaux. L'arrangement spatial des feuilles peut être représenté par le nombre de contacts par unité de trajet, le long d'un trajet optique dans le couvert selon une direction donnée. La méthode du quadrat (Warren Wilson, 1960) permet de calculer le nombre de contacts en introduisant une mince aiguille dans le couvert selon une direction donnée. L'arrangement spatial est ensuite déterminé par la variance relative du nombre de contacts. Une grande variance relative correspond à un couvert à caractère agrégé, une faible variance relative à un couvert avec peu de recouvrement des feuilles. Une variance relative de 1 correspond à une distribution aléatoire des feuilles. Cette méthode est néanmoins expérimentalement contraignante. La distribution des feuilles peut aussi être définie par la variation spatiale de la densité foliaire. Une méthode indirecte pour l'obtenir consiste à mesurer la fraction de trou, qui est définie comme la probabilité pour l'éclairement solaire de pénétrer au sein du couvert sans être intercepté par les feuilles. Il existe actuellement trois modèles (Nilson, 1971) permettant d'obtenir la fraction de trou. Le modèle de Poisson suppose une distribution aléatoire des feuilles, tandis que le modèle binomial et le modèle de Markov tiennent compte de l'effet d'agrégation. Ces modèles ont été utilisés pour obtenir le LAI à partir de photos hémisphériques (Jonkheere *et al.*, 2004, Weiss *et al.*, 2004).

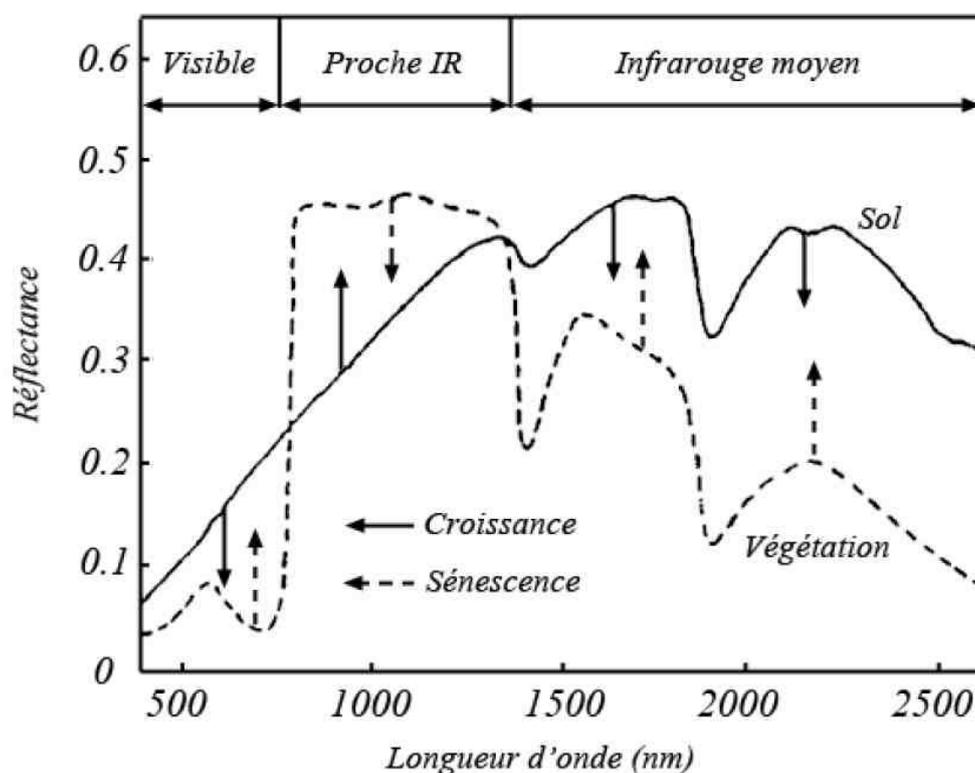


Figure 1.11 : Représentation schématique du sens d'évolution de la réflectance d'un couvert végétal au cours de la phase active de croissance et de la sénescence. (d'après Guyot, 1989).

- Propriété spectrale et directionnelle de la réflectance du couvert

La réflectance du couvert végétal dépend fortement des directions d'éclairement, d'observation et de la longueur d'onde (figures 1.12). Le flux réfléchi par le couvert végétal est en effet défini par l'interception de la lumière par le couvert et par la réflectance des

éléments qui le constituent. L'interception de la lumière dépend de l'architecture du couvert mais aussi des propriétés optiques des feuilles qui définissent la profondeur à laquelle le flux incident pénètre et la probabilité pour le flux réfléchi de ressortir.

L'effet d'opposition (hot spot en anglais) est un phénomène physique qui affecte la réflectance des objets tridimensionnels. Elle est liée au fait que les éléments observés masquent leurs propre ombre (Kuusk, 1985 ; Hapke *et al.*, 1996). Le capteur qui regarde dans la direction de l'éclairage (vers son ombre) verra majoritairement des éléments éclairés. Cet effet est prononcé sur les couverts végétaux. La disposition géométrique des feuilles va conditionner l'intensité et l'extension de cet effet.

Les propriétés directionnelles de la réflectance des feuilles ont sans doute peu d'effet direct sur la distribution directionnelle de réflectance du couvert en raison d'un effet de moyennage sur l'ensemble des angles d'inclinaison des feuilles. Par contre, les propriétés spectrales de la réflectance et de la transmittance des feuilles déterminent le transfert radiatif au sein du couvert.

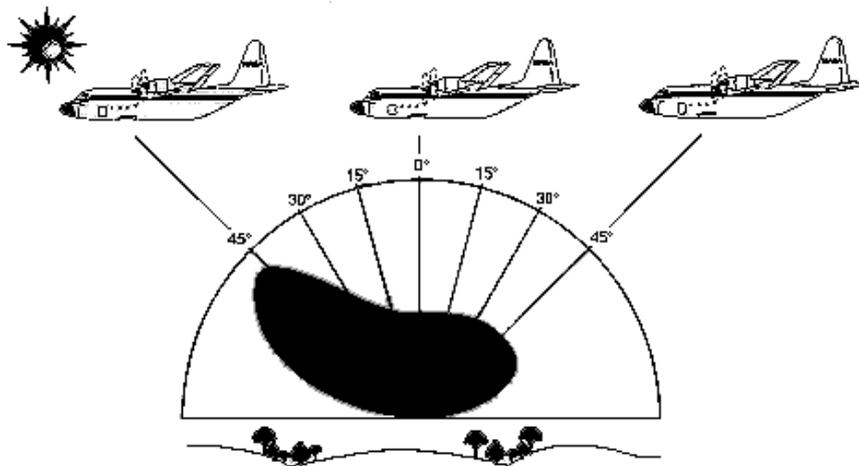


Figure I.12 : Illustration de la distribution bidirectionnelle de la réflectance d'un couvert végétal. (D'après Ranson *et al.*, 1994)

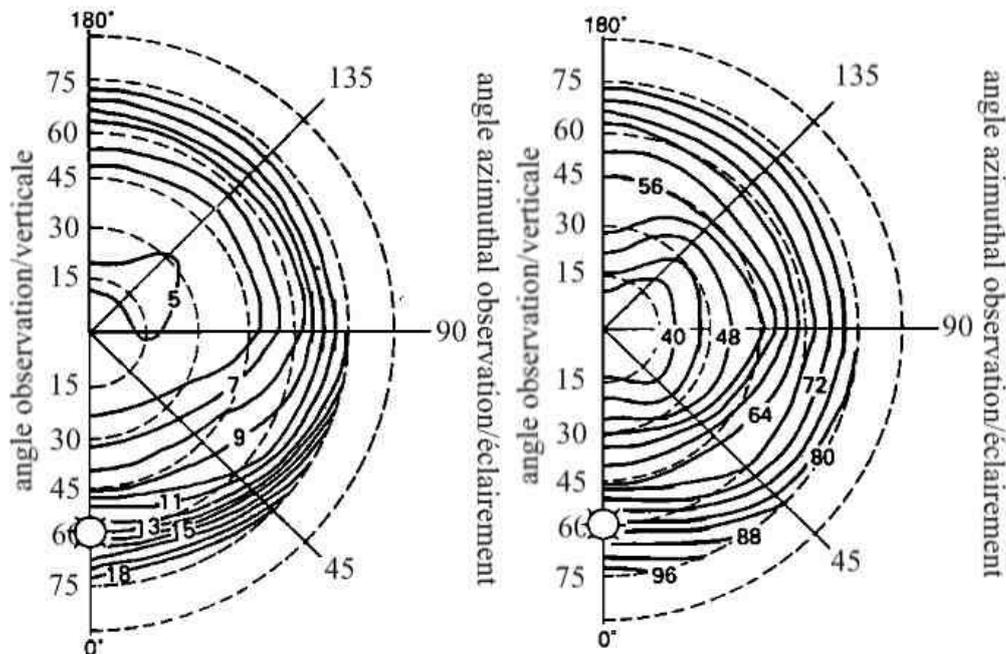


Figure I.13 : Distribution de réflectance (en %) d'un couvert de blé dans le visible (580-680 nm) à gauche et dans le proche infrarouge (730-1100 nm) à droite. Le soleil est représenté par un icône □ (azimut 0°, élévation 60°) (d'après Roujean *et al.*, 1992).

La réflectance du couvert est donc une quantité complexe qui dépend de nombreux paramètres à différentes échelles. La [figure I.13](#) illustre la distribution complexe de la réflectance des couverts végétaux avec un effet d'opposition et de réflexion spéculaire prononcé.

I.3.2. Indices spectraux de réflectance

Les caractéristiques très marquées du spectre de réflectance du couvert ont été utilisées pour définir des indices de végétation. Ce sont des combinaisons de valeurs de réflectance acquises dans plusieurs bandes spectrales, destinées à corrélérer la réflectance spectrale à des caractéristiques de la végétation via des relations simples. Ces indices sont une approche empirique de l'interprétation des données de télédétection. Les canaux les plus utilisés sont le rouge et le proche infrarouge, où le contraste avec le sol est le plus prononcé. Les plus utilisés sont le PVI (Perpendicular Vegetation Index) de [Richardson et Wiegand, 1977](#), le TSAVI (Transformed Soil Adjusted Vegetation Index) de [Baret et Guyot, 1991](#) et surtout le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) de [Tucker, 1979](#).

- NDVI

$$NDVI = \frac{\rho_{PIR} - \rho_R}{\rho_{PIR} + \rho_R} \quad (I.5)$$

Où ρ_R et ρ_{PIR} sont les réflectances dans le rouge et le proche infrarouge. Les valeurs du NDVI sont comprises entre -1 et 1.

Le NDVI est l'indice le plus communément utilisé pour rendre compte de la présence de la végétation en télédétection. Il s'appuie sur la forte différence de réflectance de la végétation entre le visible et le proche infrarouge. Sa valeur sera proche de 0 dans le cas d'un sol nu qui n'a pas de fort changement de réflectance entre le rouge et le proche infrarouge alors qu'elle sera supérieure en présence de végétation. La réflectance du sol est plus grande que celle des feuilles dans le rouge et plus faible dans l'infrarouge. Lorsque la végétation est en phase active de croissance, la contribution du sol au spectre de réflectance global mesuré décroît, au profit de celle de la végétation. Au cours de cette phase, la réflectance mesurée diminue dans le domaine du visible et de l'infrarouge moyen, alors qu'elle augmente dans la région du proche infrarouge (voir [figure I.11](#)). Le NDVI augmentera avec la couverture du sol. La saturation des signaux de réflectance est atteinte pour un LAI de 2 dans le visible et un LAI de 5 dans l'infrarouge. Le NDVI est donc utilisable jusqu'à un LAI de 5 (voir [figure I.9](#)).

Le NDVI est souvent utilisé comme indicateur de biomasse, de la lumière absorbée (aPAR) ou de la capacité photosynthétique du couvert suivant les interprétations qui sont faites. Cependant cet indice ne permet pas d'accéder aux processus physiologiques dynamiques. C'est pourquoi le PRI, un indice sensible aux variations de l'activité photosynthétique à court terme a été introduit.

- PRI

Le PRI proposé par [Gamon et al., en 1992](#) est un indice basé sur les changements de réflectance de la partie verte du spectre. Il est défini comme la variation relative de la réflectance à 531 nm par rapport à la réflectance à 570 nm :

$$PRI = \frac{\rho_{531} - \rho_{570}}{\rho_{531} + \rho_{570}} \quad (I.6)$$

La variation de réflectance entre ces deux longueurs d'ondes a été associée à deux mécanismes impliqués dans la dissipation d'énergie par voie thermique. L'apparition d'un gradient de pH au niveau de la membrane des thylakoïdes induit des changements rapides dans l'état d'agrégation des complexes chlorophylle protéines des antennes qui provoquent

une variation de l'absorbance centrée sur la plage 531-535 nm. Un deuxième phénomène, le changement de l'état d'époxydation des xanthophylles et leur accumulation, est accompagné de variations de l'absorbance centrées sur la place 505-515 nm (Morales *et al.*, 1990, Ruban *et al.*, 1993) ces variations d'absorbance induisent une variation de réflectance dans une large bande autour de 531 nm.

Gamon *et al.*, 1990 ont été les premiers à montrer que des variations rapides de la réflectance de feuilles ou de couvert autour de 531 nm, en réponse à des variations de la lumière incidente, pouvaient être détectées à distance, par des mesures passives, en utilisant un radiomètre portable.

La composante principale du PRI est reliée à la composante du quenching non photochimique liée au cycle des xanthophylles, ce qui en fait un outil intéressant pour la détection des variations dynamiques du système de photo protection. Evain *et al.*, 2004, ont également montré que le PRI était un bon indicateur de la fermeture des stomates, mécanisme de protection de la plante déclenché en cas de stress hydrique permettant de limiter la déperdition d'eau.

I.3.3. Télédétection active de la fluorescence

Actuellement, la grande majorité des mesures de fluorescence se font de manière active. C'est-à-dire en utilisant une source de lumière artificielle pour exciter la fluorescence. L'instrument PAM (pour Pulse Amplitude Modulation) (Schreiber *et al.*, 1986, Schreiber, 1986), basé sur la méthode de light doubling, est l'appareil de référence pour la mesure du rendement de fluorescence des plantes dans leurs milieux naturels. Utilisée à l'origine pour les mesures par contact, c'est sur cette méthode que reposent les instruments actifs de mesure à distance.

Depuis l'avènement des lasers impulsionnels, la fluorescence induite par laser a été largement utilisée comme sonde non-destructive et non intrusive pour l'étude des différents mécanismes de fonctionnement de la végétation en général, et de la photosynthèse en particulier. Ainsi, des Lidars (Light Detection And Ranging) spécifiques à la télédétection active de la fluorescence, appelés par extension FLIDAR (Fluorescence Lidar) ont été développés par différents groupes de recherche. Les premières mesures en champs ont été faites par Measures *et al.* (1973). Depuis, plusieurs instruments ont été développés spécifiquement. Par exemple, Ounis *et al.*, en 2001 ont développé un LIDAR (DE-FLIDAR) excitant à deux longueurs d'onde dans l'UV et le vert. Le DE-FLIDAR permet de mesurer simultanément la fluorescence chlorophyllienne, la fluorescence bleu-vert, mais aussi l'absorption UV de l'épiderme foliaire.

Le FIPAM (Frequency Induced Pulse Amplitude Modulation) est un FLIDAR basé sur la méthode de light-doubling permettant de mesurer la fluorescence variable jusqu'à une distance de 5 m (Cavender-Bares *et al.*, 1999, Flexas *et al.*, 2000, Ounis, 2001, Apostol *et al.*, 2001, Moya *et al.*, 2004). Le FIPAM est basé sur une diode laser et permet la mesure de F_s , et F_0 à une fréquence de 1 Hz. Il permet également, en augmentant la fréquence jusqu'à 100 kHz, de faire des mesures en saturant la fluorescence (F_m , F_m').

La méthode LIFT (Laser Induced Fluorescence Transient) a été développée par Kolber *et al.*, en 2005. Elle est basée sur un système de type LIDAR, éclairant la végétation à l'aide d'une diode laser à 660 nm. La collection du signal se fait grâce à un télescope de 250 mm. Ce système mesure les variations de fluorescence induites par l'augmentation de la fréquence de l'excitation. Pour des raisons de sécurité oculaire, ce système ne peut saturer la photosynthèse mais en ajustant la transition de fluorescence sur un modèle, il est possible de retrouver les paramètres F_0 et F_m et d'en déduire le rendement photochimique. L'instrument développé autour de cette méthode peut être utilisé au sol ou depuis un avion, auquel cas la

source lumineuse est une matrice de 60 diodes générant une puissance d'excitation de 40 W. Depuis un avion, l'instrument permet une mesure sur une surface de 1 m par 1,5 m à une altitude de 150 m.

Si les instruments actifs de contact ou de mesure à distance sont utilisés de manière routinière, il est important de noter que le rayon d'action de ces instruments est plus souvent limité à quelques dizaines de mètres, et que les mesures au niveau de la plante entière et du couvert végétal sont encore très minoritaires. En particulier l'utilisation de ces instruments pour des mesures à plus grande échelle est problématique : depuis une plateforme satellitale, de tels systèmes nécessiteraient des lasers de forte énergie dont les caractéristiques sont difficilement réalisables dans l'état actuel de nos technologies. Une estimation faite par [Ounis](#), en 2001 a montré qu'une détection par laser du niveau de fluorescence stationnaire en présence de lumière ambiante nécessiterait des impulsions lasers d'au moins 10 Joules depuis un satellite à 258 km d'altitude pour une évaluation suffisamment sensible. La réalisation d'un tel instrument est encore peu envisageable. Les objectifs actuels étant d'avoir un diagnostic du fonctionnement de la végétation à l'échelle du globe grâce à la fluorescence, les efforts de recherche se sont naturellement tournés vers les techniques de mesures passives, qui devraient permettre une mesure depuis l'espace (voir projet FLEX, [Drusch et al., 2008](#)).

I.3.4. Télédétection passive de la fluorescence

Les mesures actives ont pour facteur limitant la puissance nécessaire pour exciter une cible étendue. Cette limite devient prépondérante lorsqu'il s'agit de faire des mesures à partir d'un avion ou d'un satellite. C'est pourquoi la communauté s'intéressant à la télédétection de la fluorescence s'est tournée vers les mesures passives, c'est à dire une mesure utilisant le soleil comme source d'excitation.

- Détection par comblement des bandes d'absorption (Fraunhofer Line Principle)

Il s'agit donc de détecter la fluorescence induite par le soleil dans le flux lumineux venant d'une cible végétale. Le rendement de fluorescence d'une feuille étant très faible (inférieur à 1 % de l'énergie absorbée), l'émission de fluorescence est en général négligeable devant le flux réfléchi par la végétation.

Il existe cependant des zones du spectre solaire dans lesquelles le flux lumineux venant du soleil a été absorbé par les composés de l'atmosphère solaire (comme les bandes de l'hydrogène) ou terrestre (comme les bandes de l'eau et de l'oxygène). Ces zones de forte absorption, appelées les bandes d'absorption, sont spectralement étroites. Elles sont composées d'une superposition de nombreuses raies d'absorptions dont la position et l'intensité dépend des niveaux d'énergie que peuvent atteindre les molécules absorbantes. Les bandes spectrales sont caractérisées par une largeur spectrale (allant de quelques ångströms à quelques dizaines de nanomètres) et par une intensité d'atténuation relativement au continuum de l'éclairement. Cette atténuation est quantifiée par la profondeur de la bande d'absorption, définie comme le rapport entre le continuum de l'éclairement (dit le bord) divisé par le flux au maximum d'absorption (dit le fond) de la bande.

$$\text{Profondeur} = \frac{\text{Intensité spectrale du flux du continuum}}{\text{Intensité spectrale du flux au maximum d'absorption}}$$

Au fond de ces bandes d'absorption, là où le flux lumineux est le plus faible, l'émission de fluorescence n'est plus négligeable devant le flux réfléchi et il devient alors plus facile de la détecter. La contribution de la fluorescence étant proportionnellement plus forte au fond de la bande qu'au bord, la forme de la bande d'absorption sera modifiée. Il y aura un

comblement du fond de la bande par l'émission de fluorescence qui se traduit par une diminution de la profondeur de la bande d'absorption.

C'est la quantification de ce comblement qui permet la mesure de la fluorescence. Pour cela, on va comparer la profondeur d'une bande d'absorption dans la lumière réfléchi par la végétation (notée P_{cib} pour profondeur de la cible) avec celle de l'éclairement (note P_{ref} pour profondeur de référence). La [figure I.14](#) présente le principe de la mesure par comblement des bandes. Le continuum et le fond de la bande de l'éclairement sont notés a et b respectivement, de même le continuum et le fond de la bande de la luminance de la cible sont notés c et d.

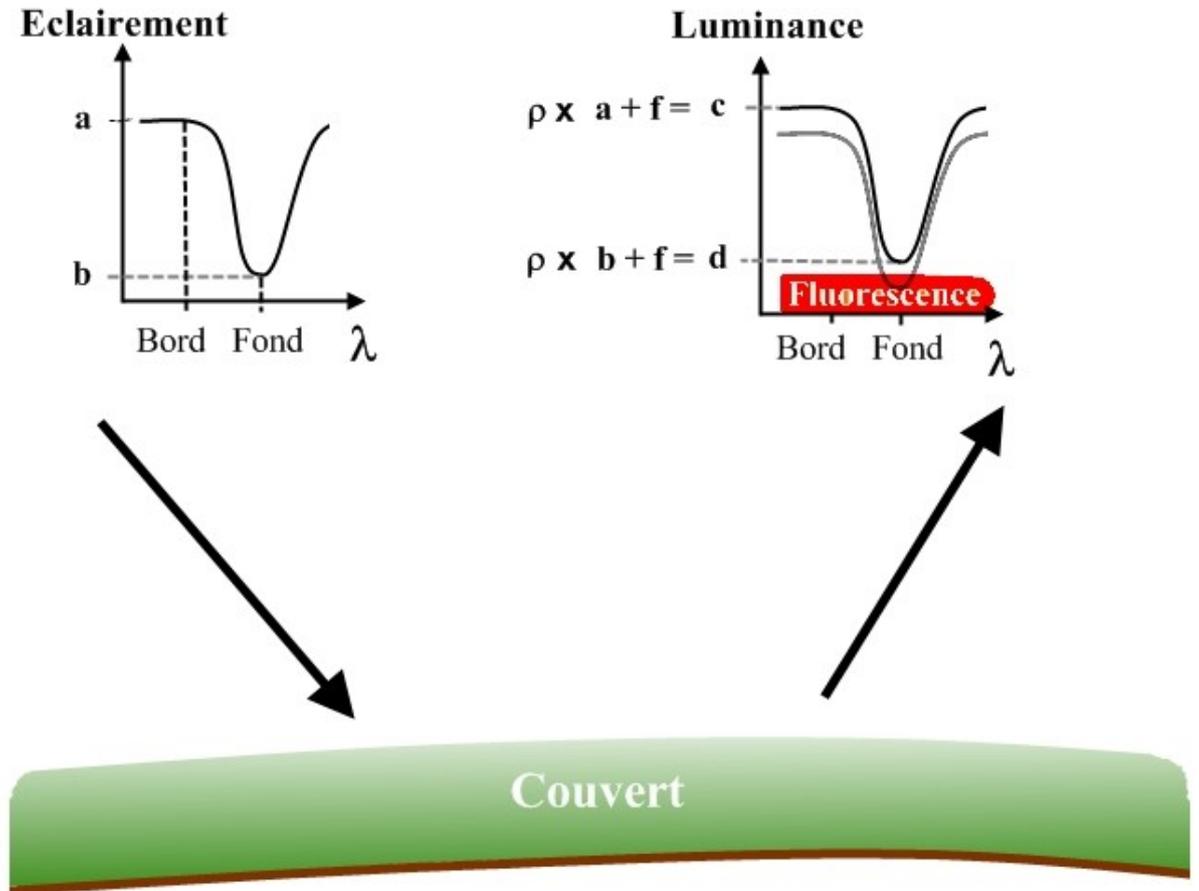


Figure I.14 : Présentation schématique du Fraunhofer Line Principle (FLP) pour la mesure de la fluorescence. Le flux incident (éclairement) est réfléchi par la végétation sans modification notable au premier ordre de la forme du spectre. L'ajout de la fluorescence de la végétation modifie le spectre total de la luminance de la végétation.

On suppose en première approche une réflectance ρ égale entre le continuum et le fond de la bande. Ainsi, la réflexion sur la végétation ne modifie pas la profondeur de la bande d'absorption mais la fluorescence, qui est additive, va induire une P_{cib} inférieur à P_{ref} .

$$\begin{cases} P_{ref} = a/b \\ P_{cib} = c/d = \frac{a \times \rho + F}{b \times \rho + F} \end{cases} \quad (I.7)$$

En première approche, la fluorescence est déduite de la diminution de cette profondeur entre éclairage et lumière réfléchi.

$$\text{On peut écrire } \rho = \frac{c-d}{a-b} \text{ or } c = \rho \times a + F$$

$$\text{Ainsi } F = c - a \times \left(\frac{c-d}{a-b} \right) \quad (\text{I.8})$$

Qui peut également s'écrire en fonction des profondeurs et d'un des flux de luminance :

$$F = c \times \frac{P_{\text{ref}} - P_{\text{cib}}}{P_{\text{cib}}(P_{\text{ref}} - 1)} \quad (\text{I.9})$$

Cette méthode permettant de détecter l'émission propre d'un objet, a été proposée, pour la première fois par [Link en 1951](#), il s'agissait de mettre en évidence une composante du rayonnement lunaire due à la luminescence de son sol. Link proposait alors d'utiliser les raies H α , K et H (créées dans l'atmosphère solaire) pour effectuer les mesures, ce principe est connu dans la littérature sous le nom de Fraunhofer Line Principle (FLP) ou principe des raies de Fraunhofer.

Par la suite la méthode de Fraunhofer Line Principle a été appliquée dans différentes bandes d'absorption et avec différentes solutions technologiques.

- Choix des bandes d'absorptions

Comme nous l'avons dit, il existe deux grandes familles de bandes d'absorption : les raies qui sont créées par les constituants de l'atmosphère solaire et les bandes d'absorption atmosphériques qui sont créées lors de la traversée de l'atmosphère terrestre. De par leur origine différente, la forme de ces bandes ne dépend pas des mêmes paramètres.

Ainsi, les constituants responsables de la formation des raies dans l'atmosphère solaire étant absents de l'atmosphère terrestre, elles sont quasiment identiques en tous points de la surface et ne dépendent en premier ordre que de l'activité solaire. Quasiment identiques seulement, puisqu'en réalité on observe un effet de comblement de ces raies lors de la traversée de l'atmosphère ([Grainger et Ring, 1962](#)). Cet effet appelé Ring Effect est principalement attribué à la diffusion Raman rotationnelle (DDR) par les molécules de N $_2$, O $_2$ et CO $_2$ ([Brinkman, 1968](#)). [Sioris et Evans, en 2000](#), [Sioris et al., en 2003](#) ont étudié l'effet du comblement sur différentes bandes d'absorption et dans le contexte de la mesure passive de la fluorescence. Ce comblement, de l'ordre de 3%, bien que non négligeable est cependant sans commune mesure avec les effets observables sur les bandes d'absorption atmosphériques. En effet, les bandes d'absorption atmosphériques se formant au cours de la traversée de l'atmosphère, leur forme dépend fortement du point d'observation, de la visée et de la position du soleil.

Bien sûr toutes ces bandes ne sont pas toutes équivalentes pour l'application du FLP. La détection d'une émission propre d'un objet grâce au principe FLP, que cela soit la lune ou la végétation, sera d'autant plus aisée que la bande d'absorption utilisée sera profonde et large, maximisant ainsi la contribution de l'émission propre. Le [tableau I.2](#) donne les principales caractéristiques de bandes susceptibles d'être utilisées pour la mesure de la fluorescence des végétaux. Soulignons que les bandes de l'eau ne sont pas indiquées. En général, leur forte variabilité rend difficile leur utilisation. Ces bandes très larges peuvent avoir une traine significative dans les grandes longueurs d'onde. [Daumard 2011](#) a étudié les perturbations possibles des autres bandes d'absorption dans le cas de la détection des bandes de l'O $_2$. Ils ont montré que l'impact de l'eau est négligeable pour la détection de la fluorescence.

Nom de la bande	Longueur d'onde (nm)	FWHM	intensité par rapport au continuum (%)	Intensité fluorescence (mW.m ⁻² .nm ⁻¹)
H Ca II	396,8	1.44	4.1	0.5
G CA I	422,7	0.15	2.4	1
H _γ HI	434,0	0.35	17	1.23
H _β HI	486,1	0.132	14	1.1
BI MgI	518,4	0.16	7	0.7
H _α HI	656,3	0.144	16	0.2
FeI	685,5	0.012	44	2
O ₂ -B	687,5	0.7	30 à 60*	2
FeI	739,9	0.021	41	2.2
O ₂ -A	760,5	1	5 à 25*	1

* O₂-A et O₂-B étant des bandes d'absorption atmosphériques, leur intensité dépend de la masse d'air traversée par les rayons lumineux. Pour un point d'observation donné, cette quantité de masse d'air varie selon la position du soleil.

Tableau I.2 : Principales caractéristiques des bandes d'absorption au niveau du sol et intensité de la fluorescence de la végétation à leur longueur d'ondes. La colonne FWHM (Full Width at Half Maximum) donne la largeur à mi hauteur. (D'après [Moya et al., 2001](#))

Le choix va donc porter sur les bandes les plus profondes, les plus larges mais également les mieux placées au regard du spectre d'émission de fluorescence. La [figure I.15](#) présente un spectre solaire mesuré au niveau du sol et des spectres de réflectance et d'émission de fluorescence de la végétation.

On voit clairement sur cette figure que plusieurs bandes sont bien placées pour la mesure de la fluorescence rouge proche infrarouge de la chlorophylle : la bande H_α (656,3 nm) au début du spectre d'émission, la bande de l'eau entre les deux pics d'émission et les bandes A et B de l'oxygène. La bande H, a été la première bande à être utilisée pour la mesure de la fluorescence de la végétation ([McFarlane et al., 1980](#)). La bande de l'eau, elle, n'a jamais été utilisée. Ceci est dû d'une part à sa nature qui induit une forte variabilité difficilement prévisible due à la répartition de la vapeur d'eau dans l'atmosphère et d'autre part, à la concurrence des bandes de l'oxygène, mieux placées par rapport au spectre d'émission de fluorescence. En effet, la bande O₂-B, à 687 nm, correspond au premier pic d'émission de la fluorescence chlorophyllienne. La bande O₂-A, à 760 nm quant à elle, est située légèrement à droite du second pic d'émission à 735 nm. De plus, comme l'indique le [Tableau I.2](#), ces bandes sont particulièrement larges : 0,7 nm pour la bande B et 1 nm pour la bande A. La contribution de la fluorescence dans ces bandes est donc relativement plus importante. Elles permettent également de mesurer la fluorescence à deux longueurs d'onde différentes, offrant ainsi la possibilité d'estimer, par exemple, le contenu en chlorophylle ([Lichtenthaler et Rinderle 1988](#)).

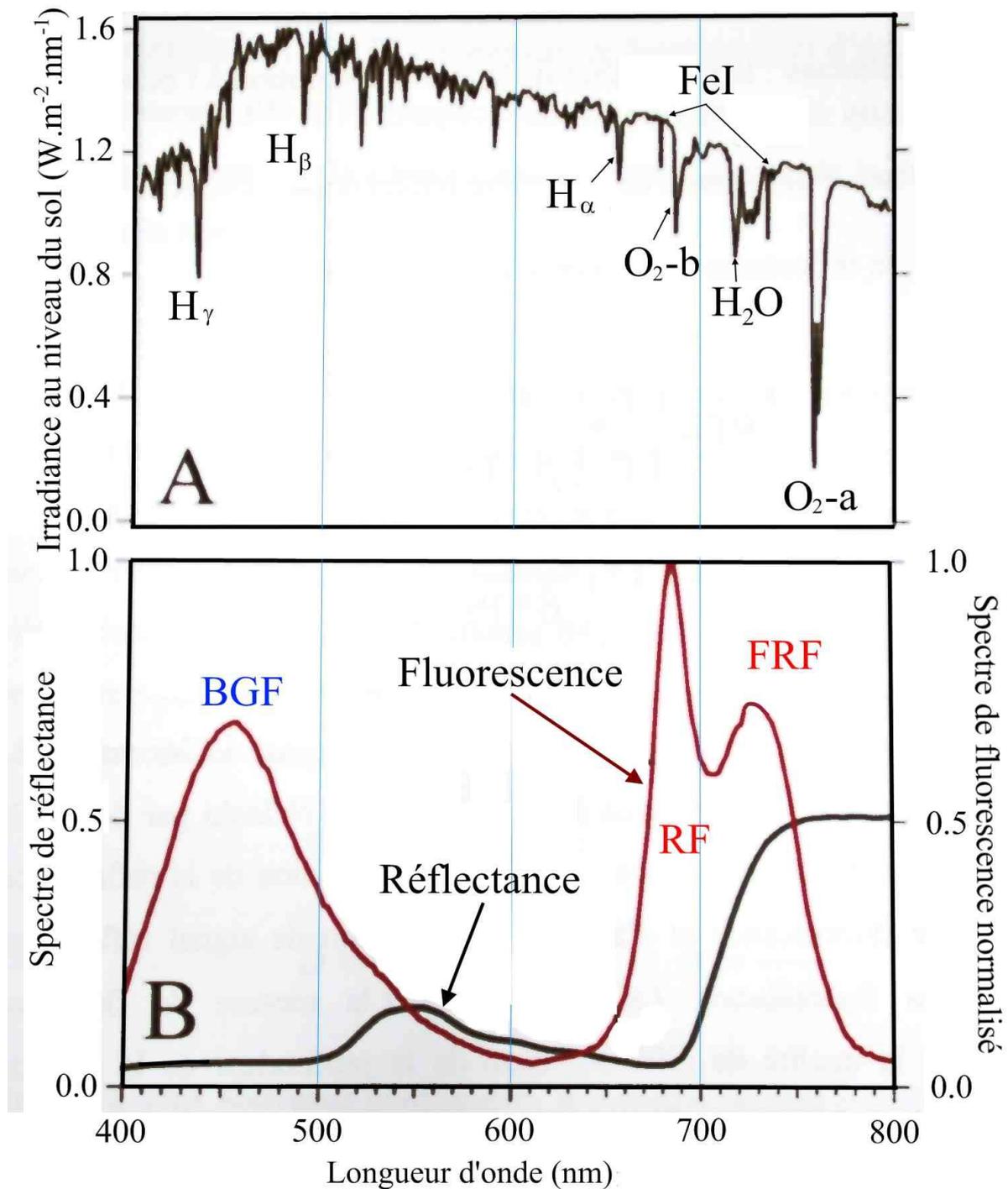


Figure I.15 : (A) spectre solaire au niveau de la mer. Sur ce spectre, nous avons indiqué la position des raies d'absorption solaires et des bandes d'absorption atmosphériques. (B) Spectre de fluorescence d'une feuille de vigne excitée à 355 nm et spectre de réflectance de la même feuille. BGF : fluorescence bleu verte, RF : fluorescence rouge, FRF : fluorescence proche infra rouge. La résolution de la figure A ne permettant pas d'observer les raies du fer, ces dernières ont été volontairement augmentées pour une meilleure comparaison. Leur vraie profondeur est donnée dans le [tableau I.2](#). (D'après [Evain, 2002](#)).

- Instrumentation et Méthode de calcul de la fluorescence

Deux types de capteurs sont essentiellement utilisés pour la mesure passive de fluorescence : d'une part les capteurs à bases de filtres, et d'autres part les capteurs dispersifs (spectromètres). Le nombre de canaux spécifiques et la résolution du signal dans ces canaux est très différent selon la technique retenue et va conditionner la manière de calculer la fluorescence selon la méthode de FLP. Voyons rapidement les principales options techniques proposées dans la littérature. Pour une revue voir [Meroni et al., 2009](#).

Les systèmes à filtres ont l'avantage de ne pas avoir de limitation pour la collection de la lumière : contrairement aux systèmes dispersifs, ils n'ont pas de fente d'entrée. Or la capacité à collecter la lumière est le premier facteur limitant la détectabilité pour un capteur. Les premiers instruments conçus pour la mesure passive de la fluorescence de la végétation reposent sur cette solution.

Le Fraunhofer Line Discriminator (FLD) ([Watson et al, 1974](#), [Plascyk, 1975](#), [Plascyk et Gabriel, 1975](#)) développé par Perkin-Elmer mesure le continuum à l'aide d'un filtre large et le fond de la bande d'absorption à travers un filtre Fabry-Perrot de 0,07 nm de largeur à mi hauteur. Appliqué dans la bande H_{β} puis H_{α} , [McFarlane en 1980](#) observe une augmentation du signal de fluorescence à 656 nm corrélé avec la résistance stomatique sur des champs de citronniers soumis à un stress hydrique.

En 1999, [Moya et al.](#) présentent un instrument basé sur des filtres interférentiels et sur des photodiodes, conçu pour la mesure dans la bande O_2 -A ([Moya et al., 2004](#)). Il repose sur deux filtres interférentiels de largeur similaire centrés au fond de la bande et en dehors de la bande à une longueur d'onde légèrement inférieure. Cet instrument a permis les premières mesures simultanées de la fluorescence active et passive de la fluorescence sur une feuille. La possibilité de mesurer dans la bande O_2 -B avec le même instrument a également été testée avec succès. Cet instrument a été utilisé sur un couvert réduit de Maïs ([Evain et al., 2002](#)).

Toujours basé sur les principes des filtres interférentiels légèrement décalés, le Passive Multi-wavelength Fluorescence Detector (PMFD) permet dès 2001 d'effectuer la mesure simultanée de la fluorescence dans les bande O_2 -A et O_2 -B ainsi que la mesure du PRI ([Evain et al., 2001](#)). Il fut utilisé pour observer la reprise de l'activité photosynthétique de la forêt boréale en 2002 au cours de la campagne SIFLEX de l'ESA ([Louis et al., 2005](#)).

Enfin le premier capteur avionné de mesure passive de fluorescence dans les bandes de l'oxygène, AirFLEX, fut conçu en 2004 ([Moya et al., 2006](#)). Également basé sur des filtres interférentiels, il a participé aux campagnes de l'ESA SEN2FLEX en 2005 ([Moya et al., 2006](#)) et CEFLES2 en 2007 ([Moya et al., 2009](#)).

Historiquement, l'utilisation des capteurs dispersifs pour la mesure passive de la fluorescence a commencé plus tard. En fait, il a fallu attendre l'apparition des premiers spectromètres commerciaux miniaturisés ayant une résolution suffisante pour que l'étude de ce type de capteur pour la mesure de fluorescence débute. Les capteurs dispersifs ont plusieurs avantages sur les systèmes à filtre : un spectromètre donne plus d'informations puisqu'il résout la bande d'absorption, il est donc possible d'imaginer des méthodes pour retrouver la fluorescence qui utilisent toute les caractéristiques de la bande. D'autre part, si leur résolution est suffisante, on peut utiliser ces bandes d'absorption pour autocalibrer en longueur d'onde le spectromètre, ce qui est très utile pour les instruments embarqués de longue autonomie comme ceux envisagés pour les satellites.

Dès 1994, [Buschman et al.](#) étudient la cinétique des inductions de fluorescence pour souligner la contribution de la fluorescence à la réflectance apparente de la végétation. En 2000, [Zarco-Tejada et al.](#) utilisent un spectromètre (d'un pouvoir de résolution spectral de 0.5 nm FWHM) pour découpler la fluorescence et la réflectance d'une feuille de laurier. A l'aide

d'un filtre passe haut à 695 nm, la réflectance rouge et proche infrarouge est mesurée en minimisant l'excitation de la fluorescence.

C'est en 2005 que [Perez-Priego *et al.*](#) présentent les premières mesures dédiées à la mesure du comblement de la bande O₂-A au moyen d'un spectromètre haute résolution (pouvoir de résolution de 0.06 nm FWHM). Enfin en 2006, [Meroni et Colombo](#) présentent des mesures simultanées dans les deux bandes de l'oxygène à l'aide d'un spectromètre de haute résolution (0.06 nm).

Les [chapitre II](#) et [III](#) de ce mémoire présentent deux nouveaux instruments basés sur des spectromètres commerciaux pour la mesure simultanée de la fluorescence dans les bandes O₂-A et O₂-B. Les [chapitre IV](#) et [V](#) s'appuient sur les résultats obtenus avec ces instruments.

Les variations spectrales de la fluorescence et de la réflectance sur la gamme spectrale de la bande mesurée, ainsi que les différentes manières de mesurer (discrète par filtre ou continue avec un spectromètre) induisent différentes formulations du calcul de fluorescence à partir des flux mesurés. De manière générale, les méthodes de calcul sont à comparer en termes d'optimisation de la détectabilité, de robustesse au bruit de mesure et de minimisation des informations a priori nécessaires ([Meroni *et al.*, 2009](#) et [2010](#)).

L'instrument FLD utilise directement la formulation de l'[équation I.7](#) car il repose sur la mesure de deux canaux centrés sur la même longueur d'onde pour le bord et le fond, les variations spectrales de part et d'autre de la bande vont se compenser au premier ordre.

Les mesures basées sur des filtres interférentiels décalés pour mesurer le fond et les bords de la bande, de même que les mesures hyperspectrales (spectromètres), doivent intégrer les variations spectrales de fluorescence et de réflectance à l'aide de modèles a priori. Le [chapitre II](#) présente un travail sur la validité du modèle de fluorescence utilisé pour la mesure par canaux discrets.

- Corrections atmosphériques

La mesure dans des bandes d'absorption telluriques (apparaissant dans l'atmosphère terrestre) pour mesurer la fluorescence des surfaces continentales présente l'inconvénient d'être effectuée dans la gamme spectrale la plus affectée par les effets atmosphériques lors de son trajet jusqu'au capteur. La correction des effets atmosphériques est indispensable pour envisager les mesures à grandes distances. L'enjeu est de pouvoir exprimer le flux équivalent émis par le couvert en fonction du signal mesuré au niveau du capteur. Cette question est un champ actif de la recherche sur la mesure de fluorescence ([Guanter *et al.*, 2010](#)). [Daumard](#) en [2010](#) dans son travail de thèse, quantifie et modélise les effets atmosphériques à l'aide du modèle MODTRAN 4 et des résultats de la campagne avionnée SEN2FLEX. Les variations de flux avec l'altitude montrent que les effets atmosphériques dominent le signal de fluorescence.

Les trois principaux effets atmosphériques sur les flux mesurés sont :

- Absorption du signal réfléchi/émis par la plante sur le trajet plante - détecteur.
- Contribution de l'environnement de la plante par diffusion vers le capteur
- Contribution de l'atmosphère par rétrodiffusion de l'éclairement solaire vers le capteur (pas d'interaction avec le sol).

Ces effets ont des actions différentes sur le signal : l'absorption diminue le signal tandis que les contributions de l'environnement et de l'atmosphère viennent s'ajouter à la fluorescence.

De manière générale, l'impact combiné de la composition de l'atmosphère (vapeur d'eau, aérosol, pression et température de surface) et de géométrie de mesure (direction solaire et d'observation, élévation et topographie de la cible) va dégrader la qualité de la mesure. On voit donc qu'il est essentiel de tenir compte des effets atmosphériques pour pouvoir quantifier le signal de fluorescence. La discussion sur les informations nécessaires

pour corriger efficacement la fluorescence de ses effets atmosphériques fait l'objet d'un chapitre du travail de thèse de Fabrice Daumard réalisé au sein de l'équipe fluorescence en parallèle de mes travaux. Pour ces raisons, les discussions sur les effets atmosphériques seront limitées à leurs minimums dans ce mémoire bien que leur rôle sur la mesure ne soit jamais négligé dans l'analyse.

I.3.5. Contexte et démarche de l'étude

La mission FLEX (FLuorescence EXplorer) de l'Agence Spatiale Européenne repose sur le FLP appliqué aux bandes de l'O₂. Cette mission est actuellement dans sa phase d'étude de faisabilité (PhaseA/B1) dans le cadre du programme Earth Explorer 8. Ce contexte dynamise les études en vue de la correction des effets atmosphériques et de l'amélioration de l'algorithme de calcul de la fluorescence.

Néanmoins il reste de nombreuses inconnues portant sur la signification du signal émis par le couvert. Comme on l'a vu dans ce chapitre, le changement d'échelle de la cellule à la feuille affecte fortement le signal de fluorescence et sa signification. A l'heure de la multiplication des mesures sur le couvert, et leurs ouvertures à l'échelle du paysage grâce aux plateformes avionnées ou satellitales, il nous a semblé crucial de se pencher sur le rôle spécifique de l'architecture du couvert sur le signal de fluorescence.

Cette thèse contribue à l'interprétation de la fluorescence des couverts à travers l'étude des propriétés spectrales et temporelles du signal de fluorescence émis par différents couverts naturels et agricoles. L'architecture du couvert va intervenir de deux façons sur le signal de fluorescence mesuré : à l'émission par transfert radiatif dans le couvert et lors de la détection dans le cas de la mesure passive en particulier. J'ai étudié ces deux aspects dans les perspectives de développement instrumental et d'interprétation opérationnelle des mesures.

Je me suis attaché dans un premier temps à comparer l'émission du couvert avec des mesures plus classiques au niveau de la feuille, en portant une attention particulière au rôle de l'architecture du couvert sur son émission. J'ai utilisé la modélisation du transfert radiatif au sein du couvert comme outil d'interprétation et de prolongement des observations expérimentales. Cette première approche a abouti à la publication de l'article qui constitue le premier chapitre du présent mémoire.

Une seconde approche a consisté à coupler les informations radiométriques obtenues au niveau de la feuille et du couvert avec les informations physiologiques et phénologiques disponibles au cours du cycle de vie de différentes cultures agricoles. Le second chapitre présente, à travers deux articles, le potentiel des mesures de fluorescence et de réflectance pour le suivi de la croissance des couverts ou pour la détection des stress hydriques. Le quatrième chapitre présente une étude portant sur l'estimation de l'assimilation de carbone atmosphérique sur le cycle de vie d'un couvert de blé à l'aide des mesures de fluorescences.

Par ailleurs, je me suis intéressé, dans le troisième chapitre, à un biais de la mesure passive de fluorescence en condition naturelle. Ce biais bien qu'évoqué dans la littérature n'avait jamais fait l'objet d'une mise en équation ou d'une modélisation numérique. Je propose ces outils ainsi qu'un protocole expérimental permettant d'estimer l'influence de la structure des couverts sur l'intensité et la variabilité de ce biais. La première quantification expérimentale de ce biais a été effectuée sur du blé et confirmée par une simulation réalisée à l'aide de MODTRAN et SAIL.

Références

- Agati, G., Mazzinghi, P., Fusi, F., & Ambrosini, I. (1995). The F685/F730 chlorophyll fluorescence ratio as a tool in plant physiology : response to physiological and environmental factors. *Journal of Plant Physiology*, 145 : 228-238.
- Agati, G., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2000). The effect of decreasing temperature up to chilling values on the in vivo F685/F735 chlorophyll fluorescence ratio in *Phaseolus vulgaris* and *Pisum sativum*: The role of the photosystem I contribution to the 735 nm fluorescence band. *Photochemistry and Photobiology*, 71 (1): 75-84.
- Allen, J.F. (1992). Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis. *Biochimica et biophysica acta*, 1098 : 275-335.
- Apostol, S., Briantais, J.M., Moise, N., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2001). Photoinactivation of the photosynthetic electron transport chain by accumulation of over-saturating light pulses given to dark adapted pea leaves. *Photosynthesis research*, 67 : 215-227.
- Aro, E.M., Virgin, I., & Andersson, B. (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et biophysica acta*, 1143 : 113-134.
- Baret, F., & Guyot, G. (1991). Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environments*, 35 : 161-173.
- Baret, F., & Fourty, T. (1997). Estimation of leaf water content and specific leaf weight from reflectance and transmittance measurements. *Agronomie*, 17 : 455-464.
- Björkman, O., & Demmig, B. (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77-K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170 : 489-504.
- Briantais, J.M., Verrotte, C., Krause, G.H., & Weis, E. (1986). Chlorophyll a fluorescence of higher plants : Chloroplasts and leaves. In *Light Emission by plants and bacteria (cell biology)* Fork, D.C. Eds. Orlando-FLA, Academic press pp539-583.
- Brinkman, R.T. (1968). Rotational raman scattering in planetary atmospheres. *Astrophysical Journal*, 154.
- Buschmann, C., Nagel, E., Szabo, K., & Kocsanyi, L. (1994). Spectrometer for fast measurements of in-vivo reflectance, absorptance and fluorescence in the visible and near infrared. *Remote sensing of environment*, 48 : 18-24.
- Buschmann, C., & Lichtenthaler, H.K. (1998). Principles and characteristics of multi-colour fluorescence imaging of plants. *Journal of plants Physiology*, 152 : 297 - 314.
- Cavenders-Bares, J., Apostol, S., Moya, I., Briantais, J.M., & Bazzaz, F.A. (1999). Chilling-induced photoinhibition in two oak species: Are evergreen leaves inherently better protected than deciduous leaves? *Photosynthetica*, 36 : 587-596.

- Cerovic, Z.G., Goulas, Y., Gorbunov, M., Briantais, J.-M., Camenen, L. & Moya, I. (1996). Fluorosensing of water stress in plants : diurnal changes of the mean lifetime and yield of chlorophyll fluorescence, measured simultaneously and at distance with a τ -LIDAR and a modified PAM-Fluorimeter, in maize, sugar beet and kalanchöe. *Remote Sensing of Environment* 58 : 311-321.
- Cerovic, Z.G., Samson, G., Morales Iribas, Fermín, Tremblay, N., & Moya, I. (1999). Ultraviolet induced fluorescent for plant monitoring : present state and prospects. *Agronomie* 19 : 543-578.
- Daumard, F. (2010). Contribution à l'analyse de la lumière réfléchiée par la végétation pour la télédétection de la fluorescence chlorophyllienne (Doctoral dissertation, École Polytechnique – ParisTech, France), 368 pp.
- Daumard, F., Champagne, S., Fournier, A., Goulas, Y., Ounis, A., Hanocq, J.F., & Moya, I. (2010). A field platform for long-term measurement of canopy fluorescence. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, 48 (9): 3358-3368.
- Daumard, F., Goulas, Y., Champagne, S., Fournier, A., Ounis, A., Olioso, A., & Moya, I. (2011). Continuous monitoring of canopy level sun-induced chlorophyll fluorescence during the growth of a sorghum field. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, submitted.
- Drusch, M., Moreno, J., Goulas, Y., Miglietta, F., North, P., Rascher, U., Svanberg, S., & Verhoef, W. (2008). Candidate Earth Explorer Core Missions - Reports for Assessment: FLEX - FLuorescence EXplorer, *European Space Agency, Noordwijk*.
- Evain, S., Camenen, L., & Moya, I. (2001). Three channels detector for remote sensing of chlorophyll fluorescence and reflectance from vegetation. *8th International Symposium: Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing*, M. Leroy, Aussois. 395-400.
- Evain, S., Ounis, A., Baret, F., Goulas, Y., Louis, J., Ducruet, J.-M., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2002). Passive vegetation fluorosensing using atmospheric oxygen absorption bands. *Proceedings of the First International Symposium on Recent Advances on Remote Sensing*. Torrent, Spain 16-20 September 2002. J.A. Sobrino Ed pp 509-513.
- Evain, S., Flexas, J., & Moya, I. (2004). A new instrument for passive remote sensing: 2. Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91 : 175-185.
- Flexas, J. Briantais, J.M., Cerovic, Z. Medrano, H., & Moya, I. (2000). Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grapevine leaves: A new remote sensing system. *Remote Sensing of Environment*, 73 : 283-297.
- Fourty, T., & Baret, F. (1998). On spectral estimates of fresh leaf biochemistry. *International journal of remote sensing*, 19 : 1283-1297.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Bilger, W., Bjorkman, O., Fredeen, A.L., & Penuelas, J. (1990). Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies *Oecologia*, 85 (1): 1-7.

- Gamon, J.A., Penuelas, J., & Field, C.B. (1992). A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 41 : 35-44.
- Genty, B., Briantais, J.M., & Baker, N. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990 (1): 87-92.
- Gitelson, A.A., Buschmann, C., & Lichtenthaler, H.K. (1998). Leaf chlorophyll fluorescence corrected for re-absorption by means of absorption and reflectance measurements. *Journal of Plant Physiology*, 152 (2-3): 283-296.
- Govindjee (2002). A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection. *The plant cell*, 14 (8): 1663-1668.
- Grainger, J.F., & Ring, J. (1962). Anomalous Fraunhofer line profiles. *Nature*, 193.
- Guanter, L., Alonso, L., Gómez-Chova, L., Meroni, M., Preusker, R., Fischer, J., & Moreno, J. (2010). Developments for vegetation fluorescence retrieval from spaceborn high-resolution spectrometry in the O₂-A and O₂-B absorption bands. *Journal of geophysical research*, 115 : D19303.
- Guyot, G. (1989). Signatures spectrales des surfaces naturelles. Caen: Paradigme.
- Hapke, B., DiMucci, D., Nelson, R. & Smythe, W. (1996). The cause of the hot spot in vegetation canopies and soils: shadow-hiding versus coherent backscatter. *Remote sensing of environment*, 58 : 63-68.
- Holt, N.E., Fleming, G.R., & Niogi, K.K. (2004). Toward an understanding of the mechanism of nonphotochemical quenching in green plants. *Biochemistry*, 43 : 8281-8289.
- Horton, P., ruban, A.V., & Walters, R.G. (1996). Regulation of light harvesting in green plants, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47 : 655-684
- Horton, P., Johnson, M.P., Perez-Bueno, M.L., Kiss, A.Z., & Ruban, A.V. (2008). Photosynthetic acclimation : does the dynamic structure and macro-organisation of photosystem II in higher plant grana membranes regulate light harvesting states ? *The FEBS journal*, 275 : 1069-1079.
- Jacquemoud, S., and Baret, F. (1990). PROSPECT – A model of leaf optical-properties spectra. *Remote Sensing of Environment*, 34 : 75-91.
- Jacquemoud, S., Féret, J.B., & Ustin, S.L. (2009). Compréhension et modélisation de la couleur des feuilles. In *École thématique interdisciplinaire du CNRS*. 23-27 mars 2009 – Ecole de printemps (Roussillon en Provence).Meroni
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M., & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination : Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and forest meteorology*, 121 : 19-35.
- Kautsky, H., & Hirsch, A; (1931). Neue versuche zur kholensaureassimilation. *Die Naturwissenschaften*, 19 : 964-964.

- Kolber, Z., Klimov, D., Ananyev, G., Rascher, U., Berry, J., & Osmond, B. (2005). Measuring photosynthetic parameters at a distance: laser induced fluorescence transient (LIFT) method for remote measurements of photosynthesis in terrestrial vegetation. *Photosynthesis research*, 84 : 121-129.
- Kooten, O., & Snel, J.F.H. (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plants stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25 : 147-150.
- Krause, G. and Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42 : 313-349.
- Kuusk, A. (1985). The hot spot effect of a uniform vegetative cover. *Soviet Journal of remote sensing*, 3 : 645-658.
- Lawlor, D.W. (1993). Photosynthesis: molecular, physiological, and environmental processes. Longman Scientific & Technical. ISBN 0582086574. 318p
- Lewis, P., & Saich, P. (2002) Radiative Transfer Theory at Optical and Microwave wavelengths applied to vegetation canopies: Part 1 MCs lecture, University College London, UK, à l'adresse www.geog.ucl.ac.uk/~plewis/vegsci2002/part1/notes/ accédé le 20/08/2011.
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., Rinderle, U., & Schmuck, G. (1986). Application of chlorophyll fluorescence in ecophysiology. *Radiation and environmental Biophysics*, 25: 297-308.
- Lichtenthaler, H. K., & Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critical reviews in analytical chemistry*, 19 (S1): S29-S85.
- Link, F. (1951). Variations lumineuses de la Lune. *Bulletin Central Astronomique Institut Czechoslovakia*, 2 : 131-133.
- Louis, J. (2004). Télédétection et modélisation des signaux de fluorescence et de réflectance (PRI) des couverts végétaux (Doctoral dissertation, U. Paris 7 - Denis Diderot, France), 201 pp.
- Louis, J., Ounis, A., Ducruet, J.M., Evain, S., Laurila, T., Thum, T., Aurela, M., Wingsle, G., Alonso, L., Pedros, R., & Moya, I. (2005). remote sensing of sunlight-induced chlorophyll fluorescence and reflectance of Scots pine in the boreal forest during spring recovery. *Remote Sensing of Environment*, 96 : 37-48.
- McFarlane, J.C., Watson, R.D., Theisen, A.F., Jakson, R.D., Ehrlner, W.L., Pinter, P.J. Jr., Idso, S.B., & Reginato, R.J. (1980). Plant stress detection by remote measurement of fluorescence. *Applied Optics*, 19 (19): 3287-3289.
- Malkin, S., Armond, P.A., Mooney, H.A., & Fork, D.C; (1981). Photosystem II Photosynthetic unit sizes from fluorescence induction in leaves : Correlation to photosynthetic capacity. *Plant Physiology*, 67 : 570 - 579.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51, 659-668.

- Measures, R.M., Houston, W., Bristow, M. (1973). Development and field-tests of a laser fluoreosensor for environmental monitoring. *Canadian aeronotics and space journal* 19(10): 501-506.
- Meroni, M., and Colombo, R. (2006). Leaf level detection of solar induced chlorophyll fluorescence by means of a subnanometer resolution spectroradiometer. *Remote Sensing of Environment*, 103 : 438-448.
- Meroni, M., Rossini, M., Guanter, L., Alonso, L., Rascher, U., Colombo, R., & Moreno, J. (2009). Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sensing of Environment*, 113 (10): 2037-2051.
- Meroni, M., Busetto, L., Colombo, R., Guanter, L., Moreno, J., Verhoef, W. (2010). Performance of spectral fitting methods for vegetation fluorescence quantification. *Remote sensing of environment* 114 : 363-374.
- Moise, N., & Moya, I. (2004a). correlation between lifetime heterogeneity and kinetics heterogeneity during chlorophyll fluorescence induction in leaves : 1. Mono-frequency phase and modulation analysis reveals a conformational change of a PSII pigment complex during the IP thermal phase. *Biochimica et biophysica acta*, 1657 : 33-46.
- Moise, N., & Moya, I. (2004b). correlation between lifetime heterogeneity and kinetics heterogeneity during chlorophyll fluorescence induction in leaves : 2. Multi-frequency phase and modulation analysis evidences a loosely connected PSII pigmet-protein complex. *Biochimica et biophysica acta*, 1657 : 46-60.
- Morales, F., Abadia, A., & Abadia, J. (1990). Characterization of the Xanthophyll Cycle and Other Photosynthetic Pigment Changes Induced by Iron Deficiency in Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology*, 94 : 607-613.
- Moya, I., Guyot, G., & Goulas, Y. (1992). Remotely sensed blue and red fluorescence emission for monitoring vegetation. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 47 : 205-231.
- Moya, I., Cerovic, Z.C., Evain, S., Goulas, Y., Ounis, A., & Stoll, M.P. (2001). Télédetection de l'activité photosynthétique : de la vérité terrain à la mesure satellitaire. In CNES (Eds.), *8th International Symposium : Physical measurments and signatures in remote sensing*. Aussois, France.
- Moya, I., Camenen, L., Evain, S., Goulas, Y., Cerovic, Z.G., Latouche, G., Flexas, J., & Ounis, A. (2004). A new instrument for passive remote sensing 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91:186-197.
- Moya, I., and Cerovic, Z.G. (2004). Remote Sensing of Chlorophyll Fluorescence : Instrumentation and analysis. In *Chlorophyll Fluorescence : A signature of photosynthésis*. (Papageorgieous & Govindjee), Kluwer academic, Dodrecht.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A., & Goulas, Y. (2006). First airborne multiwavelength passive chlrophyll fluorescence measurements over La Mancha (Spain) fields. *2nd International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing: RAQRS'II*, 25-29th September 2006, Torrent (Valencia)-Spain.

- Müller, P., Li, X.P., & Niyogi, K.K. (2001). Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125 : 1558-1566.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., & allakhverdiev, S.I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et biophysica acta*, 1767 : 414-421.
- Nilson, T. (1971). A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural meteorology*, 8: 25-38.
- Ounis, A. (2001). Télédétection de la fluorescence des couverts végétaux induite par laser : Application des techniques de corrélation temporelle microseconde et nanoseconde. Mémoire de thèse, Université Paris XI Orsay, 270 pp.
- Pérez-Priego, O., Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Sepulcre-Cantó, G., & Fereres, E. (2005). Detection of water stress in orchard trees with a high-resolution spectrometer through chlorophyll fluorescence In-Filling of the O2-A band. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43: 2860–2869.
- Pfundel, E. (1998). Estimating the contribution of photosystem I to total leaf chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis research* 56:185-195.
- Plascyk, J.A. (1975). The MK II Fraunhofer line discriminator (FLD-II) for airborne and orbital remote sensing of solar simulated luminescence. *Optical Engineering*, 14:339-346.
- Plascyk, J.A., and Gabriel, F.C. (1975). The Fraunhofer Line Discriminator MKII-An Airborne Instrument for Precise and Standardized Ecological Luminescence Measurement. *IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement*, 24 : 306-313.
- Pospisil, P. (1997). Mechanism of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in hicgher plants. *Photosynthetica*, 34 : 343-355.
- Ranson, K.J., Irons, J.R., Williams, D.L. (1994). Multispectral bidirectional reflectance of northern forest canopies with the advanced solid-state array spectroradiometer (ASAS). *Remote sensing of environment*, 47 (2): 276-289.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., & Bouharmont, J. (2003). Biologie végétale, Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont avec la collaboration de C.M. Evrard, 1 ère édition, De Boeck Université, Paris-Bruxelles, ISBN : 2-7445-0102-6, xxii
- Richardson, A., & Wiegand, C. (1977). Distinguishing vegetation from soil background information (by gray mapping of Landsat MSS data). *Photogrammetric engineering and remote sensing*, 43: 1541-1552.
- Rosema, A., Verhoef, W., Schroote, J., & Snel, J.F.H. (1991). Simulating fluorescence light-canopy interaction in support of laser-induced fluorescence measurements. *Remote Sensing of Environment* 37: 117-130+ 944 pp.
- Rosema, A., Snel, J.F.H., Zahn, H., Buurmeijer, W.F. & Van Hove, L.W.A. (1998). The relation between laser-induced chlorophyll fluorescence and phtotosynthesis. *Remote Sensing of Environement*. 65:143-154.

- Rosenberg, N.J., Blad, B.L., & Verma, S.B. (1983). *Microclimate: the biological environment*: Wiley-interscience.
- Roujean, J.L., Leroy, M., Deschamps, P.Y. (1992). A bidirectional reflectance model of the earth's surface for the correction of remote sensing data. *Journal of geophysical research* 91 (18): 20,455-20,468.
- Ruban, A.V., Young, A.J., & Horton, P. (1993). Induction of Nonphotochemical Energy Dissipation and Absorbance Changes in Leaves (Evidence for Changes in the State of the Light-Harvesting System of Photosystem II in Vivo). *Plant Physiology*, 102:741-750.
- Schmidt, W. *et al.* (1988). Luminescence of organic molecules theory and analytical applications in photosynthesis. In *Application of chlorophyll fluorescence*. Ed: Lichtenthaler, H.K. Kluwer academic publisher : 211-216.
- Schreiber U., Schliwa, U. & Bilger, W (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 10(1-2):51-62.
- Schreiber, U., & Bilger, W. (1993). Progress in Chlorophyll Fluorescence research: major developments During the Past Years in retrospect. *Progress in Botany* 54 : 151 – 173.
- Sioris, C.E., & Evans, W.F.J. (2000). Impact of rotational Raman scattering in the O₂ A band. *Geophysical Research Letters*, 27 : 4085-4088.
- Sioris, C.E., Courrèges-Lacosten, G.B., & stoll, M.P. (2003). Filling in of Fraunhofer lines by plant fluorescence: simulations for a nadir viewing satellite-borne instrument. *Journal of geophysical research - atmosphere*, 108 (14) : 1755.
- Tucker, C.J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote sensing of environment*, 8: 127-150.
- Tyystjärvi, E. (2008). Photoinhibition of photosystem II and photodamage of the oxygen evolving manganese cluster. *Coordination chemistry reviews*, 252 : 361-376.
- Valentini, R., Cecchi, G., Mazzinghi, P., Scarascia Mugnozza, G., Agati, G., Bazzani, M., De Angelis, P., Fusi, F., Matteucci, G., & Raimondi, V. (1994). Remote sensing of chlorophyll a fluorescence of vegetation canopies. II Physiological significance of fluorescence signal in response to environmental stresses. *Remote Sensing of Environment*, 47, 29-35.
- Warren Wilson, J. (1960). Inclined point quadrats. *New Phytology*, 59 : 1-8.
- Watson, R.D., Hessin, T.D., Bigelow, R.C., & Hemphill, W.R. (1974). Prediction of the Fraunhofer line detectivity of luminescent materials (crude and refined oils, effluents and vegetation). In *9th International symposium on remote sensing of environment* (Ann arbour, MICH) 15-19 Apr. pp. 1959-1980.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G.J., Jonkheere, I., & Coppin, P. (2004). Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agricultural and forest meteorology*, 121 : 37-53.

- Wollman, F.A. (2001). State transition reveal the dynamics and flexibility of the photosynthetic apparatus. *The EMBO journal*, 20 : 3623-3630.
- Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Mohammed, G., & Noland, T.L. (2000a). Chlorophyll Fluorescence Effects on Vegetation Apparent Reflectance: I. Leaf-Level Measurements and Model Simulation. *Remote Sensing of Environment*, 74: 582-595.
- Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Mohammed, G.H., Noland, T.L., & Sampson, P.H. (2000b). Chlorophyll Fluorescence effects on vegetation Apparent Reflectance : II. Laboratory and airborne Canopy-Level Measurements with Hyperspectral Data. *Remote Sensing of Environment*. 74: 596-608.

Chapitre II

Emission de fluorescence et structure tridimensionnelle des couverts

Chapitre II

II. Emission de fluorescence et structure tridimensionnelle des couverts

SOMMAIRE

INTRODUCTION	61
ABSTRACT.....	62
II.1. INTRODUCTION	62
II.2. MATERIALS AND METHODS	64
II.2.1. <i>The SpectroFLEX instrument</i>	64
II.2.2. <i>Canopy reflectance measurements</i>	66
II.2.3. <i>Leaf fluorescence emission spectra</i>	67
II.2.4. <i>Calibration measurements</i>	68
II.2.5. <i>Plant material</i>	68
II.2.6. <i>Canopy fluorescence retrieval</i>	68
II.2.7. <i>FluoSAIL model</i>	71
II.3. RESULTS	72
II.3.1. <i>Instruments inter-calibration</i>	72
II.3.2. <i>Velvet grass canopy reflectance</i>	72
II.3.3. <i>Diurnal cycle of velvet grass fluorescence</i>	73
II.3.4. <i>Comparison of leaf and canopy level fluorescence ratio</i>	74
II.3.5. <i>FluoSail Simulations</i>	74
II.4. DISCUSSION	76
II.4.1. <i>Fluorescence retrieval</i>	76
II.4.2. <i>Effect of irradiance intensity on canopy fluorescence fluxes</i>	76
II.4.3. <i>Canopy structure effect on fluorescence ratio</i>	76
II.4.4. <i>Canopy level simulation</i>	77
II.5. CONCLUSION	78
ACKNOWLEDGEMENT	78
REFERENCES	79
CONCLUSION.....	83

Introduction

Le chapitre précédent rappelle les liens largement explorés entre la fluorescence chlorophyllienne et la physiologie végétale tant au niveau du chloroplaste que de la feuille (pour une revue voir [Govindjee, 1995](#), [Papageorgioua et Govindjee \(2004\)](#)).

Nous avons également vu que les développements techniques récents popularisent les mesures de fluorescence chlorophyllienne induite par le soleil au niveau du couvert (pour une revue voir [Meroni *et al.*, 2009](#)). La question actuelle est de savoir dans quelle mesure les relations entre fluorescence chlorophyllienne et physiologie végétale peuvent être étendues au niveau du couvert.

Dans ce chapitre, le spectre d'émission de la fluorescence est suivi à l'aide du rapport rouge infra rouge (F687/F760). Au niveau de la feuille, ce rapport dépend de la concentration de chlorophylle dans la feuille et de sa structure ([Gitelson and Merzlyak, 1997](#), [Gitelson *et al.*, 1999](#)). L'évolution de ce rapport en fonction de l'éclairement renseigne également sur l'accumulation de différents stress physiologiques ([Genty *et al.*, 1989](#), [Agati *et al.*, 2000](#)).

Lors d'une campagne avionnée, présentée dans [Moya *et al.* \(2006\)](#), les auteurs ont observé une évolution de F687/F760 entre différentes cultures dont les émissions foliaires étaient similaires. Ils ont alors attribué cette variation à la structure du couvert. Néanmoins, la comparaison entre les mesures avionnées et celles acquises au sol est sensible à différents effets comme la contribution atmosphérique entre la cible et l'avion, ainsi que les différences d'éclairement, les différences instrumentales ou d'états physiologiques.

Nous proposons dans ce chapitre un protocole expérimental permettant de mesurer à deux échelles et de manière comparable la fluorescence induite par le soleil. Nous montrons que la structure de la végétation modifie sensiblement le spectre d'émission au niveau du couvert par rapport au spectre mesuré au niveau de la feuille. Un travail de modélisation permet d'expliquer qualitativement les effets observés.

Ce chapitre est constitué d'un article publié dans le Journal de la société internationale de photogrammétrie et télédétection (ISPRS - International Society of Photogrammetry and Remote Sensing).

Canopy structure affects sun-induced chlorophyll fluorescence

A. Fournier, F. Daumard, S. Champagne, A. Ounis, Y. Goulas, I. Moya

Abstract

We investigated the impact of canopy structure on chlorophyll fluorescence properties. For this purpose, we developed SpectroFLEX, an instrument for quantitative measurements of canopy fluorescence in O₂A and O₂B atmospheric absorption bands. The fluorescence emission of a natural grass canopy was compared with the leaf level fluorescence spectrum acquired simultaneously. It was found that the red-to-far-red fluorescence ratio decreased by a factor of two from the leaf to the canopy level. In addition, this ratio decreased under high light conditions. FluoSAIL simulations were conducted to study the impact of canopy density and geometry on this decrease. This effect has been attributed to a preferential re-absorption of red fluorescence emission during radiative transfer within the canopy compared to far-red emission.

Keywords : Chlorophyll fluorescence measurement– canopy structure – F687/F760 fluorescence ratio – oxygen absorption band – band infilling

II.1. Introduction

Vegetation holds a preponderant place in the biosphere, not only by producing biomass, but also by its role in biogeochemical cycles and gas exchanges with the atmosphere, particularly CO₂ uptake. Chlorophylls (Chl) are the photosynthetic pigments underlying the processes of primary production and the only constituents of the biosphere to significantly fluoresce in red and near infrared part of the spectrum. The emission of fluorescence is produced after absorption of light, by a mechanism directly in competition with the photochemical conversion. As a consequence of this tight link with photochemistry, the Chl fluorescence emission (Chl-F) *in vivo* is variable and this variability is widely used to evaluate photosynthetic activity of green leaves in the laboratory (Govindjee, 1995; Krause and Weis, 1991; Lichtentaler *et al.*, 1998; Schreiber *et al.*, 1994). Under natural sunlight illumination, the amount of Chl-F emitted represents a small fraction of reflected light in the visible (less than 15 %) and near infrared (less than 2 %) spectral range (Daumard *et al.*, 2011). However, the fluorescence signal can be quantified at certain wavelengths where solar spectrum is attenuated (Fraunhofer lines). The FLD (Fraunhofer Lines Discrimination) method is based on the comparison of line depth of vegetation radiance with line depth of irradiance.

The FLD method, initially proposed by astrophysicists (Link, 1951), was applied to terrestrial remote sensing by Plascyk (1975) in the H_β hydrogen absorption band at 489 nm for tracking fluorescent dyes in water. Few years later Mac Farlane *et al.* (1980) used the same instrument for Chl-F detection in the H_α hydrogen absorption band at 656.3 nm. Moya *et al.* (1999) were the first to propose atmospheric oxygen absorption bands (O₂A at 760 nm and O₂B at 687 nm) to quantify *in vivo* Chl-F because of their better spectral positions near fluorescence emission maxima. Several sensors based on this method and using interference filters (Moya *et al.*, 1999; Moya and Cerovic, 2004) or narrow band spectrometers (Daumard *et al.*, 2010a; Meroni and Colombo, 2006) have been deployed at leaf level (Meroni and Colombo, 2006) and at canopy level (Daumard *et al.*, 2010a; Louis *et al.*, 2005, Pérez-Priego *et al.*, 2005). In recent work, images of chlorophyll fluorescence at 760 nm using narrow-band filters were also obtained (Zarco-Tejada *et al.*, 2009). Only a limited number of studies reported simultaneous determination of Chl-F in O₂A (F760) and O₂B (F687) oxygen bands.

The red-to-far-red fluorescence ratio (F687/F760) has been shown to depend on the chlorophyll concentration at leaf level (Gitelson and Merzlyak, 1997; Gitelson *et al.*, 1999).

The evolution of this ratio with irradiance also provides information about the accumulation of stress at leaf level (Agati *et al.*, 2000; Genty *et al.*, 1990).

During an airborne campaign with the Airflex sensor, Moya *et al.* (2006) reported differences of the F687/F760 ratio between crops of different species having similar leaf level emission spectra. This led the authors to hypothesize that the canopy structure affects the fluorescence ratio. These results need to be confirmed as the comparison between ground and airborne measurements should overcome several effects including differences in illuminations, issues due to the use of different instruments and atmospheric effects.

This paper proposes an experimental protocol for quantitative measurement of fluorescence emission at 687 nm and 760 nm on leaf and canopy. We describe an instrument used for the first time during CEFLES2 (CarboEurope, FLE_x and Sentinel-2) campaign (Rascher *et al.*, 2009).

The aims of this study are:

- to compare on the same target the instrument used for leaf or canopy fluorescence measurements;
- to investigate the effect of the structure of a velvet grass canopy on fluorescence emission spectrum by monitoring the F687/F760 ratio as an index of fluorescence spectrum shape;
- to investigate the effect of vegetation density and geometry on the fluorescence ratio by numerical simulation.

II.2. Materials and Methods

Chl-F and reflectance measurements were conducted in France, during May to October 2007 at the "Site Instrumental de Recherche par Télédétection Atmosphérique" (SIRTA- Ecole Polytechnique, [Haeffelin et al, 2005](#)) - Palaiseau (N 48.7180°, E 2.2080°).

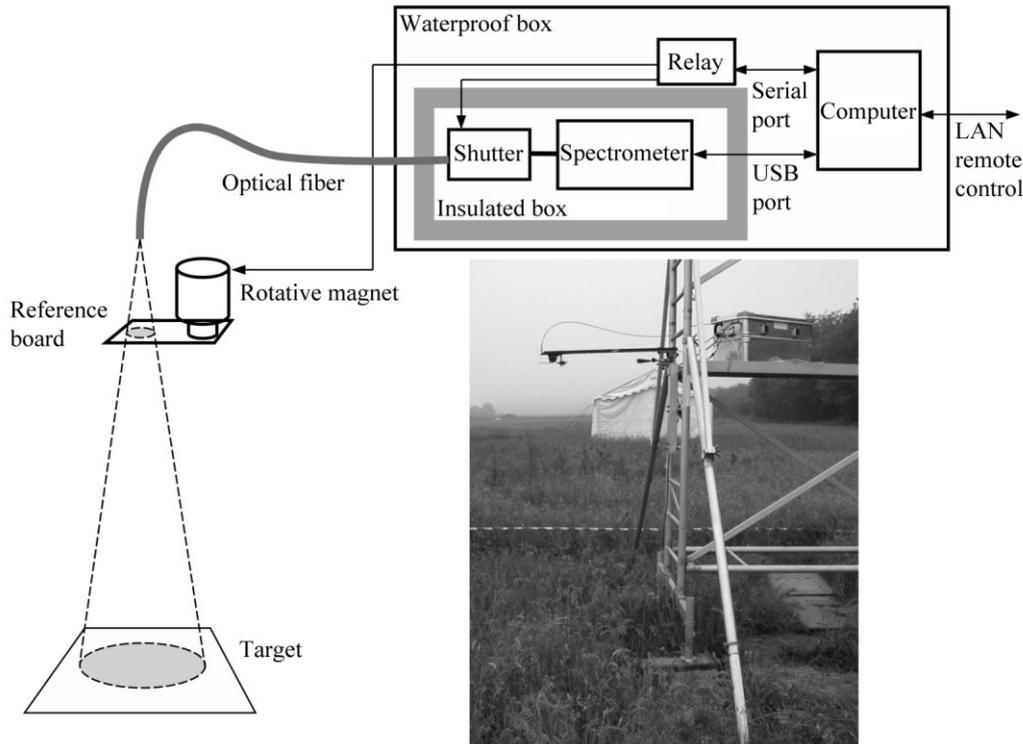


Figure II.1 SpectroFLEX instrument. A narrow-band spectrometer (630 nm - 820 nm, ~ 0.2 nm FWHM) is enclosed in an insulated box. A laptop computer controls the spectrometer, the optical shutter and the rotation of the reference board. Radiances from vegetation, reference and the CCD dark current are acquired sequentially.

II.2.1. The SpectroFLEX instrument

SpectroFLEX is a laboratory-made instrument aimed to measure Chl-F at canopy levels. It has been programmed for continuous and automatic measurements lasting several weeks. Chl-F at 687 and 760 nm were extracted from vegetation canopy radiance.

Figure II.1 shows a schematic diagram of the SpectroFLEX instrument and the experimental set-up. SpectroFLEX is based on a narrow band spectrometer (HR2000+, Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA). This spectrometer is provided with a 1200 lines grating blazed at 750 nm, a focusing lens, a 5 μ m entrance slit, and a high pass filter (Schott OG 590). The detector is a 2048-pixels CCD (Sony ILX511 linear silicon) that covers a spectral range from 630 to 820 nm (0.093 nm/channel). The data were encoded over 14 bits, and the linearity of the instrument was corrected up to 14000 counts. The actual full-width at half maximum (FWHM) of the instrumental function (≈ 0.2 nm) was measured using atomic lines of a spectral calibration lamp (Cal-2000-Bulb, Micropack, DE). This lamp was also used for wavelength calibration. Radiometric calibration of SpectroFLEX was performed with a Li-Cor 1800-2 calibrated source (Li-Cor inc., Lincoln, NE, USA).

An electromechanical shutter (Inline TTL shutter, Micropack, DE) allows recording the CCD dark-current. Basically, dark counts represents up to 1/10 of the dynamic-range of the CCD. This background signal is linearly related to the integration time and depends on the

temperature. To ensure the signal reproducibility, the spectroradiometer was enclosed in an insulated and thermo-regulated box, maintained at $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$.

All the components were protected from weather conditions by a waterproof aluminium box (Zarges, France), installed at the top of a 2.5 m scaffolding. A two-meter length optical fiber (Ocean Optics, numerical aperture 0.22, 1000 μm core diameter) links the sensor head to the spectrometer. The entrance of the optical fiber was maintained in nadir viewing by an horizontal arm of 1 m length, situated 2.4 m above the ground (figure II.1) leading to a target diameter of about 1.1 m.

The oxygen absorption band depth can show fast variations. For this reason, SpectroFLEX measured target radiance and local irradiance alternatively with a period of few seconds. Local irradiance was measured using a white-roughened PVC board, which intercepts the field-of-view (fov) of the instrument. This reference board was mounted on an electromagnet periodically activated. The reflectivity of this board was calibrated using a white lambertian panel (Spectralon, Labsphere, North Dutton, N.H.). A constant value of 0.885 ± 0.005 over the 620 - 820 nm spectral range was obtained over several days independently of the sun elevation. The radiances measured on the reference board were also used to estimate the photosynthetically active radiation (PAR) after calibration against a quantum-meter (JYP 1000, SDEC France).

As it is shown in figure II.2, the radiance dynamic-range between outband and inband channels can be very large. This can lead to a poor quantification of the inband signal. Thus, a second measurement is acquired with a longer integration time to ensure a good encoding of the inband signal. Consequently, one elementary measurement cycle requires the sequential acquisition of two spectra on the target and two others on the reference. The integration times are adjusted accordingly to the light intensity in order to maximize the signal-to-noise-ratio. The acquisition frequency is up to 0.4 Hz under full sunlight illumination. A dedicated JAVA-software manages the data acquisition from a laptop connected to a network.

In order to use the retrieval algorithm presented in Daumard *et al.* (2010a), seven channels were selected, three channels for the O₂A band and four for the O₂B band. For each band, one channel was located at the maximum absorption of the oxygen band (inband) and the others closely before and after the O₂ absorption feature (outband). Position and band width of each selected channel (table II.1) were determined to allow the comparison with previous airborne measurements of fluorescence (Moya *et al.* 2006).

Channels	Central Wavelength (nm)	FWHM (nm)
O ₂ B outband	$\lambda_1 = 683.5$	0.5
O ₂ B outband	$\lambda_2 = 685.5$	0.6
O₂B inband	$\lambda_3 = 687$	0.15
O ₂ B outband	$\lambda_4 = 695$	0.6
O ₂ A outband	$\lambda_5 = 757.5$	0.8
O₂A inband	$\lambda_6 = 760.5$	1.1
O ₂ A outband	$\lambda_7 = 770$	0.8

Table II.1: Central wavelengths and FWHM for selected channels

Figure II.2 A shows an example of the radiance spectra measured with SpectroFLEX, during a sunny day. Several absorption features can be observed. They correspond to the absorption of hydrogen in the solar atmosphere (H_{α} at 656.3 nm), the O_2B and O_2A atmospheric oxygen absorption bands at 687.3 and 760.5 nm respectively and a large water absorption feature around 720 nm. All these bands can be potentially used to retrieve the vegetation fluorescence but we only focused on the O_2A and the O_2B bands because of their better position in regards to the Chl-F emission spectrum (Moya *et al.*, 2001). Detailed description of the oxygen absorption bands measured by SpectroFLEX is shown in figure II.2 B and figure II.2 C.

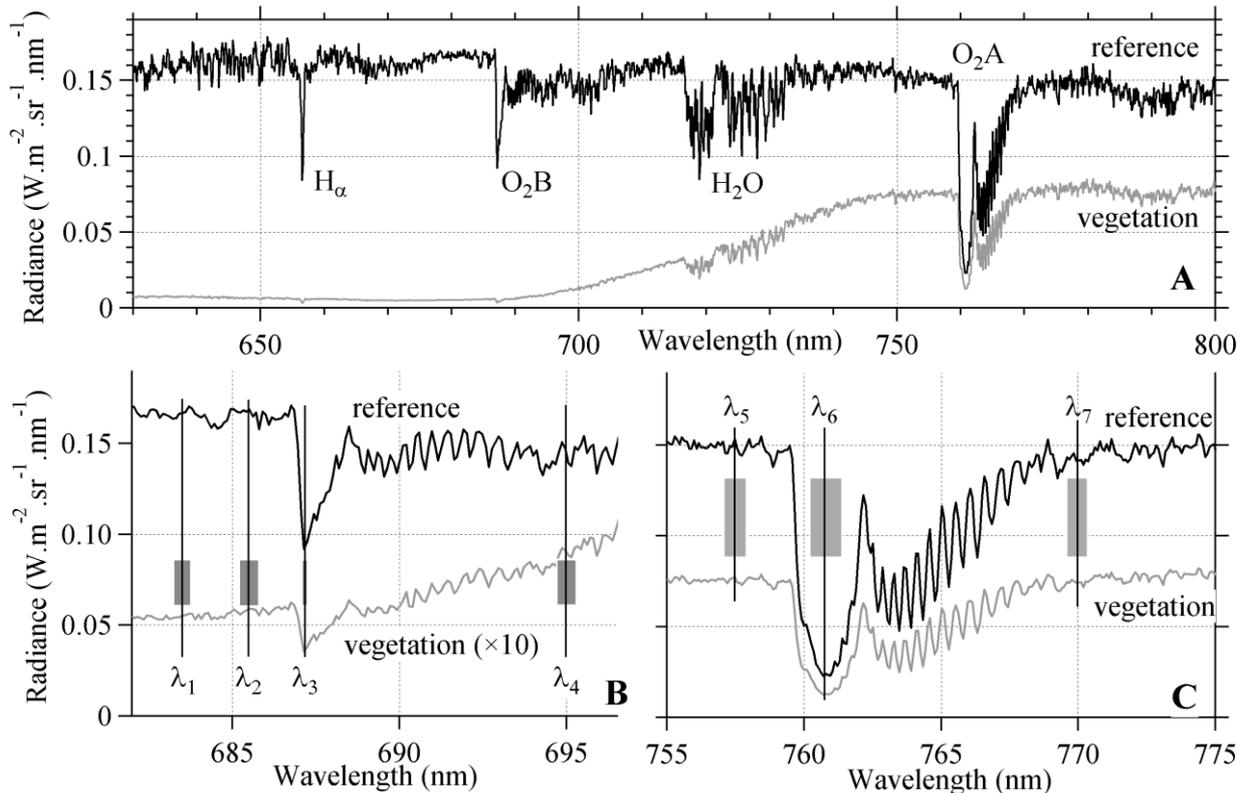


Figure II.2: Radiances measured on natural grassland and on a reference board at 13:00 local time (UTC + 2 h). Vertical bars (λ_1 to λ_7) show the selected channels for fluorescence calculation. Gray boxes show respective FWHM.

II.2.2. Canopy reflectance measurements

Apparent canopy reflectance under sun-light (ρ_{sun}) is obtained by dividing the canopy radiance by the irradiance. However, as the canopy radiance contains the fluorescence contribution, ρ_{sun} is not the true reflectance. Although the fluorescence contribution is small, it introduces a significant difference between reflectance ρ and apparent reflectance ρ_{sun} (Zarco-Tejada *et al.*, 2000a, 2000b).

The fluorescence contribution to ρ_{sun} can be strongly reduced by limiting the excitation spectrum to the red part (650-800 nm) (Zarco-Tejada *et al.*, 2000a). A proxy of the actual reflectance (ρ_{red}) was measured during the night, using a 250 W halogen lamp with a red filter (Schott RG665, 3 mm) as the source of excitation. This was achieved using SpectroFLEX with the same geometrical configuration as diurnal reflectance measurements.

II.2.3. Leaf fluorescence emission spectra

Although fluorescence emission spectra are easily determined under laboratory conditions, instruments able to perform this measurement outdoor under full sunlight illumination are not commercially available. Therefore, we used a laboratory-made set-up (Leaf Spectro Fluorimeter - LSF) already described in [Moya *et al.* \(2006\)](#). LSF uses the sunlight as the source of excitation, filtered through a low-pass filter (Corning 4.96, 5 mm) which blocks excitation at $\lambda > 600$ nm. A lens focuses the sunlight on the leaf to compensate the light attenuation introduced by the filter. As a result, the intensity of the sample illumination is similar to the one prevailing outside. The measured leaf area is a 15 mm-diameter circle.

Fluorescence emission spectra are measured with a portable spectrometer (USB 2000+, Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA) through a high-pass red filter (RG 665, Schott, France) in order to reduce stray light contamination of the fluorescence spectrum.

However, because of the blue filter, fluorescence measured with LSF does not exactly correspond to the actual sun-induced fluorescence. The difference of the excitation spectra must be taken into account. Excitation spectra of fluorescence emitted at 687 nm and at 760 nm of green bean leaves have been measured under laboratory conditions by [Louis *et al.* \(2006\)](#). These authors established that compared to sun-light, blue light radiation induce more F687 than F760. A correcting factor was applied based on these results although in our work different species were used. Excitation spectra multiplied by the solar spectrum are integrated i) over full solar spectrum range to obtain the sun-induced fluorescence emission, ii) over the blue filter transmission-function to obtain the fluorescence emission under filtered solar excitation. A correcting factor of ≈ 1.16 was obtained by which the F687/F760 fluorescence ratio measured with the LSF should be divided.

[Figure II.3](#) shows a typical spectrum for each species considered in this work.

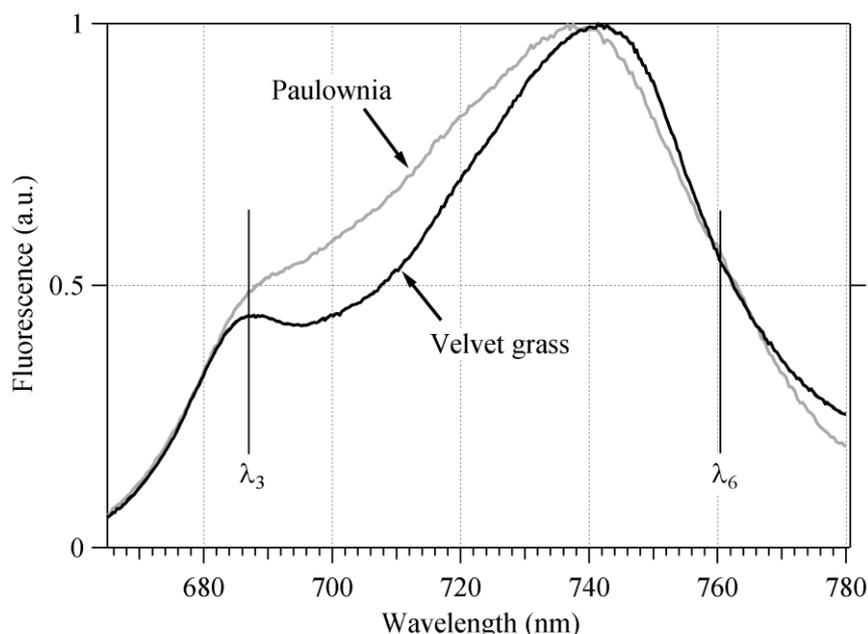


Figure II.3 Leaf fluorescence emission spectra of natural grassland ($[Chl] = 30.0$ SPAD units) and paulownia ($[Chl] = 32.0$ SPAD units) acquired with the Leaf Spectro Fluorimeter (LSF). Vertical bars (λ_3 and λ_6) show inband selected channels.

II.2.4. Calibration measurements

As we used two different instruments, Paulownia leaves (*Paulownia tomentosa*) were used to check the consistency of measurements. Paulownia leaves were selected because, due to their flatness and width (more than 30 cm), they can be measured by both instruments under the same conditions. LSF measurements were made on a single leaf while SpectroFLEX measurements were made on a flat and horizontal target formed by several leaves fixed on a black-painted board. To prevent rapid desiccation, the petioles were cut under water and maintained into water-filled test tubes. Chlorophyll content was measured with a SPAD 502 Chlorophyll-meter (Minolta, Ramsey, NJ). The average chlorophyll content was 30.0 SPAD units (std: ± 1.6). Freshly harvested Paulownia leaves were exposed to full sunlight during a sunny day, and placed in the field-of-view of SpectroFLEX. Because of rapid declining of the fluorescence properties of the cut-off leaves under full sunlight conditions, the measurements with both SpectroFLEX and LSF were made simultaneously and during a short period.

II.2.5. Plant material

Canopy structure effects were investigated on a natural grassland principally composed of velvet grass (*Holcus lanatus*, *Holcus mollis*) of about 60 cm height. This monocot crop is an example of an erectophile canopy (upright leaves are the most frequent). The average chlorophyll content was 32.0 SPAD units (std: ± 3.2). The velvet grass crop was well watered and without apparent constraint.

II.2.6. Canopy fluorescence retrieval

The main features of the method described in [Daumard *et al.* \(2010a\)](#) are summarized below. This method was evaluated in [Daumard \(2010b\)](#).

Radiance measured on the reference board can be expressed as:

$$L'_i = \rho' \frac{I_i}{\pi} \quad (\text{II.1})$$

Where L'_i is the radiance coming from reference measured in the i^{th} channel centred at the λ_i wavelength. The reference reflectance, noted ρ' , does not depend on the wavelength as it has been shown in [section 2.1](#). The irradiance at the λ_i wavelength is noted I_i .

The vegetation radiance L_i can be expressed by:

$$L_i = \frac{\rho_i}{\rho'} L_i + F_i \quad (\text{II.2})$$

Where ρ_i and F_i are respectively the vegetation reflectance and fluorescence at the λ_i wavelength. It is worth noting that, because ρ_i and F_i are both unknown, [equation II.2](#) cannot be solved. Thus, additional information is necessary to retrieve the fluorescence flux. One possible approach is to provide a reflectance and a fluorescence spectral-model describing the variation of ρ_i and F_i with i .

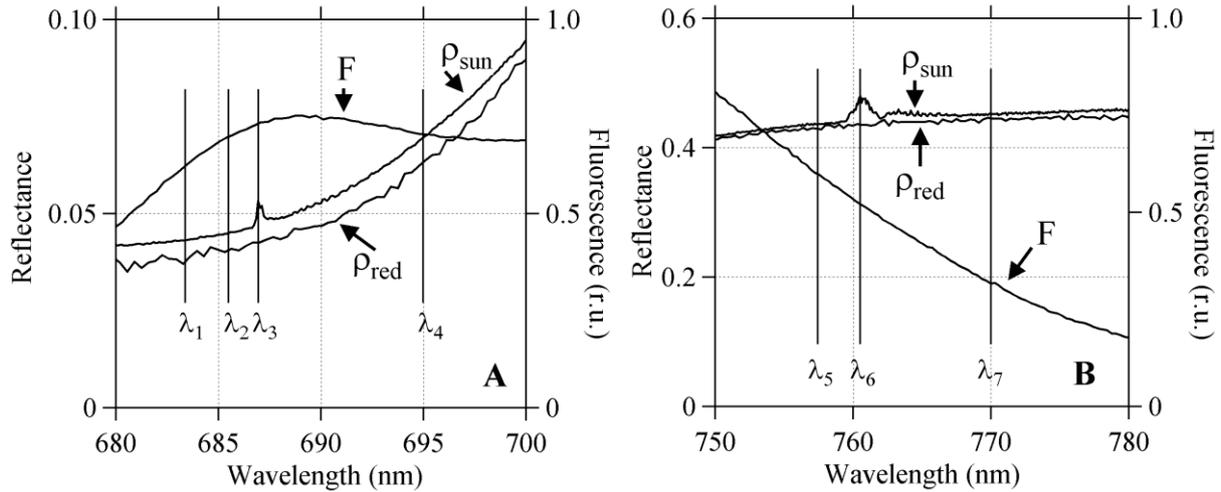


Figure II.4 Fluorescence emission spectra of the adaxial side of paulownia leaves, red reflectance (ρ_{red}) and apparent reflectance (ρ_{sun}) of velvet grass canopy in the vicinity of the O₂B (A) and O₂A band (B). Red reflectance was measured under red light; apparent reflectance was measured under sun-light. Vertical bars (λ_1 to λ_7) show SpectroFLEX channels.

In this method, each absorption band is considered independently. Let us consider first the case of the O₂A band. As the fluorescence spectrum is not known at canopy level, we used the fluorescence spectrum measured at leaf level with LSF as a proxy for F_i (see the discussion section about the relevancy of this proxy).

The fluorescence model consists on expressing F_i as a function of the inband fluorescence F , writing:

$$F_i = K_i F \quad (\text{II.3})$$

with K_i the fluorescence coefficient and F the unknown inband fluorescence.

The reflectance model for ρ_i was chosen linear because of the low curvature of reflectance in O₂A band vicinity (see [figure II.4 B](#)):

$$\rho_i = a + b \lambda_i \quad (\text{II.4})$$

where a and b are coefficients of a linear reflectance model.

By introducing (II.3) and (II.4) in (II.2), we obtain:

$$L_i = \frac{(a + b \lambda_i)}{\rho'} L'_i + K_i F \quad (\text{II.5})$$

This equation contains three unknowns a , b and F that do not depend on wavelength. Hence, the O₂A fluorescence (F) can be retrieved from a system of three [equations II.5](#) corresponding to measurements made in three different channels. The expression of the fluorescence in the O₂A band is:

$$F_{760} = \frac{L_7 L'_5 L'_6 (\lambda_5 - \lambda_6) + L_5 L'_6 L'_7 (\lambda_6 - \lambda_7) + L_6 L'_5 L'_7 (\lambda_7 - \lambda_5)}{K_5 L'_6 L'_7 (\lambda_6 - \lambda_7) + L'_5 (K_7 L'_6 (\lambda_5 - \lambda_6) + L'_7 (\lambda_7 - \lambda_5))} \quad (\text{II.6})$$

This expression is only valid when reflectance of the reference is the same in each measurements channel as it is the case in this study.

Let us consider the case of O₂B band. For fluorescence model we proceed, as for O₂A band, by introducing the K_i coefficients from leaf level fluorescence emission spectrum.

In the case of O₂B band, the marked concavity of ρ_{red} is better described by a second order polynomial model than by a linear one (see [Figure II.4.A](#)). Then we write:

$$\rho_i = u + v \lambda_i + w \lambda_i^2 \quad (\text{II.7})$$

where u , v and w are coefficients of a parabolic reflectance model.

By introducing [equation II.3](#) and [equation II.7](#) in [equation II.2](#), we obtain an equation that contains four unknowns u , v , w and F that do not depend on wavelength. Hence, the O₂B fluorescence (F) can be retrieved from a system of four equations corresponding to measurements made in four different channels. The expression of the fluorescence in the O₂B band is:

$$F_{687} = \frac{N}{D} \quad (\text{II.8})$$

where

$$N = -L_4 L'_1 L'_2 L'_3 (\lambda_1 - \lambda_2)(\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_3) + L'_4 \left(\begin{array}{l} L_3 L'_1 L'_2 (\lambda_1 - \lambda_2)(\lambda_1 - \lambda_4)(\lambda_2 - \lambda_4) + \\ L'_3 (\lambda_3 - \lambda_4) \left(\begin{array}{l} L_1 L'_2 (\lambda_2 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_4) + \\ L_2 L'_1 (\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_4 - \lambda_1) \end{array} \right) \end{array} \right) \quad (\text{II.9})$$

and

$$D = -K_4 L'_1 L'_2 L'_3 (\lambda_1 - \lambda_2)(\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_3) + L'_4 \left(\begin{array}{l} L'_1 (\lambda_1 - \lambda_4) \left(\begin{array}{l} L'_2 (\lambda_1 - \lambda_2)(\lambda_2 - \lambda_4) - \\ K_2 L'_3 (\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_3 - \lambda_4) \end{array} \right) \\ + K_1 L'_2 L'_3 (\lambda_2 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_4)(\lambda_3 - \lambda_4) \end{array} \right) \quad (\text{II.10})$$

This expression is only valid when reflectance of the reference is the same in each measurement channels as it is the case in this study.

[Table II.2](#) shows the K_i coefficients in each channel.

Channel	$K_i = F_i / F$		
	Paulownia	Velvet grass	FluoSAIL Erectophile
λ_1	0.858	0.889	0.877 (-1.1 %)
λ_2	0.864	0.962	0.956 (-0.6 %)
λ_3	1	1	1
λ_4	0.962	1.016	1.098 (+8.0 %)
λ_5	1.144	1.098	1.092 (-0.3 %)
λ_6	1	1	1
λ_7	0.608	0.663	0.665 (+0.9 %)

Table II.2 K_i coefficients of the fluorescence model for SpectroFLEX channels. Three sets of K_i are presented: i) K_i deduced from LSF measurements on paulownia and ii) on velvet grass. iii) K_i from a FluoSAIL simulation for an erectophile canopy, with an eccentricity parameter of 0.2. K_i relative variations compared to leaf level are shown in parenthesis.

II.2.7. FluoSAIL model

In order to better investigate the canopy structure parameters that govern the F687/F760 ratio, we used the Mathematica (Wolfram Research) version of the FluoSAIL canopy fluorescence model (Louis, 2004; Rosema *et al.*, 1991), based on the SAIL canopy reflectance model (Verhoef, 1984).

The spectrum acquired with LSF (figure II.3) on velvet grass was used as input of FluoSAIL leaf fluorescence emission. As leaf fluorescence excitation spectra were not measured, they were calculated over the 400-700 nm range with the FluorMODleaf leaf fluorescence model (Pedros *et al.*, 2010). Leaf reflectance and transmittance were calculated with PROSPECT, a radiative transfert model of leaf optical properties (Jacquemoud and Baret, 1990). Soil reflectance was taken constant (0.25) over the 600-800 nm range. Table II.3 shows the parameters used for FluoSAIL simulations. To reproduce geometrical conditions of the set-up, we chose a nadir viewing and a sun elevation angle of 45°.

We focused on the variation of the fluorescence fluxes and fluorescence ratio with canopy density and geometry. In FluoSAIL, the parameter driving the canopy geometry, i.e. the distribution of leaf inclination, is the eccentricity of the ellipsoidal distribution of leaves normal zenithal angles, χ (Campbell, 1990). The parameter driving the canopy density is the Leaf Area Index (LAI), defined as the leaf area per soil area.

Parameter name	Value	Comment
Soil reflectance	0.25	Constant over 600 - 800 nm range
Measurement geometry and irradiance		
Viewing angle	0°	Nadir
Sun zenithal angle	45°	
Diffuse fraction	0	Only direct irradiance
PROSPECT parameters for leaf reflectance and transmittance calculation		
Leaf structure parameter	2	
Total chlorophyll content	30	$\mu\text{g.cm}^{-2}$
Water equivalent thickness	0.005	cm
Leaf mass per area	0.01	g.cm^{-2}
Carotenoids content	8	$\mu\text{g.cm}^{-2}$

Table II.3 FluoSAIL parameters used for the simulation. Leaf fluorescence yield parameters are defined from the LSF velvet grass spectrum.

II.3. Results

II.3.1. Instruments inter-calibration

Several leaves of Paulownia were tiled, as described in the methods to form a large and flat target. The value of fluorescence ratio obtained with SpectroFLEX on this target was 0.71 ± 0.03 (range) and the fluorescence ratio measured on a single leaf with LSF was 0.75 ± 0.04 (range). These values are reported in the [figure II.6](#).

II.3.2. Velvet grass canopy reflectance

[Figure II.4](#) shows the apparent reflectance of the velvet grass canopy (ρ_{sun}) and the reflectance under red light excitation (ρ_{red}) for both oxygen bands. These curves are quite parallel. The difference is linked to the fluorescence contribution to apparent reflectance. We observe that this contribution is higher in the B-band where reflectance is lower (less than 0.1) than in the A-band (0.5).

The curves differ in the vicinity of inband channels (λ_6 and λ_3) by a local peak in ρ_{sun} . This peak is linked to the presence of absorption features in the sun irradiance: the low inband irradiance causes a higher contribution of fluorescence to the apparent reflectance.

II.3.3. Diurnal cycle of velvet grass fluorescence

Fluorescence fluxes measured in both oxygen bands and the PAR were continuously acquired during several diurnal cycles. Hereafter, we will focus on two consecutive days with different illumination conditions.

The 23rd of May was a cloudy day with sudden sunny periods. For the sake of clarity, only a period of 2 hours around solar noon is presented in [figure II.5 A](#). For both bands, one may observe a good correlation between PAR and fluorescence fluxes variations as already observed by [Louis *et al.* \(2005\)](#).

The 24th of May was a sunny day with a clear sky. [Figure II.5 B](#) shows a diurnal cycle (from 10:00 to 18:00 local time). Again, PAR and fluorescence fluxes were positively correlated.

Maximum fluorescence flux at 760 nm exceeds $3 \text{ mW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}\cdot\text{nm}^{-1}$ during sunny periods on the 23rd of May and only $2 \text{ mW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}\cdot\text{nm}^{-1}$ were observed the 24th of May. Maximum fluorescence flux at 687 nm exceeds $1 \text{ mW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}\cdot\text{nm}^{-1}$ during sun-flakes the 23rd of May, which is more than the maximum value ($0.7 \text{ mW}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sr}^{-1}\cdot\text{nm}^{-1}$) observed under continuous full sunlight (24th of May). One can note that the mean value of the F687/F760 ratio is slightly lower during the sunny day.

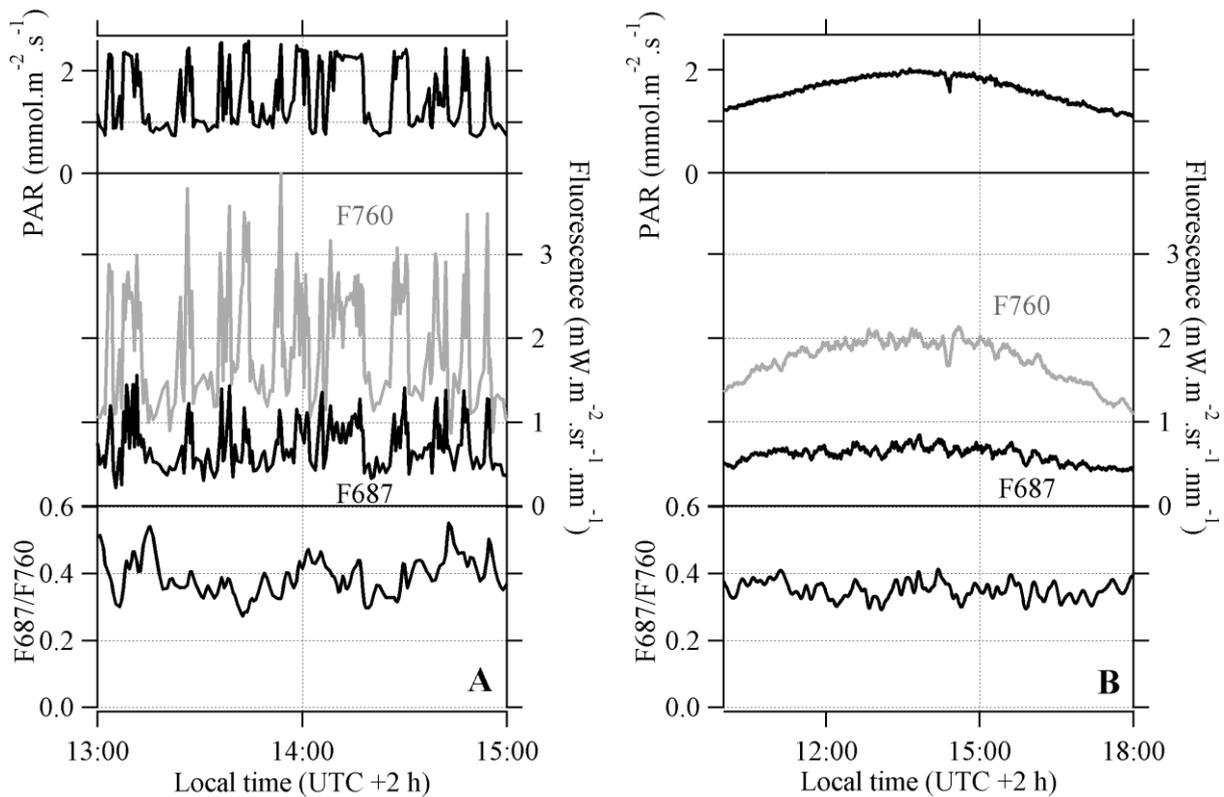


Figure II.5 SpectroFLEX measurements on velvet grass. Photosynthetically Active Radiation (PAR) (top), fluorescence fluxes in O2A and O2B bands (middle) and F687/F760 fluorescence ratio (bottom) over two consecutive days. A: Cloudy day (May 23rd). B: Sunny day (May 24th).

II.3.4. Comparison of leaf and canopy level fluorescence ratio

Figure II.6 compares measurements made at leaf and canopy levels for the velvet grass. Value of fluorescence ratio at leaf level was 0.59 ± 0.03 (range), obtained with LSF. It was 0.34 ± 0.03 (range) at canopy level, measured with SpectroFLEX. This represents a decrease of 42 % of the fluorescence ratio.

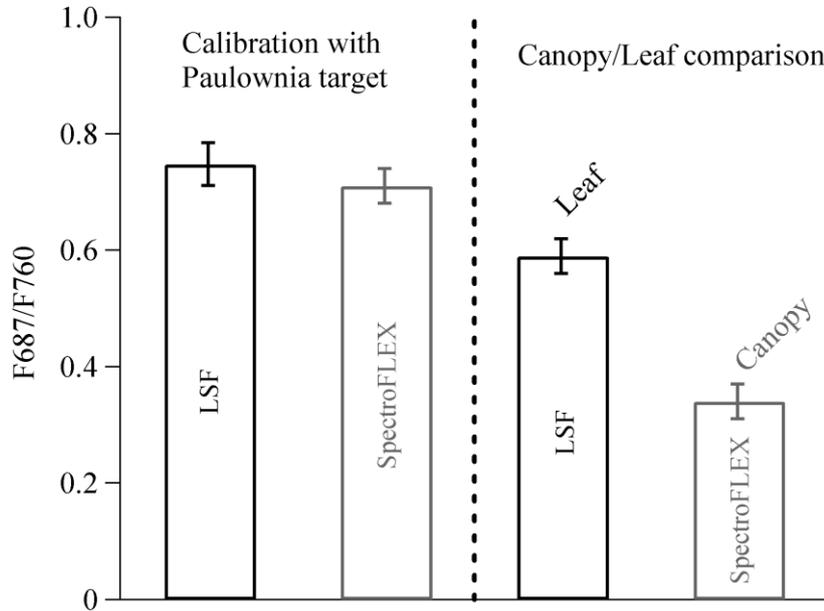


Figure II.6 F687/F760 ratio measured on leaf and canopy. **Left** : Comparison between LSF and SpectroFLEX instruments on leaves. Same values are obtained within the experimental error. **Right** : Comparison between leaf and canopy (velvet grass). Fluorescence ratio decreases by 42 % from leaf to canopy level. Error bars represent the range of measured values.

II.3.5. FluoSail Simulations

In order to investigate the impact of up-scaling on fluorescence fluxes, simulated canopy fluxes at 687 and 760 nm were divided by the leaf level fluorescence fluxes at the same wavelength. In this manner we obtained relative fluorescence fluxes that better represents the up-scaling effect.

Figure II.7 A presents the evolution of relative fluorescence fluxes and F687/F760 fluorescence ratio with LAI. Both relative fluorescence fluxes increase with LAI. We also observed a decrease of the fluorescence ratio.

Figure II.7 B presents the evolution of relative fluorescence fluxes and fluorescence ratio with the geometry of the canopy structure, from an erectophile canopy ($\chi < 1$) to a rather planophile canopy (a value of 1 means a uniform leaf angle distribution). Both fluorescence fluxes and ratio increase while the canopy trends to be planophile.

It is important to note that for the parameters range investigated, fluorescence fluxes at canopy level are lower than at leaf level.

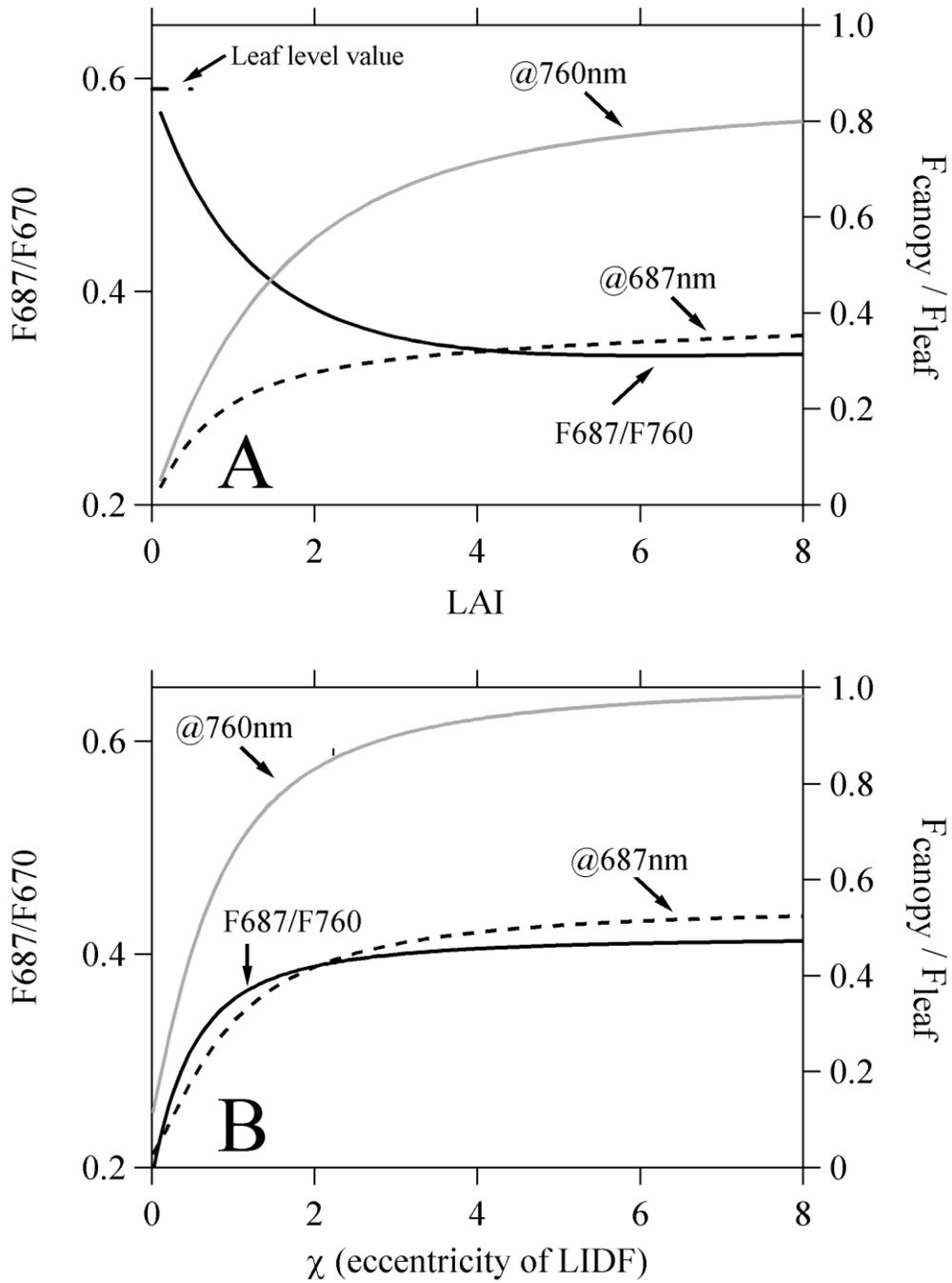


Figure II.7 FluoSAIL simulations: fluorescence ratio and relative fluorescence fluxes evolution with canopy parameters. A: as a function of Leaf Area Index (eccentricity set to 1). B: as a function of the geometry of the canopy (LAI set to 3).

II.4. Discussion

II.4.1. Fluorescence retrieval

The algorithm used for fluorescence retrieval (Daumard *et al.*, 2010a) calculates Chl-F fluxes from both vegetation and reference radiance measurements at specific channels. It provides an explicit solution for fluorescence fluxes without any iteration and does not require the computation of the reflectance spectrum. It relies on two spectral models, the first being the vegetation reflectance model and the second the fluorescence emission model.

Reflectance model: The choice of the reflectance model was based on the data shown in figure II.4. In the vicinity of the O₂A band, we observed that the ρ_{red} spectrum is rather linear. Therefore, we chose a linear model for $\rho(\lambda)$. At 687 nm, the marked positive curvature of the reflectance is better fitted by a polynomial model of higher order. We chose a parabolic model for the sake of simplicity.

Fluorescence model: In the fluorescence retrieval method used in this paper, the shape of the canopy fluorescence is represented by one set of K_i coefficients for each absorption band. Their values must be introduced in equation II.6 and equation II.8 in order to solve the system. As the shape of fluorescence emission is not known at canopy level, we used the K_i coefficients calculated from emission spectrum measured at leaf level. We evaluate the impact of fluorescence model on the fluorescence retrieval by comparing the fluorescence calculated with two different K_i sets: canopy-level K_i simulated with FluoSAIL (erectophile velvet grass canopy corresponds to $\chi=0.2$), and measured leaf-level K_i (see Table 2). Resulting variations of computed fluorescence are weak (-0.02 % in O₂A band and +0.1 % in O₂B band), which highlights the stability of the fluorescence retrieval equation II.6 and equation II.8. This can be explained by the small variations of the fluorescence emission over narrow spectral-ranges (≤ 13 nm).

Alonso *et al.* (2008) and Daumard (2010b) already reported the low sensitivity of the fluorescence calculation to the fluorescence model or to noise on fluorescence model parameters. Consequently, the leaf fluorescence spectrum can be used as a proxy to define the fluorescence model used in our retrieval algorithm.

The retrieved fluorescence fluxes (1 to 3 mW.m⁻².sr⁻¹.nm⁻¹, see figure II.5) are in the range of previous published fluorescence estimations (Daumard *et al.*, 2010a; Meroni and Colombo, 2006; Rascher *et al.*, 2009, for a review see Meroni *et al.*, 2009).

II.4.2. Effect of irradiance intensity on canopy fluorescence fluxes

It is worth noting that during a cloudy day, for a same illumination (PAR value), fluorescence fluxes are systematically higher than during a stable sunny day (figure II.5). A reason could be the lowering of the Chl-F yield under high irradiances conditions (May 24th) as a result of the regulatory mechanisms developed to cope with the excess of absorbed radiation. This phenomenon, known as the non-photochemical-quenching (NPQ), is well documented in the literature (Papageorgiou and Govindjee, 2004). To avoid the Chl-F dependency to NPQ mechanism and difference in illumination conditions, the measurements were made simultaneously at leaf and canopy levels during clear sky days.

II.4.3. Canopy structure effect on fluorescence ratio

Intercalibration measurements of the two instruments are presented in figure II.6. It shows similar and reproducible values of the F687/F760 ratio using SpectroFLEX or LSF

instruments. In the following we consider that the F687/F760 ratio measured with these instruments can be directly compared.

Figure II.6 also presents measurements made at leaf and canopy levels on velvet grass. SpectroFLEX measurements (canopy level) of the fluorescence ratio are 42 % lower than those measured at leaf level with the LSF instrument. This difference can be explained by taking into account the structure of the velvet grass canopy: we suggest that, as it occurs in leaves, re-absorption of the red fluorescence occurs during the radiative transfer of fluorescence inside the canopy. It results in a lowering of the F687/F760 ratio at canopy level. Indeed, it is well documented in the literature that the F687/F760 ratio is much lower in leaves than in isolated chloroplasts as a result of the re-absorption of chlorophyll fluorescence by the large number of chloroplasts contained in a green leaf (see Buschman, 2007 for a recent review). Despite others effects are known to affect the fluorescence ratio, our results suggest that, at canopy level, the re-absorption effect driven by canopy structure predominates.

Several observations can be found in the literature to sustain this hypothesis:

i) Airborne fluorescence measurements at 687 and 760 nm, obtained with the AirFLEX instrument (Moya *et al.*, 2006), reported a reproducible decrease of the F687/F760 ratio on going from a sugar beet field to a wheat field having similar leaf-level fluorescence emission spectra. The authors attributed this decrease to differences in the structure between fields: sugar beet canopy is rather planophile with large leaves, whereas wheat canopy is markedly erectophile.

ii) Daumard (2010b) performed continuous passive fluorescence measurements at 687 and at 760 nm over a sorghum field. During the growth, the F687/F760 ratio at the canopy level was found lower than at leaf level. Moreover, as the leaf-chlorophyll content increased, the canopy level ratio decreased more rapidly than at leaf level. This was interpreted as a preferential re-absorption of the F687 emission inside the canopy.

II.4.4. Canopy level simulation

Fluorescence simulations with FluoSAIL at canopy level confirm the experimental results: the fluorescence ratio is significantly lower than at the leaf level (see figure II.7).

The simulation gives additional information on the evolution of fluxes with canopy parameters (LAI and canopy geometry). The fluorescence radiance at canopy level is lower than at leaf level. This can be explained by two effects: i) part of the target is constituted by soil (especially at low LAI), ii) radiative transfer of the fluorescence within the canopy. Thus, as it is shown in figure II.7, when the canopy structure trends to be planophile ($\chi > 1$ on figure II.7 B) or when LAI reaches a high value, fluorescence fluxes increase rapidly and trend towards the leaf level fluorescence values.

It can be seen in figure II.7 A that when the relative fluorescence fluxes increase, the relative flux at 687 nm increases more slowly than at 760 nm. This confirms the interpretation given in previous section: the decrease of the fluorescence ratio on going from leaf to canopy is due to re-absorption of the fluorescence emitted at 687 nm during the radiative transfer through the canopy.

Figure II.7 B shows the fluorescence ratio as a function of canopy geometry. One can see that when the canopy is erectophile ($\chi < 1$), the fluorescence ratio is lower. It can be explained by a deeper penetration of the light into the erectophile canopy, generating more fluorescence in lower layers. As distribution of leaves in an erectophile canopy maximizes the fluorescence-canopy interactions, this additional flux will mainly contribute at 760 nm because of the preferential re-absorption at 687 nm.

II.5. Conclusion

In this paper we presented the SpectroFLEX instrument designed for quantitative fluorescence measurements at the canopy level. The chlorophyll fluorescence fluxes were retrieved from the in-filling of the atmospheric A and B oxygen bands, using the algorithm introduced by [Daumard *et al.* \(2010a\)](#) for a reduced number of spectral channels. It was found that the leaf-level fluorescence spectrum can be used as the fluorescence model in the canopy-level retrieval algorithm.

It was observed that the F687/F760 ratio decreased under high light conditions as previously mentioned in literature ([Genty *et al.*, 1990](#)).

In this paper, we report a noticeable decrease of the F687/F760 fluorescence ratio ongoing from leaf to canopy level. Canopy level simulations with FluoSAIL reproduced the fluorescence ratio decrease. This effect is attributed to a preferential re-absorption of the F687 emission compared to F760 during radiative transfer of fluorescence within the canopy.

The canopy structure effect evidenced in this paper implies that fluorescence ratio cannot be used directly to estimate chlorophyll content at canopy level. It follows that canopy structure effects should be taken into account to interpret fluorescence measurements in remote sensing.

Acknowledgement

A Fournier would like to thank Astrium-EADS company (Toulouse –France) for granting his PhD thesis. We also acknowledge the SIRTAF facility for technical support and M. Haussy for his helpful grammar corrections.

References

- Agati, G., Cerovic, Z.G., Moya, I., 2000. The effect of decreasing temperature up to chilling values on the in vivo F685/F735 chlorophyll fluorescence ratio in *Phaseolus vulgaris* and *Pisum sativum*: The role of the photosystem I contribution to the 735 nm fluorescence band. *Photochemistry and Photobiology*, 71 (1): 75-84.
- Alonso, L., Gómez-Chova, L., Vila-Francés, J., Amorós-López, J., Guanter, L., Calpe, J., & Moreno, J., 2008. Improved Fraunhofer Line Discrimination method for vegetation fluorescence quantification. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters*, 5 (4): 620-624.
- Buschman, C., 2007. Variability and application of Chlorophyll fluorescence emission ratios red/rar-red of leaves. *Photosynthesis Research*, 92: 261-271.
- Campbell, G. S., 1990. Derivation of an angle density function for canopies with ellipsoidal leaf angle distribution. *Agricultural and forest Meteorology*, 49 (3): 173-176.
- Daumard, F., Champagne, S., Fournier, A., Goulas, Y., Ounis, A., Hanocq, J.F., & Moya, I., 2010a. A field platform for long-term measurement of canopy fluorescence. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, 48 9: 3358 - 3368.
- Daumard, F., 2010b. Contribution à l'analyse de la lumière réfléchiée par la végétation pour la télédétection de la fluorescence chlorophyllienne (*Doctoral dissertation, École Polytechnique – ParisTech, France*), 368 pp.
- Daumard, F., Goulas, Y., Champagne, S., Fournier, A., Ounis, A., Olioso, A., & Moya, I., 2011. Continuous monitoring of canopy level sun-induced chlorophyll fluorescence during the growth of a sorghum field. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, submitted.
- Genty, B., Briantais, J.M., & Baker, N. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990 (1): 87-92.
- Genty, B., Hrabinson, J., Briantais, J.-M. & Baker, N. R. 1990. The relationship between non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem 2 photochemistry in leaves. *Photosynthesis Research*, 25, 249-257.
- Gitelson, A. A., Merzlyak, M. N., 1997. Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *Int. Journal of Remote Sensing*, 18: 2691-2697.
- Gitelson, A. A., Buschmann, C., Lichtentaler, H. K., 1999. The chlorophyll fluorescence ratio F-735/F-700 as an accurate measure of the chlorophyll content in plants. *Remote Sens. of Environ.*, 69: 296-302.
- Govindjee, 1995. Sixty-three years since Kautsky : Chlorophyll a fluorescence. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 131-160.
- Jacquemoud, S., Baret, F., 1990. PROSPECT – A model of leaf optical-properties spectra. *Remote Sensing of Environment*, 34: 75-91.

- Haefelin, M., Barthes, L., Bock, O., Boitel, C., Bony, S., Bouniol, D., Chepfer, H., Chiriaco, M., Cuesta, J., Delanoe, J., Drobinski, P., Dufresne, J.L., Flamant, C., Grall, M., Hodzic, A., Hourdin, F., Lapouge, R., Lemaitre, Y., Mathieu, A., Morille, Y., Naud, C., Noel, V., O'Hirok, W., Pelon, J., Pietras, C., Protat, A., Romand, B., Scialom, G., & Vautard, R., 2005. SARTA, a ground-based atmospheric observatory for clouds and aerosol research. *Annales Geophysicae*, 23: 253-275.
- Krause, G. and Weis, E., 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42: 313-349.
- Lichtenthaler, H. K., Wenzel, O., Buschmann, C., & Gitelson, A., 1998. Plant stress detection by reflectance and fluorescence. *Ann. N.Y. Acad Sci.*, 851: 271-285.
- Link, F., 1951. Variations lumineuses de la Lune. *Bull. Central Astron. Inst. Czechoslovakia*, 2: 131-133.
- Louis, J., 2004. Télédétection et modélisation des signaux de fluorescence et de réflectance (PRI) des couverts végétaux (*Doctoral dissertation, U. Paris 7 - Denis Diderot, France*), 201 pp.
- Louis, J., Ounis, A., Ducruet, J. M., Evain, S., Laurila, T., Thum, T., Aurela, M., Wingsle, G., Alonso, L., Pedros, R., & Moya, I., 2005. remote sensing of sunlight-induced chlorophyll fluorescence and reflectance of Scots pine in the boreal forest during spring recovery. *Remote Sens. of Environ.*, 96: 37-48.
- Louis, J., Cerovic, Z.G., & Moya, I., 2006. Quantitative study of fluorescence excitation and emission spectra of bean leaves. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 85 : 65-71.
- McFarlane, J. C., Watson, R. D., Theisen, A. F., Jakson, R. D., Ehrler, W. L., Pinter, P. J. Jr., Idso, S. B., & Reginato, R. J., 1980/ Plant stress detection by remote measurement of fluorescence. *Applied Optics*, 19 (19): 3287-3289.
- Meroni, M., and Colombo, R., 2006. Leaf level detection of solar induced chlorophyll fluorescence by means of a subnanometer resolution spectroradiometer. *Remote Sens. Environ.*, 103: 438-448.
- Meroni, M., Rossini, M., Guanter, L., Alonso, L., Rascher, U., Colombo, R., & Moreno, J. , 2009. Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sensing of Environment*, 113 (10): 2037-2051.
- Moya, I., Camenen, L., Latouche, G., Mauxion, C., Evain, S., & Cerovic, Z. G., 1999. An instrument for the measurement of sunlight excited plant fluorescence. In G. Garab (Eds.), *Proceeding of the XIth International Congress on Photosynthesis*, 5: 4265-4370. Dordrecht : Kluwer academic publishing.
- Moya, I., Cerovic, Z. C., Evain, S., Goulas, Y., Ounis, A., & Stoll, M. P., 2001. Télédétection de l'activité photosynthétique : de la vérité terrain à la mesure satellitaire. In CNES (Eds.), *8th International Symposium : Physical measurments and signatures in remote sensing*. Aussois, France.

- Moya, I., and Cerovic, Z. G., 2004. Remote Sensing of Chlorophyll Fluorescence : Instrumentation and analysis. In *Chlorophyll Fluorescence : A signature of photosynthesis*. (Papageorgiou & Govindjee), Kluwer academic, Dodrecht.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A., & Goulas, Y., 2006. First airborne multiwavelength passive chlorophyll fluorescence measurements over La Mancha (Spain) fields, *2nd International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing: RAQRS'II*, 25-29th September 2006, Torrent (Valencia)-Spain.
- Papageorgiou, G.C. and Govindjee, 2004. Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, Springer Netherlands.
- Pedros, R., Goulas, Y., Jacquemoud, S., Louis, J., & Moya, I., 2010. FluorMODleaf: A new leaf fluorescence emission model based on the PROSPECT model. *Remote Sens. Environ.* 114: 155-167.
- Pérez-Priego, O., Zarco-Tejada, P. J., Miller, J. R., Sepulcre-Cantó, G., & Fereres, E., 2005. Detection of water stress in orchard trees with a high-resolution spectrometer through chlorophyll fluorescence In-Filling of the O2-A band. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 43: 2860–2869.
- Plascyk, J. A., 1975. The MK II Fraunhofer line discriminator (FLD-II) for airborne and orbital remote sensing of solar simulated luminescence. *Opt. Eng.*, 14: 339-346.
- Rosema, A., Verhoef, W., Schroote, J., & Snel, J. F. H., 1991. Simulating fluorescence light-canopy interaction in support of laser-induced fluorescence measurements. *Remote Sens. Environ.* 37: 117-130.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C., 1994. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assesment of in vivo photosynthesis, in : Schulze, E.D. and Caldwell, M.M. (Eds.), *Ecophysiology of photosynthesis*, Springer-Verlag, Berlin, 49-70.
- Rascher, U., Agati, G., Alonso, L., Cecchi, G., Champagne, S., Colombo, R., Damm, A., Daumard, F., de Miguel, E., Fernandez, G., Franch, B., Franke, J., Gerbig, C., Gioli, B., Gómez, J. A., Goulas, Y., Guanter, L., Gutiérrez-de-la-Cámara, Ó., Hamdi, K., Hostert, P., Jiménez, M., Kosvancova, M., Lognoli, D., Meroni, M., Miglietta, F., Moersch, A., Moreno, J., Moya, I., Neininger, B., Okujeni, A., Ounis, A., Palombi, L., Raimondi, V., Schickling, A., Sobrino, J.A., Stellmes, M., Toci, G., Toscano, P., Udelhoven, T., Van Der Linden, S., & Zaldei, A., 2009. CEFLES2: the remote sensing component to quantify photosynthetic efficiency from the leaf to the region by measuring sun-induced fluorescence in the oxygen absorption bands. *Biogeosciences Discuss.*, 6: 2217-2266.
- Verhoef, W., 1984. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modelling: The SAIL model. *Remote Sens. of Environ.*, 16: 125-141.
- Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Mohammed, G., & Noland, T.L., 2000a. Chlorophyll Fluorescence Effects on Vegetation Apparent Reflectance: I. Leaf-Level Measurements and Model Simulation. *Remote Sens. Environ.*, 74: 582-595.
- Zarco-Tejada, P. J., Miller, J. R., Mohammed, G. H., Noland, T. L., & Sampson, P. H., 2000b. Chlorophyll Fluorescence effects on vegetation Apparent Reflectance : II.

Laboratory and airborne Canopy-Level Measurements with Hyperspectral Data. *Remote Sens. Environ.* 74: 596-608.

Zarco-Tejada, P.J., Suarez, L., Berni, J., Sepulcre-Canto, G., Morales, F., & Miller, J., 2009. Imaging chlorophyll fluorescence with an airborne narrow-band multispectral camera for vegetation stress detection. *Remote Sens. of Environ.*, 113: 1262-1275.

Conclusion

Cet article présente l'instrument SpectroFLEX qui est dédié à la mesure quantitative de la fluorescence au niveau du couvert. Les flux de fluorescence chlorophyllienne sont déduits du comblement des bandes d'absorptions A et B de l'oxygène atmosphérique suivant l'algorithme proposé par [Daumard *et al.* \(2010a\)](#) pour un nombre réduit de canaux. Nous avons prouvé que le spectre d'émission foliaire peut être utilisé pour paramétrer le modèle de fluorescence dans cet algorithme.

Le rapport des émissions rouges et infrarouges de fluorescence (F687/F760) présente une diminution sous fort éclaircissement comme montré par [Genty *et al.* \(1990\)](#).

Dans cet article, nous rapportons une diminution notable de F687/F760 entre la feuille et le couvert. Les simulations avec FluoSAIL reproduisent cette diminution du rapport de fluorescence. Cet effet est attribué à une réabsorption préférentielle de F687 relativement à F760 durant le transfert radiatif au sein du couvert.

On soulignera que la structure du couvert est représentée dans cette simulation uniquement par la distribution des inclinaisons foliaire et un indice de surface foliaire. On sait que la distribution horizontale et verticale des éléments dans le couvert (comme les effets de rang ou les lacunes dans le couvert) va également influencer le transfert radiatif de la fluorescence au sein de celui-ci et donc son spectre mesuré au sommet de la canopée.

Indépendamment, l'influence de la structure du couvert sur son émission de fluorescence, prouvée dans ce chapitre, implique que le rapport de fluorescence ne peut pas être utilisé directement au niveau du couvert comme estimateur du contenu en chlorophylle. La structure du couvert devra être prise en compte pour interpréter les mesures de fluorescence par télédétection.

Le chapitre suivant présente, entre autres, la comparaison entre feuille et couvert du rapport F687/F760 au cours de la croissance d'un couvert de sorgho. L'évolution de la structure du couvert permet de suivre son impact sur l'émission de fluorescence.

Chapitre III

Suivi long terme de la fluorescence des couverts agricoles

Chapitre III

III. Suivi long terme de la fluorescence des couverts agricoles.

SOMMAIRE

III.1. INTRODUCTION	89
A FIELD-PLATFORM FOR CONTINUOUS MEASUREMENT OF CANOPY FLUORESCENCE	
<i>Abstract</i>	91
<i>Introduction</i>	92
III.2. DESCRIPTION OF THE PLATFORM	93
III.3. TRIFLEX	94
<i>Dynamic SNR optimization</i>	97
III.4. MEASUREMENT CAMPAIGN	98
<i>Additional measurements</i>	98
III.5. RESULTS	99
III.5.1. <i>Fluorescence retrieval</i>	99
<i>Case of the O₂-A band</i>	100
<i>Case of the O₂-B band</i>	102
III.5.2. <i>Atmospheric correction</i>	102
III.5.3. <i>Measurements</i>	103
III.6. DISCUSSION	105
CONCLUSION	108
REFERENCES	108
CONTINUOUS MONITORING OF CANOPY LEVEL SUN-INDUCED CHLOROPHYLL FLUORESCENCE DURING THE GROWTH OF A SORGHUM FIELD	
<i>Abstract</i>	113
<i>Introduction</i>	114
III.7. MATERIALS AND METHOD	115
<i>Fluorescence Retrieval</i>	116
III.8. RESULTS	118
III.8.1. <i>Diurnal cycles of fluorescence signals</i>	118
III.8.2. <i>Time series</i>	120
III.8.3. <i>Fluorescence emission spectra</i>	124
III.9. DISCUSSION	125
III.9.1. <i>Evolution of signals during canopy growth</i>	125
III.9.2. <i>Fluorescence emission ratio</i>	126
CONCLUSION	127
REFERENCES	128
III.10. CONCLUSION DU CHAPITRE	133

III.1. Introduction

Dans le cadre d'un projet CNRS/INRA, une plateforme de mesures passives de fluorescence a été développée autour d'une grue de 22 m de hauteur. Cette grue peut se déplacer sur deux rails de 100 m au milieu de parcelles contrôlées par les équipes techniques de l'INRA. Un nouveau capteur de fluorescence passif (TriFLEX), incorporant les enseignements de SpectroFLEX décrit dans le chapitre précédent, a été installé sur la flèche de la grue. Il mesure plusieurs indices de végétation (PRI, NDVI) en plus de la fluorescence à 687 nm et 760 nm et permet de simuler des mesures avionnées avec une grande reproductibilité.

Un premier travail a démontré la capacité des mesures de fluorescence passives à détecter les stress au niveau de la parcelle (stress hydrique réversible). Ce travail a fait l'objet d'une publication (Daumard *et al.*, 2010).

Un second travail a porté sur le suivi de la croissance d'un champ de sorgho depuis le semis jusqu'à la maturité. Plusieurs indices de végétation ont été considérés parmi lesquels la fluorescence infrarouge normalisée par la radiance dans le rouge qui apparaît comme l'indice qui traduit le mieux l'accroissement de la biomasse. Par ailleurs, les effets de la structure de la végétation sur le rapport de fluorescence étudiés au chapitre précédent se trouvent confirmés. Ce travail a fait l'objet d'une autre publication en cours de révision (Daumard *et al.*, 2011).

A field-platform for continuous measurement of canopy fluorescence

Fabrice Daumard, Sébastien Champagne, Antoine Fournier, Yves Goulas, Abderrahmane Ounis, Jean-François Hanocq and Ismaël Moya

Abstract :

This paper presents a field platform for continuous measurement of fluorescence at the canopy level. It consists of a 21-m-high crane equipped for fluorescence measurements. The crane is installed in the middle of the fields dedicated to agricultural research. Thanks to a jib of 24 m and a railway of 100 m distance, fluorescence measurements can be performed at nadir viewing over various field crops. The platform is dedicated to the development and test of future passive or active airborne and space-borne vegetation sensors. A new fully automatic instrument, called TriFLEX, has been installed at the end of the jib. TriFLEX is designed for passive measurement of fluorescence in the oxygen A and B absorption bands. It is based on three spectrometers and allows for continuous measurements with a repetition rate of about 1 Hz. The data products are the radiances of the target, the fluorescence flux at 687 and 760 nm, and several vegetation indexes, including the physiological reflectance index and the normalized difference vegetation index. A new algorithm for fluorescence retrieval from spectral bands measurement is described. It improves upon the well-known Fraunhofer line discriminator method applied to passive fluorescence measurement by taking into account the spectral shape of fluorescence and the reflectance of vegetation. A measurement campaign of 38 days has been carried out in summer 2008 over a sorghum field. The evolution of the signals showed that the crop was suffering from stress due to lack of water. After several rainy days, a reversion of the water stress was observed.

Keywords: Oxygen absorption bands, sun-induced fluorescence (SIF), vegetation remote sensing.

Introduction

Photosynthesis is one of the most important biochemical processes on earth. Plants absorb light and CO₂ from the atmosphere and H₂O from the soil to produce carbohydrate and release O₂. This process leads to biomass production and gas exchange with the atmosphere. The assessments of gas exchange and biomass production are two important challenges for remote sensing. Most of the indexes used in remote sensing of vegetation are based on reflectance measurements. The derived information is mostly related to the amount of vegetation rather than to its status.

A topic remaining to be covered is the quantitative assessment of actual photosynthesis. In this regard, the measurement of chlorophyll fluorescence emission, which is closely related to the photosynthetic activity of plants, offers a challenging perspective (Papargeorgiou and Govindjee, 2004). Although the light energy absorbed by plants is efficiently used to drive the photosynthetic mechanisms, a small amount is lost through fluorescence emission. The chlorophyll fluorescence emission (Chl-F) is the result of a de-excitation mechanism in competition with photochemical conversion. Therefore, the Chl-F emission in vivo is variable. This variability is widely used to evaluate photosynthetic activity of green leaves in the laboratory (Papargeorgiou and Govindjee, 2004). Under natural sunlight, the amount of Chl-F emitted by the vegetation represents less than 1% of the radiance of the vegetation, and thus is a very weak signal. However, at certain wavelengths where the solar spectrum is attenuated (absorption bands of solar or earth atmosphere), the sun-induced fluorescence (SIF) signal becomes non-negligible and can be quantified by the measurement of the fill-in of the absorption bands. This is the FLD method (Fraunhofer Line Discriminator) originally proposed by Link (1951) to highlight the luminescent component of moon radiance. It was used later by Plascyk and Gabriel (1975), who built the first airborne instrument to measure fluorescence emission (MKII FLD). This method was successfully adapted to the atmospheric oxygen absorption bands (Moya *et al.*, 1999) in order to quantify Chl-F from vegetation. In short, SIF is quantified by comparing the depth of the atmospheric oxygen absorption band in the solar irradiance spectrum to the depth of the band in the radiance spectrum of the plants. In the last ten years, several passive instruments using this method have been used to measure the fluorescence of vegetation under different condition from leaf to canopy level. The effectiveness of the method has been checked using a passive fluorescence detector in the O₂-A absorption band (760 nm) based on narrow band filters (Moya *et al.*, 1999, Moya *et al.*, 2004), in parallel with a laser-based fluorimeter (Flexas *et al.*, 2000). Both instruments measured simultaneously, at the leaf level, the fluorescence transients during the induction period with an excellent correlation.

Also based on a rotating wheel of filters, a more complex sensor allowed to measure almost simultaneously Chl-F at 760 nm and 687 nm (Evain *et al.*, 2001), from which the F687/F760 fluorescence ratio was calculated (Lichtentaler *et al.*, 1990). This sensor was also equipped with other filters to obtain the Physiological Reflectance Index (PRI) (see Gamon *et al.*, 1992). This instrument was later used to monitor SIF at 687 and 760 nm and PRI during spring recovery of a boreal forest (Louis *et al.*, 2005). Simultaneous CO₂ flux measurements with an eddy correlation tower showed good correlation between the PRI index and the net CO₂ assimilation, which evidenced the link between the Scots pine photosynthetic activity recovering and the relaxation of non photochemical quenching.

A further development within the interference filter-based instruments was Airflex, an airborne sensor that measures fluorescence simultaneously at 687 and 760 nm (Moya *et al.*, 2006, Moya *et al.*, submitted). Airflex is basically a six-channel radiometer aimed at measuring the filling-in of the atmospheric O₂ bands. Several flights with Airflex were carried out over cultivated fields, during June and July 2005, in the frame of the Sent2flex campaign

organized by the European Space Agency (ESA) in Barrax (Spain). The track flew over a succession of cultivated fields and showed good reproducibility of the data ($\approx 2\%$) when repeating the flights. Airflex was also flown in 2007 in the frame of the ESA Cefles2 campaign (preliminary results are presented in [Rascher *et al.* \(2009\)](#)). These studies highlight the strong variability of the fluorescence signal associated with different fields, as well as its strong dependence with the vegetation 3D structure ([Moya *et al.*, 2006](#)). Indeed, the measured fluorescence signal contains information on the physiological state of vegetation (stress, growth etc.) but also information on its structure and on the spectral signature of the soil.

It is worth noting the possibility of obtaining images of chlorophyll fluorescence using a narrow-band multispectral camera as reported in [Zarco-Tejada *et al.* \(2009\)](#). Interestingly, in this work, an unmanned aerial vehicle (helicopter) ([Berni *et al.*, 2009](#)) was used which offers great perspective for fluorescence remote sensing.

Instead of using dedicated instruments based on narrow band filters, other research works have been conducted using general purpose radiometers or spectrometers. The effect of water stress over a canopy of olive trees was studied ([Perez-Priego *et al.*, 2005](#)), showing that water stress is detectable using the filling-in of the O₂-A band. The FLD method applied with a 3 nm resolution spectrometer was used to monitor the nitrogen fertilization in corn ([Middleton *et al.*, 2006](#), [Corp *et al.*, 2006](#)). The effect of inhibition of photosystem II on fluorescence signal, was studied with a higher resolution spectrometer (0.06 nm), finding a fluorescence signal on the herbicide-treated plant four times greater than on the control plant ([Meroni and Colombo, 2006](#)). They also studied passive fluorescence as an indicator of ozone-induced stress ([Meroni *et al.*, 2008a](#), [Meroni *et al.*, 2008b](#)).

However, most of the radiometer-based experiments cited above refer only to O₂-A band measurements and were often conducted at leaf level or at very short distance. Long term measurement have been reported by ([Louis *et al.*, 2005](#)), who measured the fluorescence of scot pines with a spot about 9 m² at a distance of 50 m. But the inclined sighting view (120° of zenithal angle) complicates the interpretation of these data.

In order to better compare ground measurements with flight conditions, we describe a field platform dedicated to continuous fluorescence measurement that allows continuous nadir measurement, on the same target and under controlled conditions. Furthermore, we describe a new instrument, called TriFLEX, designed to measure passive fluorescence at 687 nm and 760 nm in a fully automatic manner.

III.2. Description of the platform

The crane of 21 m of height is surrounded by fields dedicated to agricultural research and is located at the INRA site in Montfavet near Avignon, France (43°55'3.24''N, 4°52'46.60''E) ([Figure III.1.A and B](#)). The jib is 24 m long and can rotate over 360° in less than one minute ([Figure III.1.C](#)). A hundred meter railway allows the crane to move on a north-south axis between a west plot of 100 m x 200 m and an east plot of 60 m x 150 m; thus, different crops can be studied during the same measurement campaign. The crane can be easily controlled from the ground by only one operator. However, the maximum permissible wind speed to operate is less than 14 m.s⁻¹, thus windy days, frequent in Avignon, are a real concern. This crane has already been used for microwave remote sensing studies ([Prévoit *et al.*, 1996](#)). The site contributes to the CARBOEUROPE-IP project for the assessment of the terrestrial european carbon balance by the means of continuous monitoring of surface energy budget, evapotranspiration, CO₂ exchange with atmosphere, ground moisture, surface temperature and meteorological measurements.

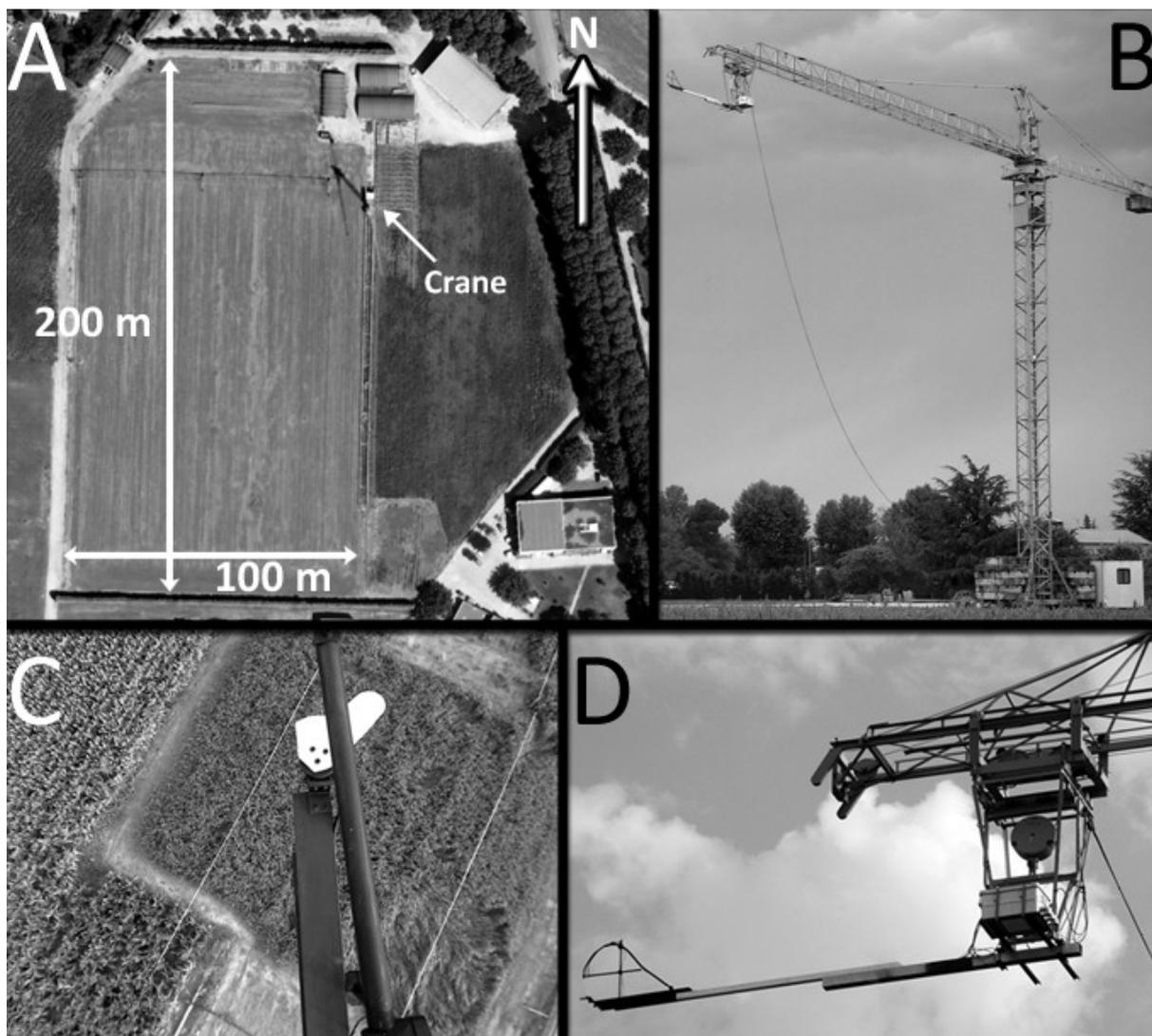


Figure III.1 : *A : INRA's site with the two main fields (from Google Earth). West field is about 100 m x 200 m , east field is about 60 m x 150 m. The railway is between both fields. B : INRA's crane with TriFLEX at the end of the jib. C : Reference observed from one of the webcam. D : Closer view of TriFLEX.*

III.3. Triflex

Figure III.2 shows a schematic diagram of the TriFLEX instrument that is mounted at the top of the crane. As other instruments measuring SIF, TriFLEX compares the depth of the atmospheric oxygen absorption bands in the solar irradiance spectrum to the depth of these bands in the radiance spectrum of the vegetation. Hence two depth measurements are needed: one on a non-fluorescence reference panel gives the depth of the band without fluorescence and the second on the vegetation gives the band depth changes induced by fluorescence. It is well known that as the sun elevation changes during the day, the band depth also varies resulting in a diurnal cycle of depths (Moya *et al.*, 1999, Moya *et al.*, 2004). The depth of the O₂ bands also depends on atmospheric conditions such as aerosol content and clouds screening, which induces fast changes in a range of seconds to hours.

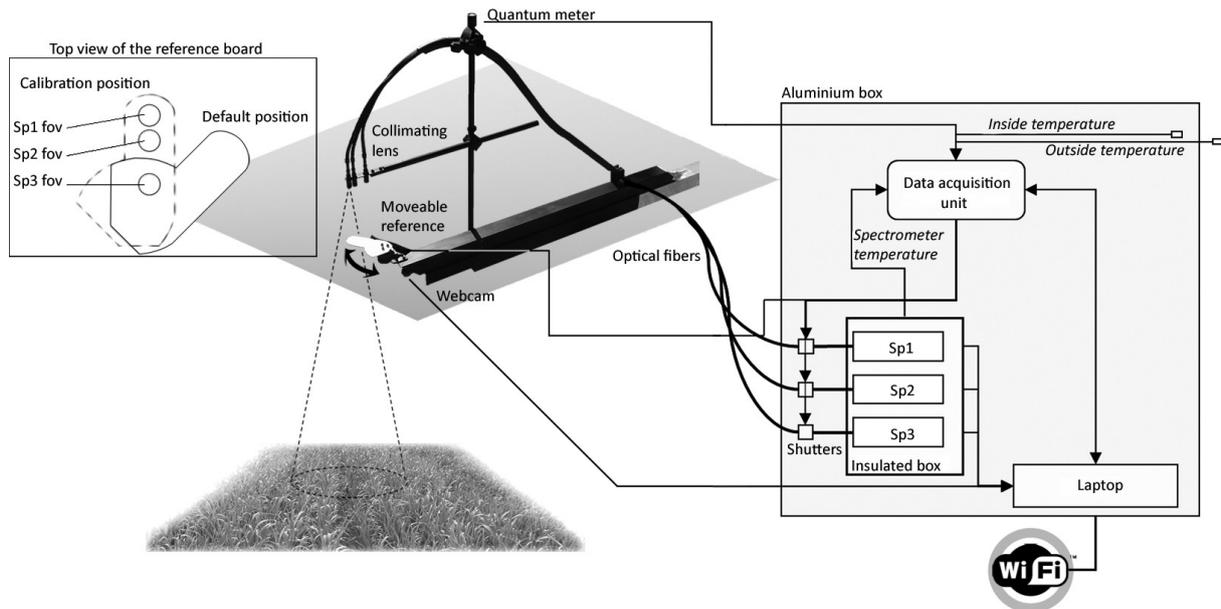


Figure III.2 : *TriFLEX instrument. Sp1 is a broad band spectrometer (300 nm - 900 nm, FWHM ~2nm). Sp2 and Sp3 are two identical spectrometers (630 nm - 815 nm, FWHM ~0.5nm). Sp2 acquire the radiance from the vegetation and Sp3 acquire the irradiance by continuously measuring the radiance from a reference board (see Sp3 fov on the top left caption). A laptop controls the three spectrometers. It also controls the optical shutters, the reference board rotation and the acquisition of several environment parameters through the data acquisition unit (Agilent 34970A). The reference board can be rotated from default position to the calibration position (see top left caption) for cross-calibration purposes.*

Pseudo-parallel recordings of band depths can be achieved with one spectrometer by making alternative measurements on the vegetation and on a reference board (Meroni and Colombo, 2006, Rascher *et al.*, 2009). However, the time delay between irradiance and sample measurements limits the use of this method during cloudy days in which rapid changes of illumination may lead to inaccurate filling-in determination.

With the TriFLEX instrument, the measurements of the O₂ band depth are made in parallel for both reference and vegetation, rather than sequentially. TriFLEX uses two identical spectrometers (HR2000+, Ocean Optics, Dudenin, FL, USA) to measure the simultaneously irradiance and vegetation radiance spectra (see Figure III.2). These spectrometers cover the spectral range of 630 nm – 815 nm with a resolution of 0.5 nm (FWHM) and an encoding resolution of 0.09 nm/pixel. The main advantage from simultaneous measurement on the reference and on the sample is an improved time resolution by a factor of 2-3 that allows for fast fluorescence changes induced by clouds and sun spells to be monitored. A third spectrometer (HR2000+, Ocean Optics, Dudenin, FL, USA) measures vegetation radiance on the spectral range 300nm-900nm (50µm entrance slit, FWHM ~ 2 nm).

The optical chain is the same for the three spectrometers: it consists of a collimating lens (74-UV, Ocean Optics, Dudenin, FL, USA), which allows us to adjust the field of view, fitted to a 5 m length optic fiber of a 0.22 numerical aperture and a core diameter of 940 µm (SEDI, Courcouronnes, France). In line with the fiber, an electromechanical optical shutter (Micropack, DE) is used to measure the dark level of the CCD. The lenses and optical fiber are fixed on a 3-m long pole oriented downward in a nadir viewing direction (Figure III.2). The pole and optical fiber assembly allows the optical head to be positioned far from the instrument box, reducing reflections that could alter the local lighting conditions. For the same reason, the various elements of the head are painted black. At the working height (21 m), the target spot on the ground has a diameter of 2 m. A webcam installed near the optical head records pictures of the target and its surroundings every 5 minutes during measurements.

To prevent wavelength drifts due to thermal changes, the spectrometers are enclosed in a thermally insulated box and maintained at a constant temperature of 22 ± 0.02 °C. The thermal regulation is achieved by a thermo electric cooler, controlled by a PID regulator (MPT5000, Wavelength Electronics). A data acquisition unit (Agilent 34970A) acquires several environmental parameters including Photosynthetically Active Radiation (PAR) measured with a quantum-meter (JYP 1000, SDEC France), temperature of the spectrometers and the ambient temperature. The whole acquisition system is enclosed in a waterproof aluminium box (Zarges, France) as shown in [Figure III.1.D](#).

All measuring devices including spectrometers and the data acquisition unit are controlled by a Dell Latitude D630 laptop computer. A software written in VB.NET performs automatic data acquisition in the scheduled time window. An internet connection allows monitoring and control of the instrument, as well as automatic uploading of the data (about 250 Mb per day).

The spectrometers were wavelength calibrated with a spectral lamp (Cal-2000-Bulb, Micropack, DE), also used to determine the spectral instrumental response functions. Radiometric calibration was done using a black body (LI-COR 1800-02, Li-Cor inc., Lincoln, NE, USA).

Nevertheless, measurements used to retrieve the fluorescence signal come from two different spectrometers and periodic cross-calibration of the spectrometers is necessary. Every 20 minutes, the reference board is switched from the default position to the calibration position by the means of a rotary solenoid (GDAX035X20E06, Magnet-Schultz). In the calibration position, the reference intercepts the field of view of all spectrometers ([Figure III.2](#)). At the end of the day, a linear relationship is deduced from the measurements of vegetation and reference spectrometers (Sp2 and Sp3 respectively) and further used for fluorescence computation. Although the square of the correlation coefficient is about 0.999, this cross-calibration is computed each day to prevent any possible drift.

To obtain measurements that are comparable with those made by AirFLEX, TriFLEX uses several channels to retrieve the fluorescence. The central wavelengths and widths of these channels are presented in Table 1. They have been chosen to optimize the signal to noise ratio and defined according to the AirFlex instrument. One channel has been added (683 nm) to improve the retrieval of the fluorescence at 687 nm, as discussed below.

The products extracted from these data are fluorescence in O₂-A and O₂-B bands, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and Physiological Reflectance Index (PRI).

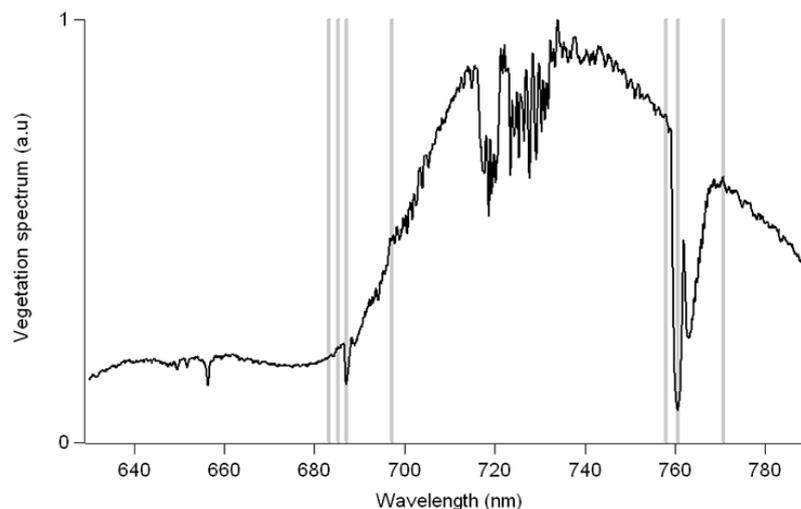


Figure III.3 : Radiance spectrum acquired on vegetation (sorghum field) at 8h local time. This spectrum uses the full range of the spectrometer. Vertical lines represent the wavelength positions of the channels used by TriFLEX to compute fluorescence.

<i>Spectrometer</i>	<i>Channel</i>		<i>Description</i>
	Wavelength (nm)	Width (nm)	
Sp2 (vegetation) & Sp3 (reference)	$\lambda_1 = 683.14$	0.49	O ₂ B off-band
	$\lambda_2 = 685.00$	0.69	O ₂ B off-band
	$\lambda_3 = 686.97$	0.1	O ₂ B in-band
	$\lambda_4 = 697.06$	0.9	O ₂ B off-band
	$\lambda_5 = 757.86$	0.54	O ₂ A off-band
	$\lambda_6 = 760.51$	0.8	O ₂ A in-band
	$\lambda_7 = 770.46$	0.89	O ₂ A off-band
Sp1	530.63	5.85	PRI
	569.02	6.27	PRI reference wavelength

Table III.1 : Channel wavelength and width of the TriFLEX instrument (Full Width Half Maximum). $\lambda_1, \dots, \lambda_4$ are used to retrieve fluorescence in the O₂B absorption band ; $\lambda_5, \dots, \lambda_7$ are used to retrieve the fluorescence in the O₂A absorption band.

Dynamic SNR optimization

Figure III.3 shows the spectrum of the reflected light measured over a sorghum field as seen by the spectrometer (i.e. not corrected by the instrumental function) using the full range of the spectrometer. It clearly shows that light reflected by vegetation has a high dynamic range, driven by the depth of the O₂-A absorption band, which ranges from 5 at 12:00 to 17 at 9:00.

The noise of the HR2000+ spectrometers (Sp2 and Sp3) has been found constant and independent of the radiance flux. It limits the accuracy of the depth determination, especially in the morning or in the evening, when the in-band absorption is important. As a result, the signal to noise ratio (SNR) depends linearly on the measured flux and can be improved by increasing the integration time up to the maximum acceptable by the spectrometer (14000 counts in practice). The optimum SNR would be obtained when each channel is acquired independently with an integration time corresponding to the full scale of the spectrometer. However, this method is not optimal regarding the repetition rate and the time correlation between channels. An acceptable compromise is to group channels into a small number of amplitude classes and acquire simultaneously all the channels of the same class. Therefore, we developed an algorithm included in the main program to manage automatically the integration time and the number of classes. The optimization algorithm starts by acquiring a first spectrum with no saturated pixels and divides the channels into classes according to their radiance level. Then for each class a spectrum is acquired with an integration time that maximizes the radiance of the class's channel. Saturation of the CCD is allowed for channel in the other classes but is limited to twice the saturation level of the CCD. By repeating this process from the first step, the program adapts automatically for any radiance change. Figure III.4 illustrates the SNR gain obtained with this method. The improvement is about a factor of 4 for O₂-B and 12.5 for O₂-A. As a result of the optimization algorithm, the frequency of measurement is >1 Hz when PAR >1000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (from 8h to 15h solar time, during summer days in Avignon).

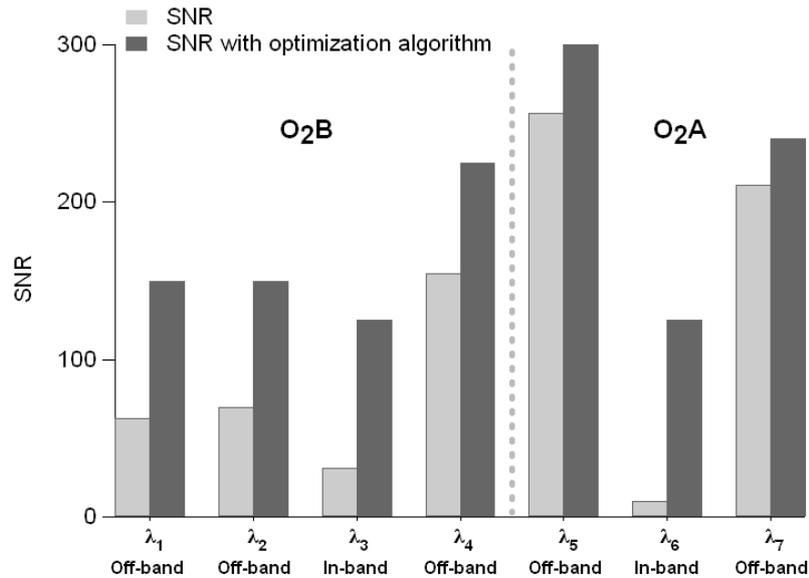


Figure III.4 : Improvement of Signal to Noise Ratio on vegetation for each channel. SNR is given without optimization (light grey) and with optimization algorithm activated (dark grey).

III.4. Measurement campaign

The first measurements using the fluorescence platform were done during the summer 2008. The target was a sorghum field (grain sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench cv. Solarius) of about 20 m x 20 m, planted on May 16th 2008 (doy 137) in one of the eastern fields (Figure III.1). The rows were oriented in a north-south direction, with an inter row distance of 0.45 m and a density of 22.5 plants.m⁻².

Measurements were made on fully-developed plants (1.2 m height) from July 31st 2008 (doy 213) to September 6th 2008 (doy 250). In order to generate physiological changes, the last day of watering was the 18th of July 2008 (doy 200). A water stress was expected to develop during the measuring period as a result of the dry summer.

Additional measurements

SIF emission spectra at canopy level are extremely difficult to measure in the field because of the presence of sun excitation at the emission wavelengths. As will be discussed further, the knowledge of the shape of the fluorescence emission spectrum is needed to retrieve the SIF level. We used emission spectra of full sun light leaf as a proxy for the canopy level emission. The spectra were acquired with a fluorimeter, called Leaf SpectroFluorimeter (LSF), already described (Moya *et al.*, 2006) in which the sun is used as the source of excitation. It is based on a portable spectrometer (HR 2000+, Ocean Optics, Idil, France) equipped with a high pass red filter (RG665, Schott, France) to select wavelengths only corresponding to Chl fluorescence. In the illumination system, the solar radiation was filtered by a low-pass filter (Corning 4.96, 5 mm) blocking excitation at $\lambda > 600$ nm. A plano-convex lens focuses the sun on the leaf in such a way that it compensates the light attenuation introduced by the filter and the optics. As a result, measurements were done at full sun light excitation. After fitting the leaf in the fluorimeter, measurements were performed after a light adaptation period of 10-15 minutes when a stationary state was reached. Raw emission spectra were corrected for the instrumental response function of the spectrometer and for the transmission of the red filter.

Chlorophyll content on sampled leaves of the more outstanding plants of the target were estimated using a SPAD 502 (Minolta, Ramsey, NJ).

III.5. Results

Figure III.5 shows an example of the diurnal variation of the radiance fluxes after correction by the integration time and calibration, during a day with alternations between clouds and sun spells. To extract fluorescence from the radiance signals by analysis of the in-filling of the atmospheric O₂ absorption bands, several parameters should be taken into account including fluorescence and reflectance spectral variations at the vicinity of the oxygen absorption bands and atmospheric corrections due to the air-mass between target on ground and the reference at 21 m above. Let us introduce first the fluorescence extraction algorithm.

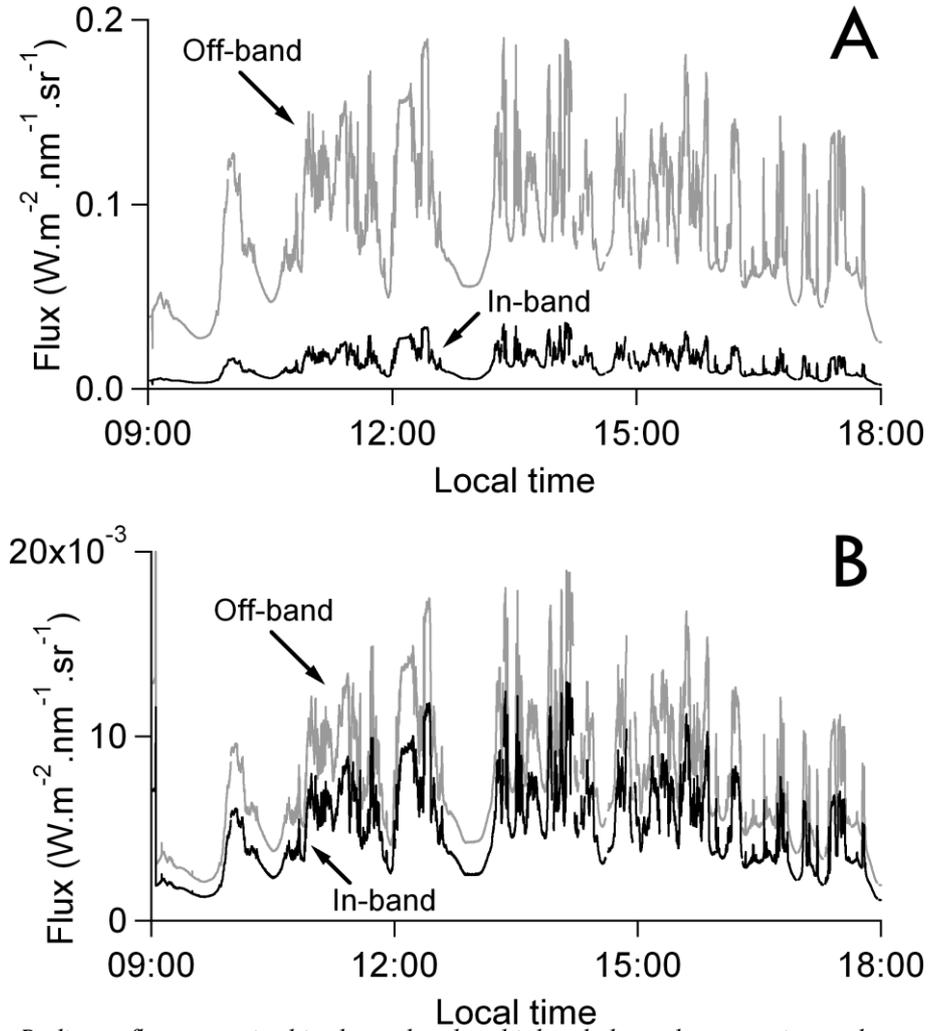


Figure III.5 : Radiance fluxes acquired in the outband and inband channel over grain sorghum. A : O₂-A band B : O₂-B band. (august 1st 2008, doy 214).

III.5.1. Fluorescence retrieval

In the following, all the targets (i.e. vegetation and reference panel) are considered as lambertian targets. At the ground level, the vegetation radiance can be described as:

$$L_i = \frac{\rho_i \times I_i}{\pi} + f_i \quad (\text{III.1})$$

Where the index i stands for a given wavelength in the vicinity of an oxygen absorption band,

ρ_i being the target reflectance, I_i the sun irradiance and f_i the sun-induced fluorescence.

In the *same* way, the reference radiance can be written as:

$$L'_i = \frac{\rho'_i \times I_i}{\pi} \quad (\text{III.2})$$

In order to *retrieve* I_i , the reference board reflectance ρ'_i , has been measured in laboratory. Combining (1) and (2) one can write for each channel:

$$L_i = \rho_i \times \frac{L'_i}{\rho'_i} + f_i \quad (\text{III.3})$$

where L_i, L'_i are measured and ρ_i, f_i are unknowns.

Let us consider first the case of the O₂-A band.

Case of the O₂-A band

It is worth noting that considering [equation III.3](#) for several values of i generates a system of n equations with $2n$ unknowns, n being the number of channels and which cannot be solved in the general case. We need additional information on the fluorescence and reflectance variation along the absorption band.

Fluorescence model. Fluorescence emission spectra at the canopy level under solar excitation were not available. We used a fluorescence emission spectrum recorded at leaf level using the setup previously described. [Figure III.6](#) presents two fluorescence emission spectra acquired during two different days. It shows that the slope of the emission spectrum is almost constant in the vicinity of the O₂-A band despite the fact that the fluorescence emission spectrum depends on several parameters including, chlorophyll concentration, light intensity and relative PSI/PSII contribution. This was previously reported for fluorescence emission spectra from different species in [Moya et al., 2006](#).

Several fluorescence emission spectra acquired on representative leaves of the sorghum field were averaged to generate a mean spectrum. Taking the fluorescence value corresponding to the in-band wavelength (760.51 nm), we expressed, by means of a multiplicative coefficient (K_i), the fluorescence measured in an out-band channel (f_i) in function of the fluorescence in-band (f_{IN}):

$$f_i = K_i \times f_{IN} \quad (\text{III.4})$$

where f_{IN} is the fluorescence in the absorption band to be retrieved.

This fluorescence model brings $n-1$ equations with 0 additional unknowns. Therefore, we obtained the following equation system:

$$\begin{cases} L_i = \rho_i \times \frac{L'_i}{\rho'_i} + f_i & , i \in \{1..n\} \\ f_i = K_i \times f_{IN} & , i \in \{1..n, i \neq IN\} \end{cases} \quad (\text{III.5})$$

This equation system is still underdetermined as we have $2n-1$ equations and $2n$ unknowns.

Reflectance model. The reflectance spectrum of vegetation is continuously generated by the TriFLEX sensor. We observed that at the canopy level, the reflectance spectrum in the vicinity of the O₂-A band is rather linear ([Figure III.6](#)). This led us to introduce a linear variation of reflectance and write

$$\rho(\lambda) = a + b \times \lambda \quad (\text{III.6})$$

This brings n equations and 2 unknowns, a and b . The equation system becomes:

$$\begin{cases} L_i = \rho_i \times \frac{L'_i}{\rho'_i} + f_i & , i \in \{1..n\} \\ f_i = K_i \times f_{IN} & , i \in \{1..n, i \neq IN\} \\ \rho_i(\lambda_i) = a + b \times \lambda_i & , i \in \{1..n\} \end{cases} \quad (\text{III.7})$$

This later system has $3n-1$ equation and $2n+2$ unknowns, and can be solved if $n = 3$. Therefore we need three channels (one in-band and two out-band) to calculate the fluorescence in the O_2-A band, whose wavelengths are given in [Table 1](#). The final explicit expression of fluorescence is shown in the appendix.

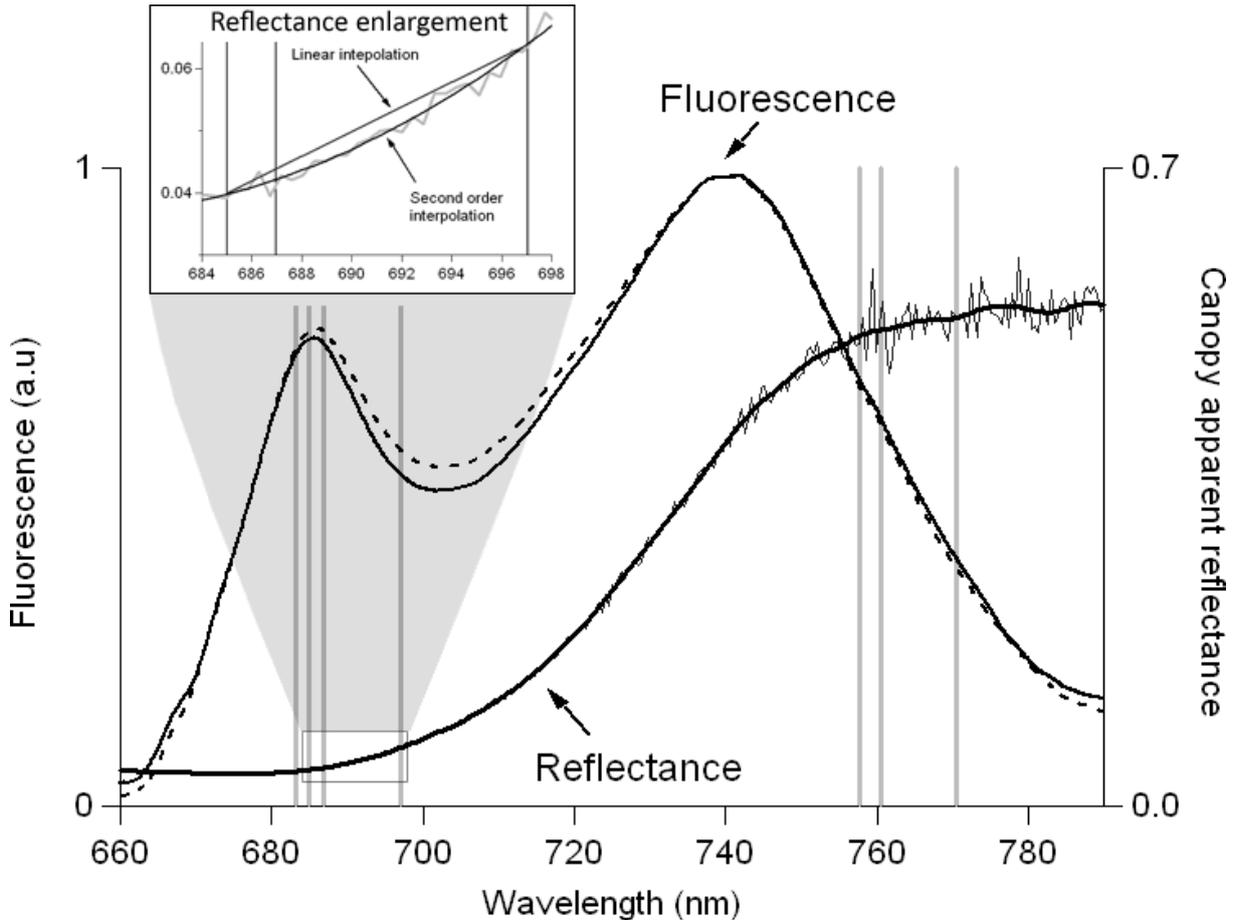


Figure III.6 : Fluorescence emission spectra of adaxial side of a grain sorghum leaf (arbitrary units) and apparent reflectance spectra at canopy level. The continuous curve is a fluorescence spectrum acquired on the 30th of august 2008 (doy 243) at 18h30 local time, (PAR: $764 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Chlorophyll content: 54.7 SPAD units). The dashed curve is a fluorescence spectrum acquired on the 27th of august 2008 (doy 240) at 17h local time, (PAR: $1244 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Chlorophyll content: 49.6 SPAD units). Vertical lines represent the channel used by TriFLEX.

Case of the O₂-B band

The method used for fluorescence retrieval in the O₂-B is similar to the one employed for O₂-A. Although the variability of fluorescence emission spectrum is greater in the red band, we used the same scheme for fluorescence model and defined multiplicative coefficients K_i based on the mean of the leaf fluorescence emission spectrum measured under sun light illumination. Indeed, in the vicinity of the O₂-B band, the measurement channels are spectrally very close. Thus, it seems reasonable to consider that, in this range of wavelengths, the shape of the fluorescence spectrum can be well characterized by constant multiplicative coefficients K_i .

The only change is for the reflectance model. The insert in [Figure III.6](#) clearly shows that a linear interpolation fails to fit the shape of the reflectance across the O₂-B absorption band. Therefore, we consider a parabolic model for the reflectance in the vicinity of the O₂-B band:

$$\rho(\lambda) = a + b \times \lambda + c \times \lambda^2 \quad (\text{III.8})$$

This model brings 3 unknowns and n equations. So the system for the O₂-B band can be solved if $n = 4$ (see expression of the solution in Appendix). Therefore four channels are needed to retrieve the fluorescence in the O₂-B band. The wavelength positions used are listed in [Table 1](#).

III.5.2. Atmospheric correction

Atmospheric corrections are performed to retrieve fluorescence at the ground level. The signal acquired on vegetation is corrected to compensate for the reabsorption of the atmosphere along the path vegetation-sensor, and the signal acquired on the reference board is corrected for the lack of absorption of incident light from the reference altitude to ground. The two measured signals were corrected from these effects using MODTRAN 4, which computes the two transmission factors ([Daumard et al., 2007](#)). The variation of fluorescence flux induced by this atmospheric correction is about 5% for the O₂-A absorption band and 1.3% in the O₂-B band.

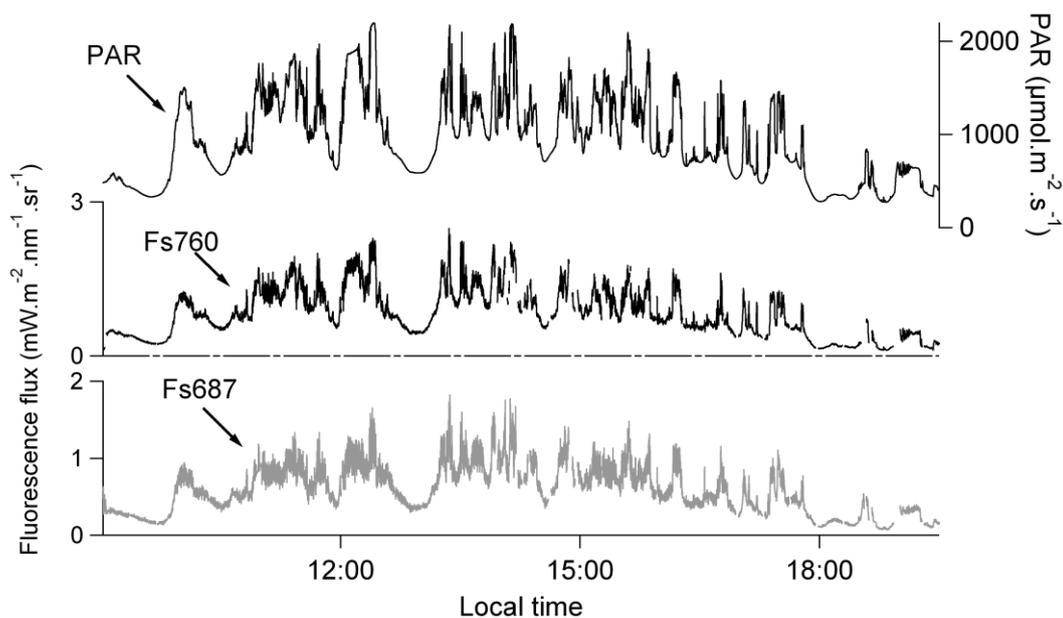


Figure III.7 : Diurnal cycle of PAR and fluorescence fluxes in both bands (Fs687 and Fs760) on grain sorghum. 1st of August (day 214).

III.5.3. Measurements

Figure III.7 shows an example of the diurnal variation of fluorescence fluxes over the sorghum field during day with alternations between clouds and sun spells. For both bands, one may observe the increase of fluorescence flux when light increased, as expected. However, most of the literature related to in vivo Chl-F refers to the fluorescence yield (i.e. ratio of the number of photons emitted by fluorescence to the number of absorbed photons). The fluorescence yield is considered as being tightly related to the photosynthetic electron transport rate (see Papageorgiou and Govindjee (2004) for a review). For a deeper analysis of the fluorescence parameter in passive chlorophyll fluorescence measurements, it is useful to introduce the fluorescence yield concept, which can be defined as:

$$\Phi_f = \frac{F_s}{APAR} \quad (\text{III.9})$$

where $APAR$ stands for the absorbed photosynthetic active radiation :

$$APAR = fAPAR \times PAR \quad (\text{III.10})$$

where PAR stands for the photosynthetic active radiation and $fAPAR$ for the amount of incident radiation intercepted by green leaves. Although PAR is continuously measured in our experiment, $APAR$ is not accurately known as it depends on the sun elevation and 3D structure of the vegetation. To better account for changes in light interception by chlorophyll, we used the radiance flux at 685 nm (border of the O_2 -B absorption band) as a proxy for $APAR$. This wavelength is strongly absorbed by vegetation. Consequently, for equivalent illumination the variation of fluorescence fluxes divided by radiance flux at 685 nm should be mainly linked to the variation of the fluorescence yield.

The fluorescence fraction is defined as the ratio of the fluorescence flux to the target radiance at 685 nm: $FF687 = F_s(687)/L(685)$ which represents the amount of fluorescence in the radiance of the vegetation at 685 nm. For the sake of comparison $FF760 = F_s(760)/L(685)$, but in this case it is not the amount of fluorescence in the radiance of the vegetation at 760 nm. FF also has the advantages that it uses two signals coming from the same instrument and the same target; as a result it presents a higher SNR compared to raw fluorescence signals.

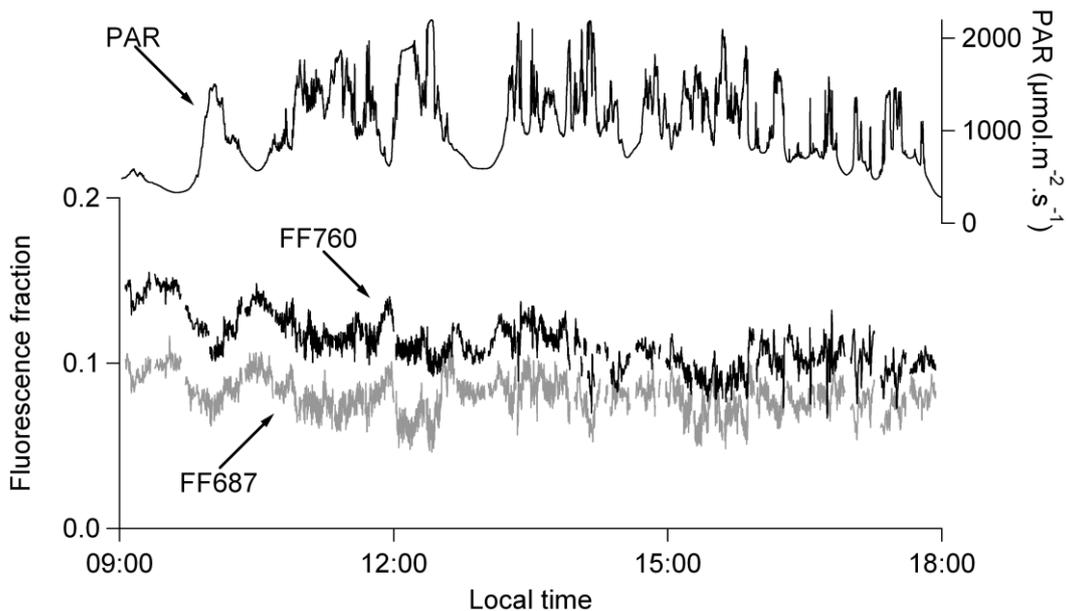


Figure III.8 : Diurnal cycle of PAR and fluorescence fraction in both bands ($FF687$ and $FF760$) on grain sorghum. 1st of august (doy 214).

Figure III.8 shows a diurnal cycle for both fluorescence fractions measured on the 1st of August 2008 (doy 214). This day was chosen because of the huge variations of the solar illumination observed due to the presence of clouds. We observed a good correlation between FF687 and FF760 during light changes. The two signals were of the same order of magnitude, although FF760 > FF687 for the entire day. We also observed that most of the fluorescence fractions variations were negatively correlated with the PAR variations.

In order to summarize the evolution of the signals during the campaign, fluorescence levels representative of full sunlight conditions have been extracted from diurnal cycles to produce time series of fluorescence. For each measurement day, we selected in the time window going from 11:20 to 12:05, solar time, a subtime-window of one minute long that have a mean PAR value of $1900 \pm 100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. In addition to fluorescence fractions, we calculated two vegetation indexes from the measured data :

$$NDVI = \frac{\rho(758) - \rho(685)}{\rho(758) + \rho(685)} \quad (\text{III.11})$$

and

$$PRI = \frac{\rho(531) - \rho(570)}{\rho(531) + \rho(570)} \quad (\text{III.12})$$

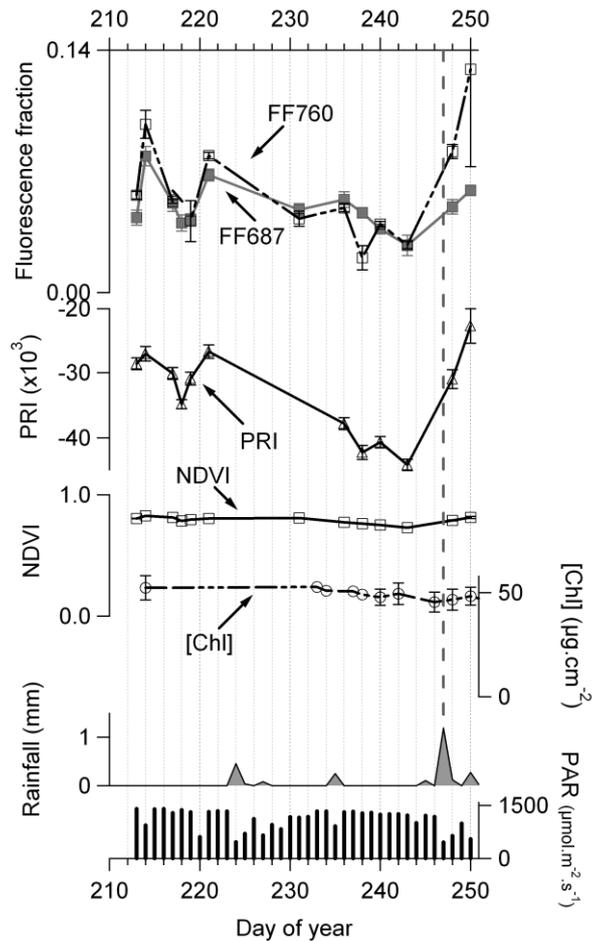


Figure III.9 : Time series of parameters acquired on grain sorghum (solar noon, see text). Fluorescence fraction in both bands (FF687 and FF760), NDVI, the Photochemical Reflectance Index (PRI), the Chlorophyll content ([Chl]), rainfall and mean Photosynthetically Active Radiation (PAR).

Figure III.9 presents the time series of the fluorescence fractions, PRI, and NDVI together with chlorophyll content, PAR and the rainfall. During the whole campaign, FF687 and FF760 stayed well correlated and tended to decrease with time, excepted at the end of the measuring period, where both signals increased. Interestingly PRI was also well correlated with fluorescence fractions, showing also a decrease followed by a marked increase at the end of the measuring period. The NDVI index maintained an almost constant value of 0.8 for the whole campaign, indicating the absence of any major change in the vegetation structure. This observation is supported by the chlorophyll content which remains at a high value ($48 \mu\text{g cm}^{-2}$) during the experiment. Rainfall events were rare except at the end of the measuring period.

As times series showed a static view of fluorescence properties of the sorghum field, we choose three days that represented the most extreme variation of the fluorescence and PRI parameters. Doy 214 represented the beginning, doy 243 the minimum of both PRI and fluorescence, and doy 248 the recovery at the end of the campaign.

Figure III.10 presents the variations of fluorescence flux (Fs) against PAR for these three days. We plotted only the data acquired from 11h to 15h, solar time. In all cases and for the two bands, we observed an increasing relationship between fluorescence fluxes and PAR, although that for PAR values $>1000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ data are scattered. Doy 214 showed the maximum slope, doy 243 the minimal value and doy 248 showed an incomplete recovery for both bands. A saturation effect for PAR values > 1300 is also present for doy 243.

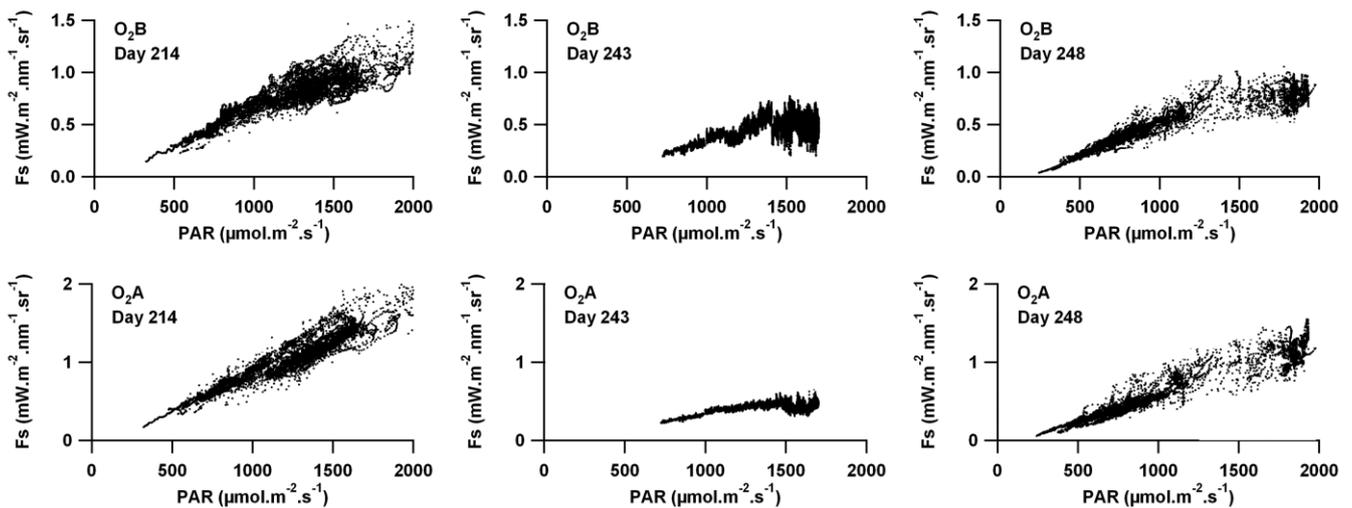


Figure III.10 : Fluorescence flux (Fs) versus PAR for three days: 214 no water stress, 243 maximal water stress effect, 248 after rainy days, reversion of water stress.

III.6. Discussion

The so-called PRI is based on reflectance changes in the green part of the spectrum:
$$PRI = \frac{\rho(531) - \rho(570)}{\rho(531) + \rho(570)}$$
, (Gamon *et al.*, 1992), where $\rho(531)$ and $\rho(570)$ represent the reflectance at 531 and 570 nm respectively, the latter wavelength being used as a reference. The physiological bases for changes in PRI began to be investigated in the 1990s. Under laboratory conditions, absorbance and reflectance changes centered near 531–535 nm have been related to ΔpH -mediated chloroplast shrinkage and to changes in the aggregation state of antenna pigment–protein complexes mediated by an accumulation of de-epoxidized forms of the xanthophyll cycle molecules (Morales *et al.*, 1990, Ruban *et al.*, 1993). At the canopy level, rapid vegetation reflectance changes around 531 nm (PRI changes) due to sudden changes in incident light could be sensed remotely and passively using dedicated instruments (Evain *et al.*, 2004, Louis *et al.*, 2005, Peguero-Pina *et al.*, 2008) or a portable radiometer.

The resulting changes of PRI were suggested to relate to chloroplast conformational changes associated with ΔpH and the de-epoxidation state of the xanthophyll cycle pigments (Gamon *et al.*, 1990). Thus, absorbance and reflectance changes around 531 nm have common origins. Evain *et al.*, (2004) showed that PRI correlates better with non-photochemical than with photochemical quenching and was a good indicator of stomata closure upon water shortage.

The TriFLEX sensor was specifically designed to measure, on the same target, the PRI index together with other fluorescence parameters. It can be observed from Figure III.9 that PRI decreases about 46% from first day of measurement to day 243. This decrease is interpreted as an increase of the energy dissipation mechanisms as a result of stomata closure induced by a water-stress. The reversion of this decrease after the rainy episode of day 247 strongly supports this view.

Time series of the fluorescence fractions (see Figure III.9) are also in line with the water stress hypothesis. Previous works at the leaf level (Flexas *et al.*, 2000, Flexas *et al.*, 2002) reported a decrease of the stationary fluorescence at noon when water-stress developed after withholding watering. This decrease parallels the decrease of PRI and was also attributed to the increase of non photochemical quenching as a result of stomata closure (Evain *et al.*, 2004). As the water stress increases, there is a progressive decline of both the maximum fluorescence value achieved and the PAR value at which this maximum is reached. The water stress was also suggested by a moderate leaf rolling detectable by visual inspection (not shown). As for PRI, a reversion of this decrease after the rainy episode of day 247 was also observed. Changes of the relationship between fluorescence flux and PAR shown in Figure III.10 are similar to those reported by Cerovic *et al.* (1996) and Flexas *et al.* (2000). They also indicate the increase of non-photochemical quenching for day 243, compared to the end or the beginning of the campaign.

It is worth noting that neither the chlorophyll content of leaves (almost constant with a value of $49.3 \pm 2.4 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) nor the NVDI index indicates a noticeable variation during the measuring campaign. This emphasizes the greater sensitivity of PRI and fluorescence parameters to physiological changes in the sorghum field than chlorophyll or NDVI. This raises the question of the redundancy between PRI and fluorescence.

PRI is strongly correlated with the de-epoxidation state of the xanthophyll cycle. Because xanthophylls-related thermal dissipation is often negatively related to leaf photochemistry, PRI has been generally shown in the literature to correlate with several fluorescence parameters like $\Delta F/F_m'$, NPQ, photosynthesis or stomatal conductance (for a review see Moya and Flexas, 2010). However, the PRI does not unequivocally reflect photosynthesis. This is illustrated by the extremely different PRI variations found in the literature (between -0.04 to +0.2) for similar variations in the de-epoxidation state of the xanthophylls. It is yet unclear what causes this variation, although it has been shown that PRI depends on the 3D structure of vegetation (Suarez *et al.*, 2008). Despite these potential pitfalls, there is a growing interest in PRI as the reflectance parameter that most dynamically tracks photosynthesis. The determination of PRI simply requires reflectance measurements in bands of 5-10 nm wide, which are easy to achieve.

Passive methods to retrieve F_s require reflectance measurements at very high spectral resolution (<1 nm) and high encoding accuracy. This makes F_s more difficult to determine than PRI. Fluorescence being a deactivation process directly in competition with the photochemical conversion, it may appear at first sight more tightly linked with photosynthesis than PRI. This is certainly the case for *variable* fluorescence. However, F_s is an extensive parameter which depends on both the fluorescence quantum yield and the absorbed PAR, which is not accurately known at canopy level. Fluorescence has however some specific advantages. First, F_s760 is not absorbed by the vegetation and can be used to estimate the absorbed PAR as proposed in (Moya *et al.*, 2004). Second, by measuring simultaneous F_s687

and Fs760, one may calculate the Fs687/Fs760 fluorescence ratio which contains an useful information on the chlorophyll content (Lichtenthaler *et al.*, 1990), although as for PRI, the 3D canopy structure also affects the fluorescence ratio, as shown in Moya *et al.*, (2006).

In our opinion, it is important to measure both PRI (together with the vegetation reflectance spectrum) and passive fluorescence at the same time as these parameters reflects complementary aspect of the vegetation optical response. That is exactly what the new sensor TriFLEX does.

These results have been obtained thanks to a new algorithm to retrieve Chl fluorescence from measurements in some specific channels of the whole radiance spectra. Their number, width and location were chosen for their pertinence in or out of the oxygen absorption band feature. The algorithm relies on two spectra models, one for fluorescence and the second one for reflectance. It allows one to obtain an explicit solution for the fluorescence without any iteration and does not require explicit computation of reflectance (see preceding section).

We compared the results obtained with our new algorithm with the predictions using the so-called Plascyk model or FLD method (Plascyk, 1975). This work assumed the constancy of both fluorescence and reflectance spectra of the target in the vicinity of the hydrogen absorption bands (H_α or H_β). This was valid because of the narrow band (H_α) used. However, making this assumption in the O_2 bands leads to inaccurate fluorescence estimations because the reflectance of vegetation is not constant. Accounting for the actual shape of the reflectance spectra Alonso *et al.* (2008) improved the Plascyk's FLD method to retrieve fluorescence in O_2 -A band. They introduced a correction coefficient that links in-band reflectance to off-band reflectance, using a spline interpolation. Although they improved the fluorescence retrieval, this method requires a continuous spectral sampling to interpolate the reflectance along the absorption feature. In this work, with real data at the canopy level, a linear model of reflectance was judged satisfactory in the O_2 -A band whereas a parabolic model was suitable for the O_2 -B band. Using these fluorescence and reflectance models rather than the usual Plascyk formulae gives a retrieved fluorescence about 45% and 8% lower in the O_2 -B and in the O_2 -A band respectively.

Conclusion

In this paper, we presented a new crane-based field platform for continuous passive fluorescence measurement at the canopy level. Thanks to the mobile crane, fields having different vegetation types or under different phenologic states can be compared during extended periods of time and under reproducible conditions. Furthermore, one of these fields is equipped with an eddy co-variance CO₂ flux sensor which would allow to compare direct CO₂ measurements with fluorescence flux.

The crane is equipped with a new passive sensor, TriFLEX, based on three commercial spectrometers, which acquires automatically several vegetation parameters including the reflectance spectrum in the 400-900 nm wavelength range, and the sun induced fluorescence flux at 687 nm and at 760 nm. The sensor automatically compensates the wide dynamics range of the vegetation radiance, allowing to optimize the SNR of the fluorescence signal during illumination changes. The nadir-viewing line of sight was chosen to better compare TriFLEX products with airborne fluorescence measurements. It is also worth noting the possibility to install an active fluorescence system (Lidar) in parallel with TriFLEX, on the same frame and measuring on the same target.

During the first test campaign, the ability of both PRI and fluorescence signals to early detect the occurrence of a reversible water stress of the sorghum field was demonstrated. Further studies will focus on the role of 3D structure on the fluorescence flux together with the study of bidirectional effects on both sun illumination and direction of observation.

Acknowledgements

We wish to acknowledge the support of the Programme National de Télédétection Spatiale (PNTS) through the “Plateforme de test pour capteurs de fluorescence satellitaires ou avionnées” project. Sébastien Champagne was granted by a CNES contract through a TOSCA (Terre, Océan, Surfaces Continentales, Atmosphère) program. Gerard and Denise Parlant are gratefully acknowledged for their helpful comments and grammar corrections.

References

- Alonso, L., Gómez-Chova, L., Vila-Francés, J., Amorós-López, J., Guanter, L., Calpe, J., & Moreno, J. (2008). Improved Fraunhofer Line Discrimination method for vegetation fluorescence quantification. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters*, 5 (4): 620-624.
- Berni, J., Zarco-Tejada, P., Suarez, L., & Fereres, E. (2009) Thermal and Narrowband Multispectral Remote Sensing for Vegetation Monitoring From an Unmanned Aerial Vehicle. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 47 : 722-738.
- Cerovic, Z.G., Goulas, Y., Gorbunov, M., Briantais, J.-M., Camenen, L. & Moya, I. (1996). Fluoresensing of water stress in plants : diurnal changes of the mean lifetime and yield of chlorophyll fluorescence, measured simultaneously and at distance with a τ -LIDAR and a modified PAM-Fluorimeter, in maize, sugar beet and kalanchöe. *Remote Sensing of Environment* 58 : 311-321.
- Corp, L.A., Middleton, E.M., McMurtrey, J.E., Campbell, P.K., & Butcher, L.M. (2006). Fluorescence sensing techniques for vegetation assessment. *Applied Optics*, 45:1023-1033.
- Daumard, F., Goulas, Y., Ounis, A., Pedros, R., & Moya, I. (2007). Atmospheric correction of airborne passive measurements of fluorescence. In 10th Intl. Symposium on Physical Measurements and Spectral Signatures in Remote Sensing (eds M.E. Schaepman, S. Liang, N.E. Groot, and M. Kneubühler), Intl. Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences, Vol. XXXVI, ISPRS, Davos (CH).
- Daumard, F., Goulas, Y., Champagne, S., Fournier, A., Ounis, A., Olioso, A., & Moya, I. (2011). Continuous monitoring of canopy level sun-induced chlorophyll fluorescence during the growth of a sorghum field. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, submitted.
- Evain, S., Camenen, L., & Moya, I. (2001). Three channels detector for remote sensing of chlorophyll fluorescence and reflectance from vegetation. *8 th International Symposium: Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing*, M. Leroy, Aussois. 395-400.
- Evain, S., Flexas, J., & Moya, I. (2004). A new instrument for passive remote sensing: 2. Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91:175-185.
- Flexas, J. Briantais, J.M., Cerovic, Z. Medrano, H., & Moya, I. (2000). Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grapevine leaves: A new remote sensing system. *Remote Sensing of Environment*, 73 : 283-297.
- Flexas, J., Escalona, J.M., Evain, S., Gulias, J., Moya, I., Osmond, C.B. & Medrano, H. (2002). Steady-state chlorophyll fluorescence (F_s) measurements as a tool to follow variations of net CO_2 assimilation and stomatal conductance during water-stress in C_3 plants. *Physiologia Plantarum* 114 : 231-240.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Bilger, W., Bjorkman, O., Fredeen, A.L., & Penuelas, J. (1990). Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia*, 85 (1): 1-7.

- Gamon, J.A., Penuelas, J., & Field, C.B. (1992). A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 41:35-44.
- Lichtenthaler, H.K., Hak, R., & Rinderle, U. (1990). The chlorophyll fluorescence ratio F690/F730 in leaves of different chlorophyll content. *Photosynth. Research*, 25 : 295-298.
- Link, F. (1951). Variations lumineuses de la Lune. *Bulletin Central Astronomique Institut Czechoslovakia*, 2 : 131-133.
- Louis, J., Ounis, A., Ducruet, J.M., Evain, S., Laurila, T., Thum, T., Aurela, M., Wingsle, G., Alonso, L., Pedros, R., & Moya, I. (2005). remote sensing of sunlight-induced chlorophyll fluorescence and reflectance of Scots pine in the boreal forest during spring recovery. *Remote Sensing of Environment*, 96 : 37-48.
- Meroni, M., & Colombo, R. (2006). Leaf level detection of solar induced chlorophyll fluorescence by means of a subnanometer resolution spectroradiometer. *Remote Sensing of Environment*, 103 : 438-448.
- Meroni, M., Rossini, M., Picchi, V., Panigada, C., Cogliati, S., Nali, C., & Colombo, R. (2008a). Assessing Steady-state Fluorescence and PRI from Hyperspectral Proximal Sensing as Early Indicators of Plant Stress: The Case of Ozone Exposure. *Sensors*, 8:1740-1754.
- Meroni, M., Panigada, C., Rossini, M., Picchi, V., Cogliati, S., & Colombo, R. (2008b) Using optical remote sensing techniques to track the development of ozone-induced stress. *Environmental Pollution*, 157 (5): 1413-1420.
- Middleton, E., Corp, L., Daughtry, C., & Campbell, P. (2006). Chlorophyll Fluorescence Emissions of Vegetation Canopies From High Resolution Field Reflectance Spectra. *Geoscience and Remote Sensing Symposium, IGARSS 2006*.
- Morales, F., Abadia, A., & Abadia, J. (1990). Characterization of the Xanthophyll Cycle and Other Photosynthetic Pigment Changes Induced by Iron Deficiency in Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology*, 94 : 607-613.
- Moya, I., Camenen, L., Latouche, G., Mauxion, C., Evain, S., & Cerovic, Z.G. (1999). An instrument for the measurement of sunlight excited plant fluorescence. In G. Garab (Eds.), *Proceeding of the XIth International Congress on Photosynthesis*, 5: 4265-4370. Dordrecht : Kluwer academic publishing.
- Moya, I., Camenen, L., Evain, S., Goulas, Y., Cerovic, Z.G., Latouche, G., Flexas, J., & Ounis, A. (2004). A new instrument for passive remote sensing 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91:186-197.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A., & Goulas, Y. (2006). First airborne multiwavelength passive chlorophyll fluorescence measurements over La Mancha (Spain) fields. *2nd International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing: RAQRS'II*, 25-29th September 2006, Torrent (Valencia)-Spain.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A. & Goulas, Y. Sun-induced chlorophyll fluorescence at 687 nm and 760 nm: comparison of airborne and ground measurements. *Remote Sensing of Environment*, submitted for publication.
- Moya, I., & Flexas, J. (2010). Terrestrial photosynthesis in a changing environment. The molecular, physiological and ecological bases of photosynthesis driving its response to

- the environmental changes. *Remote sensing of photosynthesis.*, J. Flexas, F. Loreto, and H. Medrano, Cambridge University.
- Papageorgiou, G.C. & Govindjee (2004). Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, Springer Netherlands.
- Peguero-Pina, J.J, Morales, F., Flexas, J., Gil-Pelegrin, E., & Moya, I. (2008). Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index (PRI) and de_oxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Oecologia*, 156 : 1-11.
- Pérez-Priego, O., Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Sepulcre-Cantó, G., & Fereres, E. (2005). Detection of water stress in orchard trees with a high-resolution spectrometer through chlorophyll fluorescence In-Filling of the O₂-A band. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43: 2860–2869.
- Plascyk, J.A. (1975). The MK II Fraunhofer line discriminator (FLD-II) for airborne and orbital remote sensing of solar simulated luminescence. *Optical Engineering*, 14:339-346.
- Plascyk, J.A., & Gabriel, F.C. (1975). The Fraunhofer Line Discriminator MKII-An Airborne Instrument for Precise and Standardized Ecological Luminescence Measurement. *IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement*, 24 : 306-313.
- Prévot, L., Champion, I., & Guyot, G. (1946). Estimating surface soil moisture and leaf area index of a wheat canopy using a dual-frequency (C and X bands) scatterometer. *Remote Sensing of Environment*, 46 : 331-339.
- Rascher, U., Agati, G., Alonso, L., Cecchi, G., Champagne, S., Colombo, R., Damm, A., Daumard, F., de Miguel, E., Fernandez, G., Franch, B., Franke, J., Gerbig, C., Gioli, B., Gómez, J.A., Goulas, Y., Guanter, L., Gutiérrez-de-la-Cámara, Ó., Hamdi, K., Hostert, P., Jiménez, M., Kosvancova, M., Lognoli, D., Meroni, M., Miglietta, F., Moersch, A., Moreno, J., Moya, I., Neininger, B., Okujeni, A., Ounis, A., Palombi, L., Raimondi, V., Schickling, A., Sobrino, J.A., Stellmes, M., Toci, G., Toscano, P., Udelhoven, T., Van Der Linden, S., & Zaldei, A. (2009). CEFLES2: the remote sensing component to quantify photosynthetic efficiency from the leaf to the region by measuring sun-induced fluorescence in the oxygen absorption bands. *Biogeosciences Discussion*, 6: 2217-2266.
- Ruban, A.V., Young, A.J., & Horton, P. (1993). Induction of Nonphotochemical Energy Dissipation and Absorbance Changes in Leaves (Evidence for Changes in the State of the Light-Harvesting System of Photosystem II in Vivo). *Plant Physiology*, 102:741-750.
- Suarez, L., Zarco-Tejada, P.J., Sepulcre-Canto, G., Pérez-Priego, O., Miller, J., Jiménez-Muñoz, J., & Sobrino, J. (2008). Assessing canopy PRI for water stress detection with diurnal airborne imagery. *Remote Sensing of Environment*, 112: 560-575.
- Zarco-Tejada, P.J., Suarez, L., Berni, J., Sepulcre-Canto, G., Morales, F., & Miller, J. (2009). Imaging chlorophyll fluorescence with an airborne narrow-band multispectral camera for vegetation stress detection. *Remote Sensing of Environment*, 113: 1262-1275.

Continuous monitoring of canopy level sun-induced chlorophyll fluorescence during the growth of a sorghum field

Fabrice Daumard, Yves Goulas, Sébastien Champagne, Antoine Fournier, Abderrahmane Ounis, Albert Olioso and Ismaël Moya

Abstract :

A field-platform dedicated to fluorescence measurements (INRA, Avignon, France) was used to monitor the fluorescence emission of a sorghum-field during its growing period. The measurements were performed continuously at the canopy level, from seeding to maturity. A passive instrument based on three spectrometers (Daumard *et al.*, 2010) was used to monitor the evolution of fluorescence fluxes and vegetation indexes such as PRI and NDVI. Fluorescence fluxes were retrieved from radiances, using the filling-in of the atmospheric oxygen absorption bands, at 687 and 760 nm. In parallel, leaf-fluorescence spectra, canopy height and leaf-chlorophyll contents were acquired during the growth.

Both PRI and NDVI indexes varied with the development of the sorghum field: we observed that NDVI was more sensitive during the early stage of the growth. However NDVI saturates before the PRI index. Fluorescence fluxes at 687 nm (Fs687) and 760 nm (Fs760) showed an overall increase: Fs687 increased more rapidly at the beginning of growth but trends to saturate while Fs760 still increase.

During the growth, the Fs687/Fs760 ratio at the canopy level is found lower than at leaf level. At canopy level, the ratio decreased when the leaf-chlorophyll content increases. A decrease was also observed at leaf level with a lower extend. This more important decrease of the fluorescence ratio at canopy level is attributed to a reabsorption of red fluorescence (Fs687) during its transfer through the canopy layers.

In the context of forthcoming large-scale remote sensing application, the modification of the leaf-level fluorescence emission by the structure of the canopy observed in this article is one of the major issues that must be addressed to interpret the fluorescence signal.

Keywords:

Sun-induced fluorescence, vegetation remote sensing, oxygen absorption bands

Introduction

Terrestrial vegetation is strongly coupled to atmospheric process through energy, water and carbon exchange. In the context of climate change forecasting and environmental degradation assessment, there is a strong need to collect data on vegetation status from medium to large scales. Practically, this can only be done by using remote sensing techniques. In the last decades, spectroscopic methods in the visible and near infrared domain have been the subject of intense research oriented towards the assessment of vegetation status from space. Because of chlorophyll absorption, green leaves reflect a small proportion of the incoming radiation in the red and a high proportion in the near infrared bands (Guyot, 1990). One of the most commonly used index, the NDVI (Bannari *et al.*, 1995, Rouse *et al.*, 1974), is based on this contrast.

Another proposed index is the PRI. This index uses two spectral bands in the green to track reflectance changes near 531 nm, associated with the de-epoxidation of the violaxanthin pigment into zeaxanthin that takes place under conditions of excess light (Gamon *et al.*, 1992). Evain *et al.* (2004) showed that PRI correlates better with non-photochemical quenching, related to dissipation of energy excess, than with photochemical quenching (e.g. photosynthesis activity) and was a good indicator of stomata closure upon water shortage. Indeed, PRI has been considered as a potential indicator of water stress (Goerner *et al.*, 2009, Peguero-Pina *et al.*, 2008, Suarez *et al.*, 2009, Suarez *et al.*, 2008) or Light Use Efficiency (LUE) (Cheng *et al.*, 2006, Drolet *et al.*, 2008).

In addition to light reflection, plants emit a small fraction of the absorbed radiation as chlorophyll fluorescence (Chl-F). This emission originates directly from chlorophyll-a pigments and takes place just between absorption and photochemical conversion. Among all visible radiation that can be detected from our environment, Chl-F provides an unambiguous signature of chlorophyll on the Earth surface, and its potential for remote sensing applications is the subject of a number of studies around the world (see Malenovský *et al.*, 2009 for a recent review). Since Chl-F is produced by a mechanism directly in competition with photochemical conversion, the fluorescence yield has long been used, for monitoring the photosynthetic electron transfer flow at leaf level (for a review of fluorescence applications see Papageorgiou and Govindjee, 2004).

At canopy level, sun-induced fluorescence is commonly evaluated using the FLD (Fraunhofer Line Discrimination) principle (Plascyk and Gabriel, 1975) adapted to the atmospheric oxygen absorption bands (Moya *et al.*, 1999, Meroni *et al.*, 2009, Daumard *et al.*, 2010). Highly reproducible airborne vegetation fluorescence measurements have been performed using this method (Moya *et al.*, 2006) and applications from space are foreseen (Drusch *et al.*, 2008, Moya and Flexas, 2010).

However, at canopy scale, others sources of variation will interfere with photosynthetic variable fluorescence. They include vegetation density, canopy structure, leaf pigment content, as well as atmospheric conditions. A possible way to study the effects of these parameters is to follow the evolution of fluorescence signals at canopy level during the growth of a crop from seeding to mature state in absence of any particular stress. In this work, we used the newly available fluorescence field platform equipped with a multispectral sensor for passive measurements of canopy reflectance, fluorescence and PRI (Daumard *et al.*, 2010).

The aims of the study were:

- to evaluate the potential of vegetation Chl-F as an indicator of canopy development,
- to compare Chl-F with others optical indices such as NDVI and PRI, during canopy growth

- to investigate the impact of biophysical and structural parameters on red to near infrared Chl-F ratio.

III.7. **Materials and method**

The fluorescence platform is located at the INRA site of Montfavet, near Avignon, in the South of France (43°55'3.24''N, 4°52'46.60''E) and has been extensively described in [Daumard *et al.*, \(2010\)](#). This platform is dedicated to long-term measurement of vegetation fluorescence over different crops with a nadir viewing. The sensor, called TriFLEX, is installed at the end of the 24 m long jib of a mobile crane that can be moved along a 100 m long railway between different agricultural crops. The height of the crane is 21 m.

TriFLEX is a passive fluorosensor that measures sun induced fluorescence in the oxygen absorption bands O₂A and O₂B (for a review on the use of solar absorption bands for fluorescence detection see [Meroni *et al.*, 2009](#)). The detailed functioning of TriFLEX has been described in [Daumard *et al.*, \(2010\)](#). In short, TriFLEX uses two identical spectrometers (HR2000+, Ocean Optics, Dudenin, FL, USA) to get simultaneously irradiance and sample radiance spectra in the chlorophyll emission bands (630nm - 815nm with a spectral resolution of 0.5 nm (FWHM) and a 0.09 nm/pixel encoding resolution). A third spectrometer (Ocean Optics, Dudenin, FL, USA) measures vegetation radiance on a large spectral range (300nm - 900nm, 50µm entrance slit, FWHM ~ 2 nm). The signals are acquired continuously with a mean sampling rate of about 1 Hz. The measured area on ground is a 2 m diameter circle. The spectrometers have been wavelength calibrated with a spectral lamp (Cal-2000-Bulb, Micropack, DE), also used to determine the spectral instrumental response functions. Radiometric calibration has been done, using a black body (LI-COR 1800-02, Li-Cor inc., Lincoln, NE, USA).

In order to get measurements comparable with those made by AIRFLEX ([Moya *et al.*, 2006](#)), TriFLEX uses several channels to retrieve the fluorescence. The central wavelengths and widths of these channels are listed in [table III.2](#). They have been chosen to optimise the signal to noise ratio and defined according to the AirFlex instrument. Importantly, one new channel at 683 nm has been added to improve the reflectance model used in the fluorescence retrieval algorithm, as it was discussed in [Daumard *et al.*, \(2010\)](#).

The sorghum was planted on July 31th 2008 (day 0) at a density of 800 plants by square meter on a 20 m x 20 m surface. It was regularly watered during its whole growth as specified in [Figure III.15](#) and maintained in healthy condition. Measurements were carried out during 36 days, from August 2nd 2008 to September 7th 2008. This final date was set following a strong rain period which laid down the crop. The strong wind do not allowed to maintain the jib in the measuring position and forced us to stop the experiment.

Leaf chlorophyll content was measured each day with a SPAD 502 (Minolta, Ramsey, NJ) on 10 leaves sampled among the most representative leaves near the target. Canopy height was also measured periodically.

Stationary fluorescence (F_t) was measured during the day near TriFLEX target, under different light intensities with a pulse amplitude modulation fluorometer (PAM-2000, Walz, Effeltrich, Germany) according to [Genty *et al.*, 1989](#). Leaves were measured without changing their natural position and orientation. The maximum fluorescence yield F_m'₀, generated after application of a saturating white light pulse, was also measured to calculate the ΔF/F_m'₀ (photochemical yield), where ΔF=F_m'₀-F_t.

Fluorescence emission spectra at the leaf level were acquired under Sun-light illumination with the Leaf SpectroFluorimeter (LSF) described in [Moya *et al.*, 2006](#). The LSF is based on a portable spectrometer (HR 2000+, Ocean Optics, Idil, France) equipped with a high pass red filter (RG665, Schott, France). The source of excitation is the sun light through

a blue filter (Corning 4.96, 5 mm). A plano-convex lens focuses the sun on the leaf in such way that it compensates the light attenuation introduced by the filter and the optics. As a result, measurements were done at full sun light excitation. Measurements were performed after a light adaptation period of 10-15 minutes when a stationary state was reached. Raw emission spectra were corrected for the instrumental response function of the spectrometer and for the transmission of the red filter.

In addition to PAR measurements made with the PAM 2000 clamp, Photosynthetically Active Radiation was continuously measured with a quantum-meter (JYP 1000, SDEC France) fixed above the TriFLEX instrument. As described in [Daumard *et al.* \(2010\)](#), a webcam placed near the optical head takes pictures of the vegetation target and its surrounding every 5 minutes while TriFLEX is in operation.

<i>Channel</i>		<i>Description</i>
Wavelength (nm)	Width (nm)	
683.14	0.49	O ₂ B off-band
685.00	0.69	O ₂ B off-band
686.97	0.1	O ₂ B in-band
697.06	0.9	O ₂ B off-band
757.86	0.54	O ₂ A off-band
760.51	0.8	O ₂ A in-band
770.46	0.89	O ₂ A off-band
530.63	5.85	PRI
569.02	6.27	PRI reference wavelength

Table III.2 : Channel wavelength and width of the TriFLEX instrument (Full Width Half Maximum).

Fluorescence Retrieval

Fluorescence retrieval was performed according to the method described in [Daumard *et al.* \(2010\)](#). An evaluation of this method can be found in [Daumard \(2010\)](#). This method requires a vegetation spectral reflectance model and a fluorescence emission model to define a system of linear equations from which the fluorescence in the absorption band (f_{IN}) can be retrieved. The [equation III.13](#) presents this system for the O₂-B band:

$$\begin{cases} L_i = \rho_i \times I_i + f_i \\ f_i = K_i \times f_{IN} \\ \rho_i(\lambda_i) = a + b \times \lambda_i + c \times \lambda_i^2 \end{cases} \quad (\text{III.13})$$

where L_i is the measured radiance, ρ_i being the vegetation reflectance, I_i the sun irradiance and f_i the fluorescence at the corresponding wavelength index defined by i (see [table III.2](#)),

The fluorescence emission model ($f_i = K_i \times f_{IN}$) is based on spectra acquired with the LSF instrument every two days during the campaign. The model coefficients (K_i) were computed from these measurements. The spectral reflectance model ($\rho_i(\lambda_i) = a + b \times \lambda_i + c \times \lambda_i^2$) is a second order polynomial that models the reflectance in

the vicinity the O₂B band. This model is chosen linear in the vicinity of the O₂A band ($\rho_i(\lambda_i) = a + b \times \lambda_i$). The sun irradiance is obtained by measuring on a reference panel.

Atmospheric corrections were necessary to retrieve fluorescence at the ground level. The signal acquired on vegetation was corrected to compensate for the absorption caused by atmosphere along the path from vegetation to the sensor. Correction is achieved using MODTRAN 4 (Daumard *et al.*, 2007). The variation of fluorescence flux induced by this atmospheric correction is about 5% for the O₂-A absorption band and 1.3% in the O₂-B band.

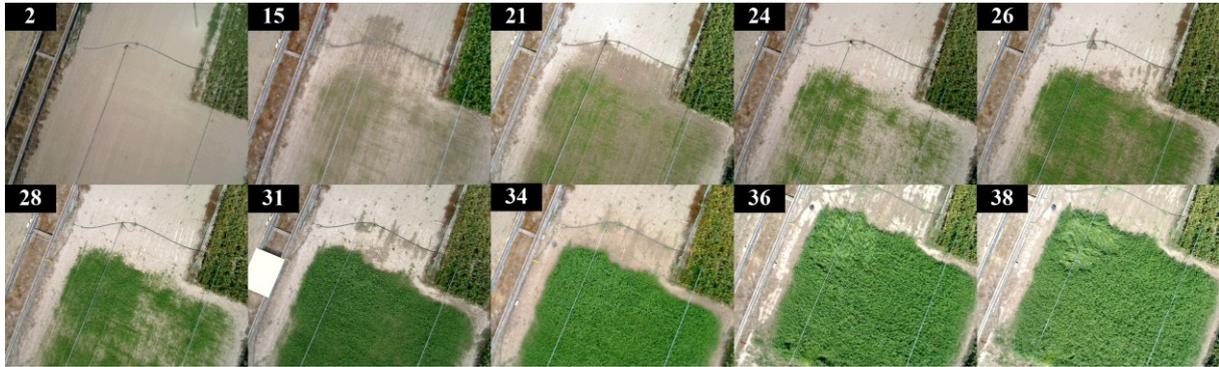


Figure III.11 : Sorghum pictures taken from the top the crane, showing crop development as a function of the number of days after seeding.

III.8. Results

Figure III.11 shows a sequence of pictures taken by the TriFLEX webcam at the top of the crane every 2 or 3 days, which illustrates the development of the crop. It can be seen that from a nadir view the complete greenness of the crop surface is reached between the 28th and the 31st day after seeding.

III.8.1. Diurnal cycles of fluorescence signals

Figure III.12 shows an example of the diurnal variation of fluorescence fluxes over the sorghum field for the 7th of September (day 38). Due to the shade produced by the surrounding trees, the useful measuring period was restricted to the time interval between 10:30 and 18:00 local time. In addition around 14:00, a period without measurement lasting 40 min occurred because the crane was moved to another place. As it can be seen from the PAR evolution (Figure III.12.A), the major part of the day was sunny, excepted at the end of the cycle where cloudy periods are observed. Figure III.12.B shows the diurnal variation of fluorescence fluxes (Fs) in O₂A (Fs760) and O₂B (Fs687) bands over the sorghum field for the same day. Except for the cloudy period this diurnal cycle is representative of others diurnal cycle obtained along the campaign; both Fs687 and Fs760 closely track PAR variations, although Fs760 is twice the Fs687 signal. At the leaf level, a relative fluorescence yield can be defined as the ratio of the emitted light to the absorbed radiation. This parameter has long been shown to be tightly link to the photosynthetic activity (Walker *et al.*, 1983) but, using remote sensing techniques, the absorbed radiation cannot be directly measured. However, we can use an *apparent* fluorescence yield by dividing fluorescence fluxes by the incoming irradiance. Fluorescence fluxes are expressed as a spectral density of radiance in W.m⁻².sr⁻¹.nm⁻¹ and can be converted in quanta units in μmoles.m⁻².s⁻¹.sr⁻¹.nm⁻¹ using:

$$F_s [\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}] = \frac{\lambda \times 10^6}{h \times c \times N_A} F_s [W.\text{m}^{-2}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}] \quad (\text{III.14})$$

where λ is the wavelength, h the Planck constant, c the speed of light and N_A the Avogadro constant in SI units.

The ratio of Fs to the PAR would then give the probability of a photon emission per unit of wavelength and per steradian at a given illumination. By multiplying this quantity by π steradians, we define the apparent spectral fluorescence yield (ASFY, Louis *et al.*, 2006) of the canopy according to the following expression:

$$\text{ASFY} [\text{nm}^{-1}] = \frac{\pi \times F_s [\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}]}{\text{PAR} [\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}]} \quad (\text{III.15})$$

Figure III.12.C shows the diurnal variation of ASFY in the two oxygen bands. Unlike Fs, ASFY at 687 nm and 760 nm are almost constant during the day. However ASFY760 drops suddenly under cloudy conditions. The effect is similar for ASFY687 but of smaller amplitude.

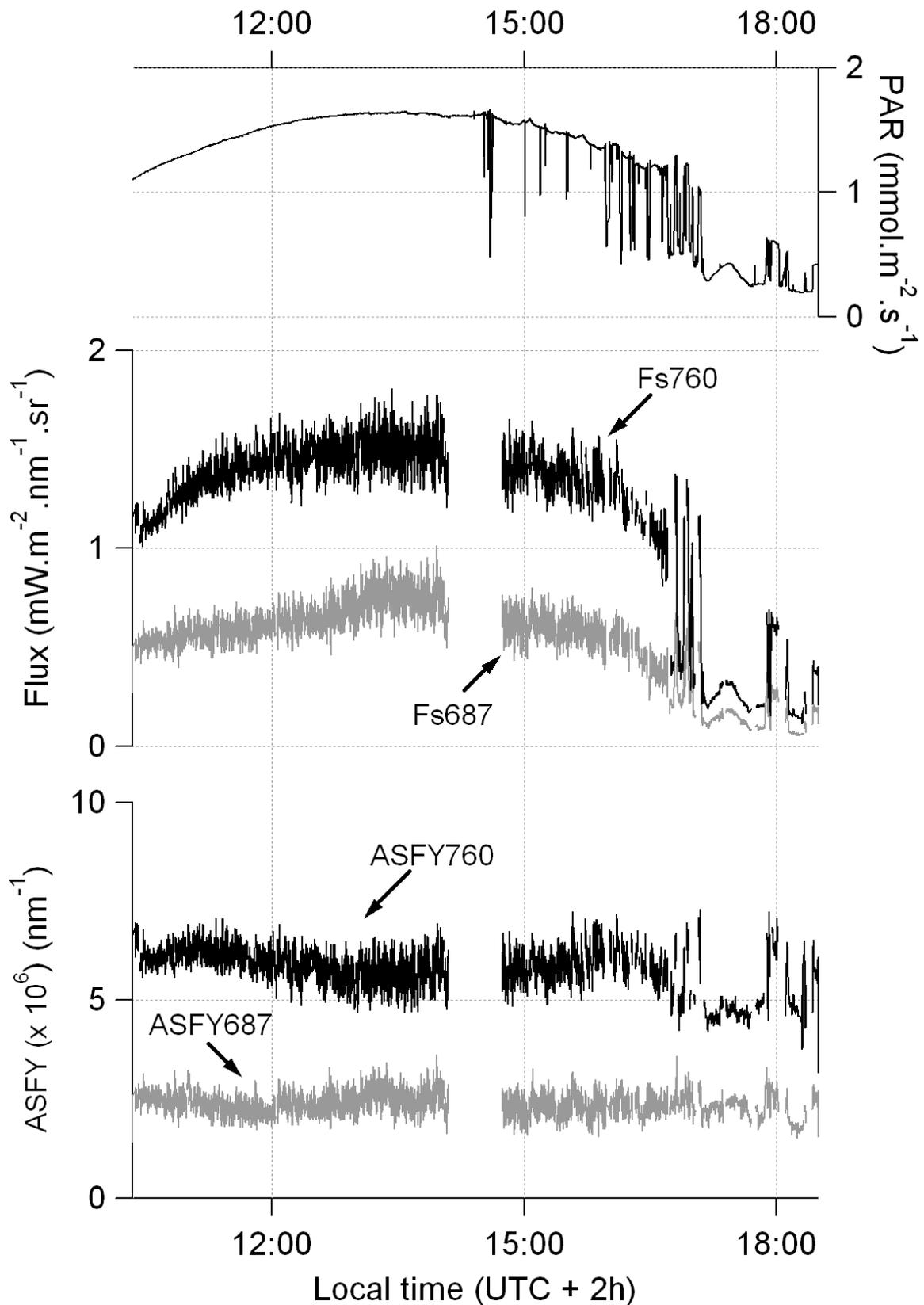


Figure III.12 : Diurnal cycle of fluorescence signals recorded by TriFLEX on 7th of September 2008 (day 38). *A* : Photosynthetically Active Radiation (PAR), *B* : spectral fluorescence radiance at 687 (Fs687) and 760 nm (Fs760), *C* : Apparent spectral fluorescence yield (ASFY) of the canopy obtained by dividing spectral fluorescence emittance expressed in $\mu\text{moles photons.m}^{-2}$ by PAR.

It is interesting to compare ASFY variations to the fluorescence leaf properties obtained with the PAM instrument. We measured a large number of attached leaves in different light climates as described in the methods [Figure III.13.A](#) shows the F_s -PAR relationship. A mean value of 0.3 ± 0.04 s.d. was obtained which stays almost unchanged during the growth period.

The $\Delta F/F_m'$ were $\Delta F = (F_m' - F_t)$ parameter was also measured with F_m' the maximum chlorophyll fluorescence level during a short saturating flash. [Figure III.13.B](#) shows that $\Delta F/F_m'$ continuously decreased from a value of 0.7 at low irradiance to ≈ 0.3 under high light. Almost the same curves were obtained during other sunny days during the campaign in spite the sampled leaves were different, which proves the good homogeneity of the sorghum field. The accumulation of long-term non photochemical quenching due to stress leads to a modification of the relationship between $\Delta F/F_m'$ and PAR ([Flexas et al., 2000](#)) : for the same PAR, afternoon values are lower than morning ones. Here, morning and afternoon data are not distinguishable, denoting the absence of long term non photochemical quenching

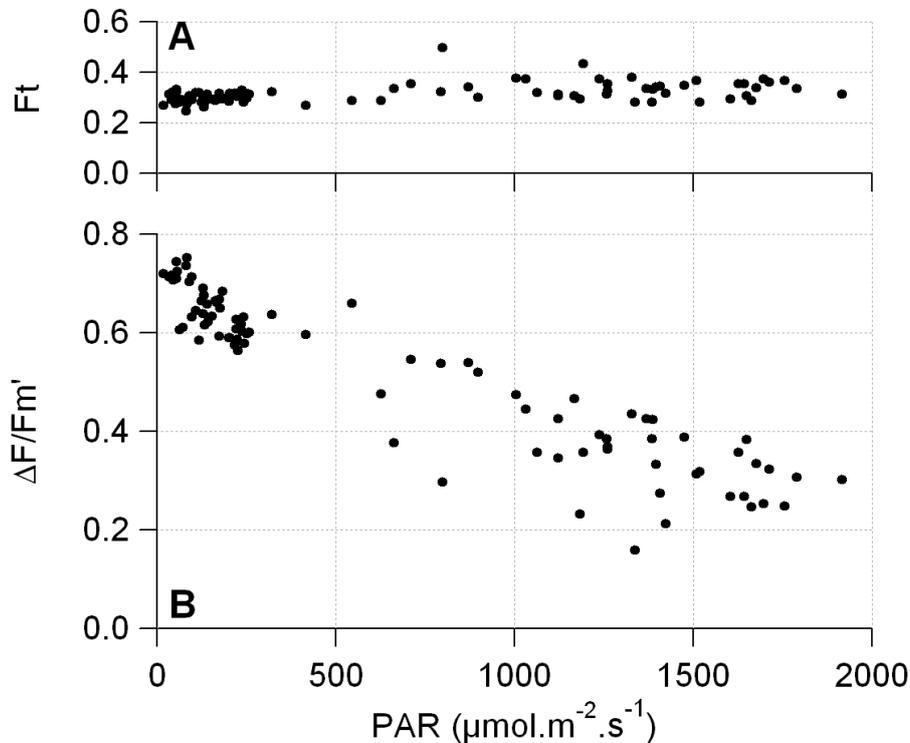


Figure III.13 : *A* : Stationary fluorescence versus PAR measured with a PAM 2000 fluorimeter during a sunny day (day 38) on a sorghum field. Results of sampled leaves at different moments of the day have been plotted together. *B* : The $\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$ parameter plotted against PAR, where F_m' is the maximum chlorophyll fluorescence level during a short saturating flash. This parameter reflects the operational efficiency of Photosystem II ([Baker and Oxborough, 2004](#)). Morning and afternoon data are not distinguishable, denoting the absence of long term non photochemical quenching.

III.8.2. Time series

Diurnal cycles of fluorescence were acquired on a daily basis during sorghum growth. Fluorescence levels acquired with comparable illumination conditions have been extracted from diurnal cycles to produce time series of fluorescence. To achieve this, for each day we selected in the time window going from 11:40 to 12:20, solar time, a subtime-window of one minute during which the mean PAR value is $1800 \pm 100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. This fluorescence level is taken as representative of the day.

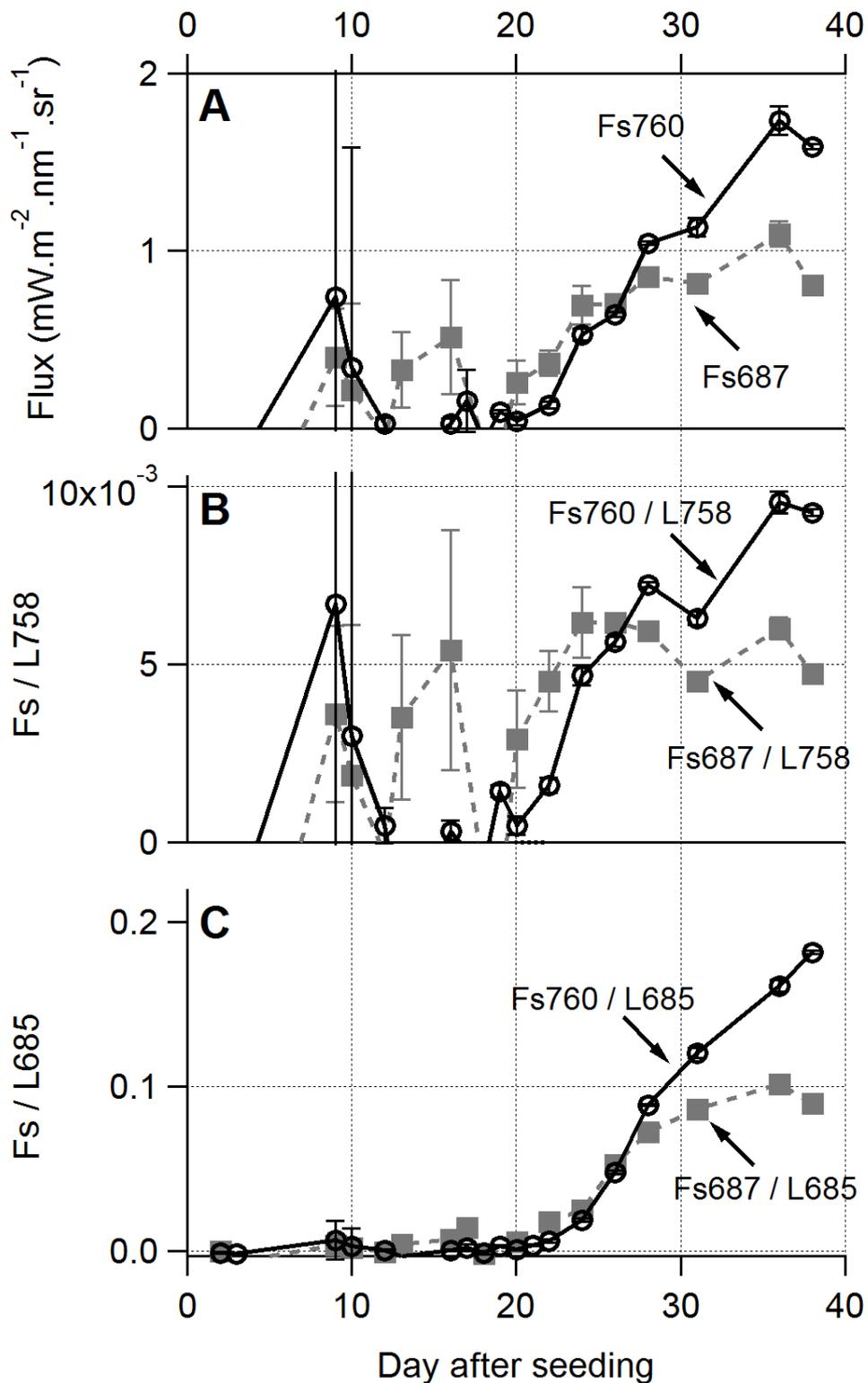


Figure III.14 : Time series of fluorescence indexes during the course of sorghum growth as a function of day after seeding (Fluorescence indexes are extracted from diurnal cycle by integrating over a time window of one minute, error bars are standard deviations). The noise observed at the beginning of the time series are due to instrumental errors which were fixed during the campaign. **A :** Fluorescence flux at 687 and 760 nm in $W.m^{-2}.sr^{-1}.nm^{-1}$. **B :** Fluorescence flux at 687 and 760 nm divided by the vegetation radiance at 758 nm. **C :** Fluorescence flux at 687 and 760 nm divided by the vegetation radiance at 685 nm.

Figure III.14.A shows the evolution of the fluorescence fluxes according to day after seeding, measured under almost the same incident PAR. Both fluxes show an overall increase during growth. A decorrelation between two spectrometers is responsible of the noise observed at the beginning of the campaign, this was fixed after day 19. Although the noise is important at early stages of the development, it can be seen that Fs687 increases more rapidly at the beginning of growth and trends to saturate after day 31, while Fs760 continues to increase. ASFY signals presented exactly the same variations as the fluorescence fluxes because the PAR is constant in these time series (not shown). In order to reduce the fluctuations we introduced the fluorescence fraction concept as already presented in previous works (Havaux *et al.*, 2005, Moya *et al.*, 2006, Daumard *et al.*, 2010):

$$FF_{685}(\lambda) = \frac{F_s(\lambda)}{L_{685}}, \quad (\lambda = 687 \text{ or } 760) \quad (\text{III.16})$$

and

$$FF_{758}(\lambda) = \frac{F_s(\lambda)}{L_{758}}, \quad (\lambda = 687 \text{ or } 760) \quad (\text{III.17})$$

where L685 and L758 represents the vegetation radiance measured outside the oxygen absorption bands. Because it is the ratio of two fluxes expressed in $\text{W.m}^{-2}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}$, fluorescence fractions are dimensionless indexes.

One may observe that $FF_{758}(\lambda)$, Figure III.14.B, exhibit more variations than $FF_{685}(\lambda)$ (Figure III.14.C). It is worth noting in Figure III.14.C that $FF_{685}(760)$ presents the steadiest progression compared to the others fluorescence parameters shown in Figure III.14. The stabilization shown in figure III.14 C is indeed “apparent” and due to a scaling effect. When we divide the fluorescence flux by the target radiance at 685 nm to obtain fluorescence fraction, we divide by a signal that is larger on bare soil (reflectance about 0.25) than on vegetation (reflectance about 0.04). Thus the values of the last points are much higher than at the beginning of the campaign. The noise observed in figure III.14 A and figure III.14 B still exists but is hidden by the strong dynamic of fluorescence fraction.

In the following, we only use fluorescence fractions related to radiance at 687 nm and use the notation introduced by Daumard *et al.* (2010) to denote fluorescence fractions, which is:

$$FF_{687} = \frac{F_s(687)}{L_{685}} \quad (\text{III.18})$$

and

$$FF_{760} = \frac{F_s(760)}{L_{685}} \quad (\text{III.19})$$

Figure III.15 compares the fluorescence fraction parameter (figure III.15.C) to other biophysical vegetation indexes including chlorophyll concentration, canopy height (figure III.15.A), NDVI and PRI (figure III.15.B). Canopy height shows an almost linear increase from 28 cm (day 27) to about 100 cm (day 40), which represents a growth rate of about 5.5 cm.day^{-1} . Moreover, the chlorophyll concentration showed a significant increase from 26.4 SPAD units (day 24) to 40.1 SPAD units (day 31), and stayed almost constant after this date even if canopy still continues to grow.

The NDVI index presents a sigmoid variation during the growth period, from a value close to zero on bare soil to about 0.9 for the mature canopy.

The PRI index follows a pattern similar to the NDVI's one, with a transition period lasting about 15 days, followed by a saturation. However, the transition period of PRI is delayed by 4-5 days compared to NDVI.

It should be noted that the main transition period of NDVI occurs from day 12 to day 26, that is at the beginning of the growth period. So, the changes in canopy height depicted by [Figure III.15.A](#), which represents more than 70% of the total height change are only reflected by 8% of the total NVDI variation. NDVI already reaches a value above 0.25 at day 20 (compared to values lower than 0.05 for bare soil) when PRI and fluorescence fractions FF687 and FF760 are still at their baseline values ([Figure III.15.C](#)). We can see a significant increase of FF starting near day 22. FF687 begins to saturate after day 30, whereas FF760 still increase at about the same rate all along sorghum growth.

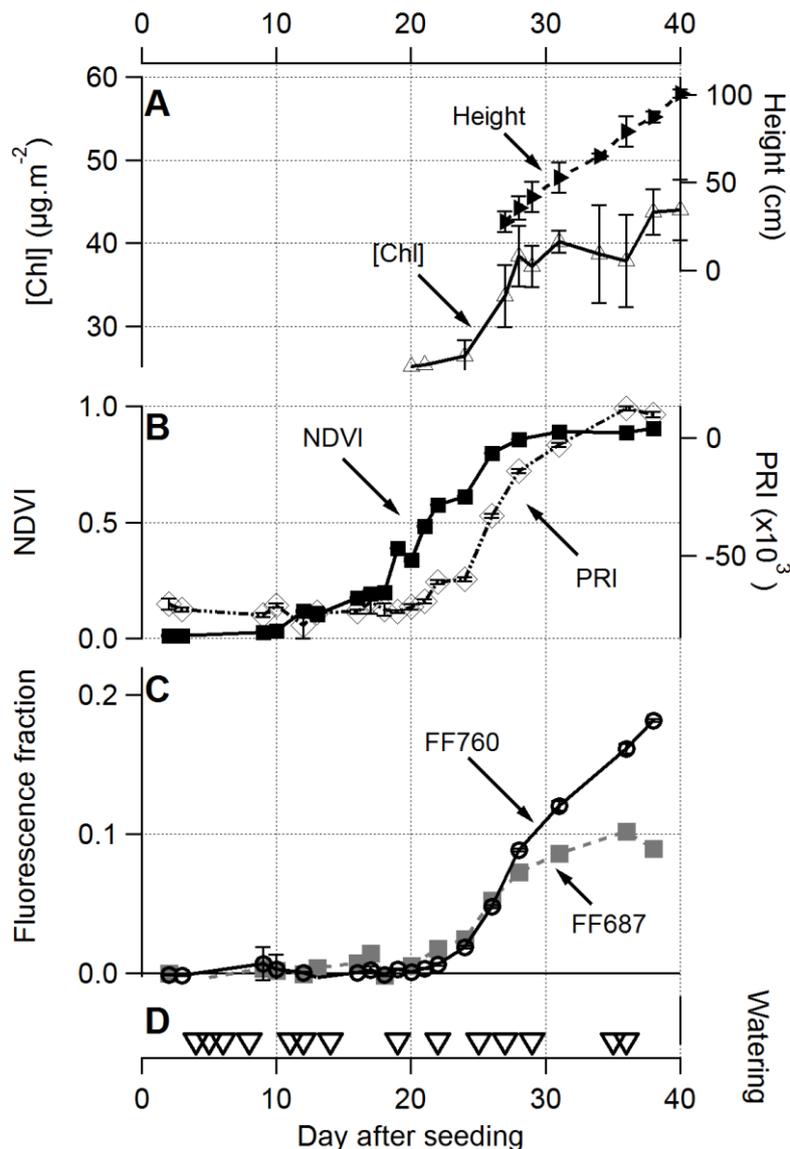


Figure III.15 : Time series of the various parameters acquired during the growth of sorghum field. Error bars are standard deviations. **A** : chlorophyll content ($[Chl]$) and plant height. **B** : NDVI, RVI and PRI. **C** : Fluorescence fraction in both bands (FF687 and FF760) **D** : Days of watering.

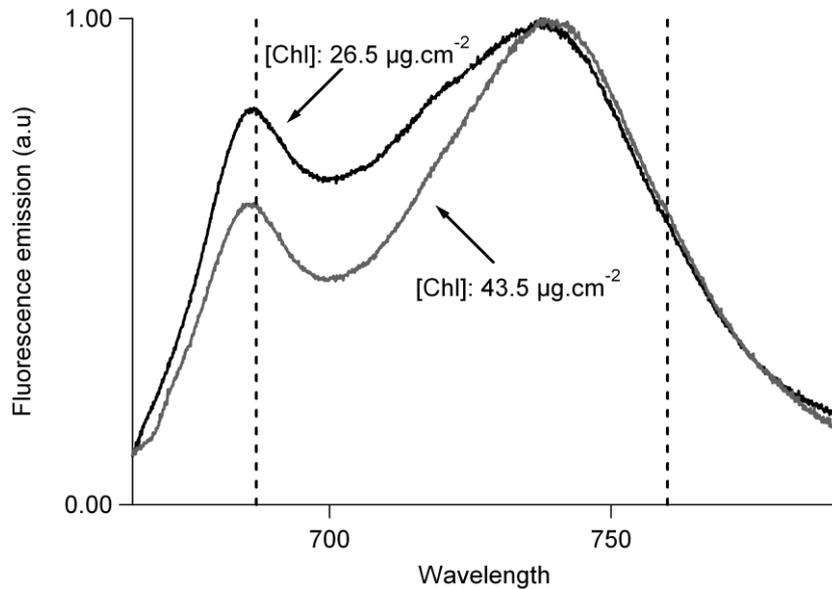


Figure III.16 : Sun induced fluorescence emission spectra of leaves for two different chlorophyll content : $[Chl]=26.5 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (day 24) and $[Chl]=43.5 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (day 32). The spectra are normalized to their maximum.

III.8.3. Fluorescence emission spectra

The increase of the Chl content during growth has significant effects on the fluorescence emission spectra at leaf level. **Figure III.16** compares the spectra obtained, after light adaptation to full sun light conditions as stated in the methods, on a representative leaf at the beginning of the growing period (day 24, $[Chl] \approx 26.5 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) and at the end of the growing period (day 32, $[Chl] \approx 43.5 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$). The spectra have been normalized to their maximum at 740 nm. When $[Chl]$ increases, one may observe that the shape of the long wavelength band ($\lambda > 740 \text{ nm}$) is almost unchanged, whereas the band peaking at 690 nm decreases noticeably. Thus, a lowering of $Fs687/Fs760$ ratio at the canopy level is expected, due to the change of leaf emission properties induced by chlorophyll content increase. **Figure III.17.A** compares the evolution of the fluorescence ratio $Fs687/Fs760$ at the leaf and canopy level. Although for the first point the ratio is the same, during growth the fluorescence ratio at canopy level decreases more than at leaf level. This is also illustrated in the plot of the fluorescence ratio against the averaged chlorophyll content (**Figure III.17.B**).

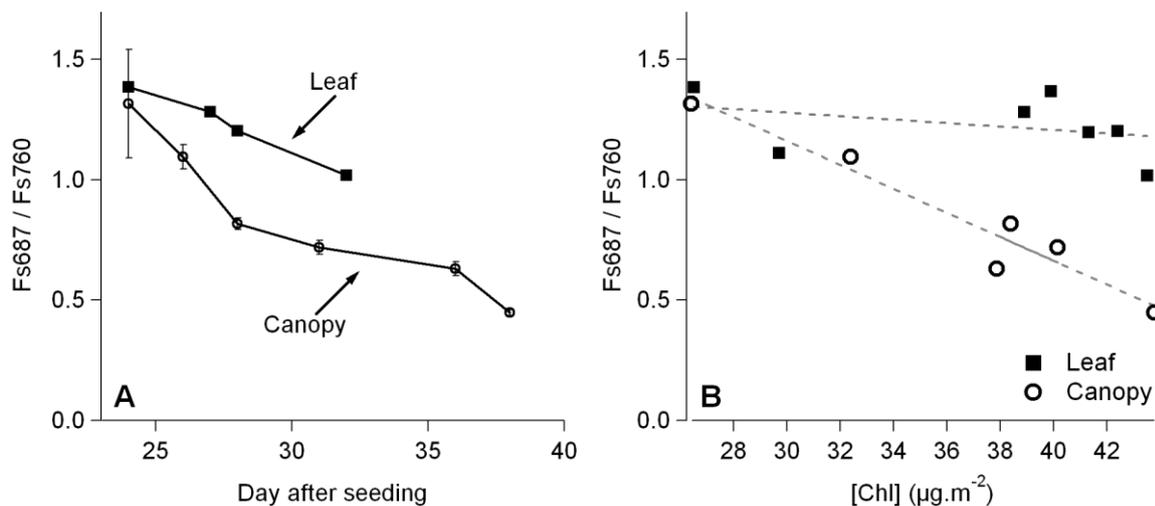


Figure III.17 : **A :** Temporal series of the $Fs687/Fs760$ ratio during sorghum growth at leaf and canopy level. **B:** Fluorescence ratio against averaged leaf chlorophyll content. Error bars are standard deviations.

III.9. Discussion

The aim of the campaign was to follow the canopy growth; care was paid to supply water and nutriment to avoid stress conditions. The field was fully green and homogeneous from day 31, as it can be seen in [Figure III.11](#).

Results from [Figure III.12](#) show that fluorescence radiance at nadir under full sun light goes from zero to a maximum value at the end of the growth period of nearly $0.8 \text{ mW.m}^{-2}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}$ and $1.6 \text{ mW.m}^{-2}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}$ at 687 nm and 760 nm respectively. These values are of the same order of magnitude as reported in previous works ([Meroni *et al.*, 2009](#), [Daumard *et al.*, 2010](#)).

The fluorescence properties of the target have been established by near contact measurements of stationary and variable fluorescence on a large number of leaves of the canopy. As the analytical light of the PAM was maintained constant, F_t is a proxy for the relative fluorescence yield. [Figure III.13.A](#) shows that this relative fluorescence yield is, on average, rather constant during the day while the $\Delta F/F_m'$ notably decreases, mainly because of the decreases of F_m' .

The plot of $\Delta F/F_m'$ against PAR ([Figure III.13.B](#)) is similar to what is observed on an unstressed single leaf ([Flexas *et al.*, 2000](#)). This is on line with the homeostasis of unstressed plants ([Havaux *et al.*, 1991](#)). This result emphasizes the homogeneity of the response of the sampled leaves. As in this experiment the fluorescence yield at leaf level is almost constant, the emitted fluorescence flux at the canopy level is mainly determined by the absorbed PAR. Although incident PAR is usually known, the fraction of absorbed PAR by the canopy (fAPAR) depends on several parameters including sun elevation, Chl content and 3D structure of the vegetation.

The stationary fluorescence flux (F_s) can be described by the following equation:

$$F_s = \phi_F . fAPAR . PAR \quad (\text{III.20})$$

where Φ_F stands for the fluorescence yield, PAR is the photosynthetic active radiation and fAPAR is the fraction of incident radiation intercepted by green leaves.

It is well established that Chl-F emitted in the red part of the spectrum ($\lambda < 700 \text{ nm}$) is reabsorbed by chlorophyll itself, while near infrared Chl-F is not ([Gitelson *et al.*, 1998](#), [Lichtenthaler and Rinderle, 1988](#)). Considering that the emission of fluorescence at 760 nm is not reabsorbed by photosynthetic pigments, F_s at 760 nm could be used as a proxy for the absorbed PAR under favorable conditions, as it was already suggested ([Moya *et al.*, 2003](#), [Moya *et al.*, 2004](#)). The fraction of absorbed PAR, fAPAR, is then represented by ASFY760. Hence, ASFY760 variations observed during the diurnal cycle in [Figure III.12](#) are related to fAPAR variations due to sun elevation and/or changes in illumination conditions. The strong variation of ASFY760 at the end of the day is not very well understood. We hypothesis that the plane reference used to account for vegetation irradiance failed to represent the complex radiation intercepted by the vegetation during cloudy periods.

III.9.1. Evolution of signals during canopy growth

Let us consider how the canopy development affects the vegetation indexes. [Figure III.14](#) compares the time series of both F_s760 and F_s687 after dividing by L758 ([Figure III.14.B](#)) or L685 ([Figure III.14.C](#)). The noise or oscillations observed on the signals are almost vanished when fluorescence radiances are divided by L685. As it is shown in [Figure III.14.B](#), the normalization by L758 does not induce any visible reduction of the oscillations

of the time series. This was also observed in [Louis *et al.* \(2005\)](#). Near infrared light ($\lambda > 700$ nm) is not absorbed by photosynthetic pigments but reflected or transmitted by leaves. Then part of the reflected radiance observed around 760 nm in a point of the canopy originates from other parts, after a complex transport pathway within the canopy and interaction with soil or others non-photosynthetic materials. This signal is then less correlated with the local absorption than the red signal. The reflected red light, which is strongly absorbed by chlorophyll, better represents the absorbed part of the incoming radiation. More reflected radiance at these wavelengths means more excitation and also more fluorescence emission. So reflectance and fluorescence are *instantaneously* well correlated. In particular, target radiance variations due to wind are almost vanished. Similar regulatory effects are obtained when dividing fluorescence fluxes by L570 or L531 (not shown). These radiations are relatively well absorbed at leaf level and lacks of any fluorescence contribution. When the canopy grows up, the absorption increases and L685 decreases. As a result, the sensitivity of the fluorescence fraction index to monitor the vegetation development is enhanced, compared to the fluorescence fluxes. It should be pointed out that the L685 radiance signal also contains a fluorescence contribution. However this fluorescence contribution is small ($< 10\%$ of the total radiance at this wavelength, see [Figure III.14.C](#)).

[Figure III.15](#) compares the fluorescence fractions with the other vegetation indexes measured by the TriFLEX instrument. PRI is principally considered for stress detection in most studies. In our experiment, as no stress was experienced by the vegetation, no physiological changes of PRI are expected. Rather, our results show that PRI is also an indicator of crop growth, provided it is measured at constant illumination and viewing conditions ([Figure III.15.B](#)). The PRI transition occurs later than NDVI's, because green light is less absorbed by leaves than red light and the differential absorption between 531 nm and 570 nm is less than the one used for NDVI (red and near infrared). So a greater amount of vegetation is required to produce a significant change of the green signal compared to the red. The counterpart is that PRI saturation occurs later than NDVI's one, so a greater amount of biomass could be assessed by PRI.

Although PRI, NDVI and fluorescence parameters are well correlated with vegetation growth, they present different dynamics. The high sensitivity of NDVI to the "greening" of the surface is attributed to the rapid decrease in the red reflectance induced by chlorophyll absorption, concomitant with an increase in the near infrared caused by the reflectance difference between soil and leaves (not shown). However, as vegetation density increases, red reflectance continues to decrease and near infrared reflectance to increase, until a stable level is reached. This asymptotic nature of reflectance signals has long been recognized ([Tucker, 1977](#)) and it is well known that asymptotic reflectance occurs at significantly lower levels of green biomass in the red region than in the near infrared. Thus, at high levels of vegetation density, NDVI, as well as any other spectral index based on the differential absorption between red and near infrared, only rely on information delivered in a spectral region where the assessed molecule, chlorophyll, does not absorb. In contrast to NDVI or spectral indices based on red and near infrared reflectance, FF760 still relies on information provided by photosynthetic tissues when red reflectance reaches its asymptotic level. Therefore it could be considered as a potentially more robust vegetation index from low to high levels of vegetation density.

III.9.2. Fluorescence emission ratio

FF687 and FF760 present different behaviours, especially at the end of the growth period ([Figure III.15](#)): FF687 trends to saturate while FF760 still increases. This saturation can be related to the re-absorption of the red emission at 687 nm. It is well established that fluorescence emission ratio from leaves is highly variable in response to leaf chlorophyll

content, while near infrared Chl-F is not (Gitelson *et al.*, 1998, Rinderle and Lichtenthaler, 1988, Stober and Lichtenthaler, 1992). Figure III.16 illustrates the effect of a change in chlorophyll content on fluorescence emission spectrum in the case of sorghum leaves.

This reabsorption process is not limited to observations at the leaf level. As fluorescence emitted at deeper layers in leaf is reabsorbed by upper layers, fluorescence emitted by lower parts of the canopy is reabsorbed by higher leaves along its path to the sensor. A lower Fs687/Fs760 ratio is then expected at canopy level compared to the leaf level. This effect is well illustrated in Figure III.17 which shows that the decrease of Fs687/Fs760 with sorghum growth observed by TriFLEX results of the addition of two separate effects acting at different levels: a decrease of Fs687/Fs760 at leaf level caused by an increase of leaf chlorophyll content and an additional reabsorption inside the canopy which lower fluorescence ratio even more as canopy develops.

To our knowledge, few data can be found in the literature on fluorescence emission ratio at canopy level (Evain *et al.*, 2002, Louis *et al.*, 2005, Moya *et al.*, 2006, Fournier *et al.*, 2011). Airborne fluorescence measurements at 687 and 760 nm with the AirFlex instrument (Moya *et al.*, 2006), reported a significant increase of the Fs687/Fs760 ratio on going from a sugar beet field to wheat fields having similar leaf level fluorescence emission spectra. These authors attributed this effect to the differences between sugar beet canopy structure (with large, rather planophil leaves) and wheat canopy structure (rather erectophil). Direct comparison of leaf and canopy measurements on ground also showed a decrease of the Fs687/Fs760 ratio between leaf and canopy level (Fournier *et al.*, 2011). A decrease of the Fs687/Fs760 ratio at canopy level when the Leaf Area Index (LAI) increases was also foreseen by canopy fluorescence models (Rosema *et al.*, 1991, Methy *et al.*, 1994). However these decreases were less important than the decreases obtained at the leaf level when the chlorophyll content was increasing (Oliosio *et al.*, 1992).

Conclusion

In this study, the growth of a sorghum field was continuously monitored with the canopy fluorescence field platform of the INRA site in Montfavet, located near Avignon, France. Sun induced fluorescence fluxes in the oxygen A (760 nm) and B (687 nm) bands were determined using a new algorithm described in (Daumard *et al.*, 2010). Our results demonstrate that the fluorescence flux at 760 nm is a parameter more directly related to canopy growth.

The fluorescence fraction at 760 nm obtained by dividing the fluorescence flux at 760 nm by the reflected radiation in the red (L685) is a vegetation index highly correlated with canopy development. As vegetation density increases, FF760 benefits from the parallel decrease of red reflectance and increase of fluorescence, both caused by chlorophyll absorption. This is not the case of more classical indexes like NDVI because the infrared reflectance, which is needed to ensure a large dynamic range for dense canopies (Pinty *et al.*, 2009), relies on leaf structure but not on chlorophyll absorption.

We demonstrate that the Fs687/Fs760 ratio, which was foreseen to determine the chlorophyll content from remote sensing fluorescence data (Lichtentaler and Rinderle, 1988), is also strongly dependent of the canopy structure, through the reabsorption process of the red fluorescence.

This work shows the potential of fluorescence detected at 760 nm for assessing biomass at high canopies density. However, further work is needed to investigate its dependency to the canopy structure and its sensibility to confounding effects such as soil reflectance variation or viewing geometry.

Acknowledgement

We wish to acknowledge the support of the Programme National de Télédétection Spatiale (PNTS) through the “Plateforme de test pour capteurs de fluorescence satellitaires ou avionnées” project. We also want to thank the “Unité Expérimentale Environnement et Agronomie d’Avignon” for providing the sorghum field and Jean-François Hanocq and Nadine Bertrand for their support during the measurement campaign. Sébastien Champagne was granted by a CNES contract through a TOSCA (Terre, Océan, Surfaces Continentales, Atmosphère) program.

References

- Baker, N., and Oxborough, K. (2004). "Chlorophyll Fluorescence as a Probe of Photosynthetic Productivity" in *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, G. C. Papageorgiou and Govindjee, eds., p.820: Springer, 2004.
- Bannari, A., Morin, D., Bonn, F., & Huete, A.R. (1995). A review of vegetation indices. *Remote Sensing Reviews*, 13 : 95-120.
- Cheng, Y., Gamon, J.A., Fuentes, D.A., Mao, Z., Sims, D.A., Qiu, H.-l., Claudio, H., Huete, A., & Rahman, A.F. (2006). A multi-scale analysis of dynamic optical signals in a Southern California chaparral ecosystem: A comparison of field, AVIRIS and MODIS data. *Remote Sensing of Environment*, 103 (3): 369-378.
- Daumard, F. (2010). Contribution à la télédétection passive de la fluorescence chlorophyllienne des végétaux. (Doctoral dissertation, École Polytechnique – ParisTech, France), 368 pp.
- Daumard, F., Goulas, Y., Ounis, A., Pedros, R., & Moya, I. (2007). Atmospheric correction of airborne passive measurements of fluorescence. Davos, Switzerland. In 10th Intl. Symposium on Physical Measurements and Spectral Signatures in Remote Sensing (eds M.E. Schaepman, S. Liang, N.E. Groot, and M. Kneubühler), Intl. Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences, Vol. XXXVI, ISPRS, Davos (CH).
- Daumard, F., Champagne, S., Fournier, A., Goulas, Y., Ounis, A., Hanocq, J.F., & Moya, I. (2010). A field platform for long-term measurement of canopy fluorescence. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, 48 (9): 3358-3368.
- Drolet, G.G., Middleton, E.M., Huemmrich, K.F., Hall, F.G., Amiro, B.D., Barr, A.G., Black, T.A., McCaughey, J.H., & Margolis, H.A. (2008). Regional mapping of gross light-use efficiency using MODIS spectral indices. *Remote Sensing of Environment*, 112 (6): 3064-3078.
- Drusch, M., Moreno, J., Goulas, Y., Miglietta, F., North, P., Rascher, U., Svanberg, S., & Verhoef, W. (2008). Candidate Earth Explorer Core Missions - Reports for Assessment: FLEX - FLuorescence EXplorer, *European Space Agency, Noordwijk*.
- Evain, S., Ounis, A., Baret, F., Goulas, Y., Louis, J., Ducruet, J.-M., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2002). Passive vegetation fluorosensing using atmospheric oxygen absorption band. In *Recent Advances in Quantitative Remote Sensing*, Valencia 2002.
- Evain, S., Flexas, J., & Moya, I. (2004). A new instrument for passive remote sensing: 2. Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91:175-185.

- Flexas, J., Briantais, J.M., Cerovic, Z., Medrano, H., & Moya, I. (2000). Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grapevine leaves: A new remote sensing system. *Remote Sensing of Environment*, 73 : 283-297.
- Fournier, A., Daumard, F., Champagne, S., Ounis, A., Goulas, Y., & Moya, I. (2011). Canopy structure affects sun-induced chlorophyll fluorescence. Submitted.
- Gamon, J.A., Penuelas, J., & Field, C.B. (1992). A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 41:35-44.
- Genty, B., Briantais, J.M., & Baker, N. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990 (1); 87-92.
- Gitelson, A.A., Buschmann, C., & Lichtenthaler, H.K. (1998). Leaf chlorophyll fluorescence corrected for re-absorption by means of absorption and reflectance measurements. *Journal of Plant Physiology*, 152 (2-3): 283-296.
- Goerner, A., Reichstein, M., & Rambal, S. (2009). Tracking seasonal drought effects on ecosystem light use efficiency with satellite-based PRI in a Mediterranean forest. *Remote Sensing of Environment*, 113 (5): 1101-1111.
- Guyot, G. (1990). Optical properties of vegetation canopies. In *Applications of remote sensing in agriculture*, M. D. Steven and J. A. Clark, eds., pp. 19-43: Butterworth-Heinemann, 1990.
- Havaux, M., Strasser, R.J., & Greppin, H. (1991). Effects of incident light intensity on the yield of steady-state chlorophyll fluorescence in intact leaves, an example of bioenergetic homeostasis. *Environmental and experimental botany*, 31 (1): 23-32.
- Lichtenthaler, H. K., & Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critical reviews in analytical chemistry*, 19(S1): S29-S85.
- Louis, J., Ounis, A., Ducruet, J.M., Evain, S., Laurila, T., Thum, T., Aurela, M., Wingsle, G., Alonso, L., Pedros, R., & Moya, I. (2005). remote sensing of sunlight-induced chlorophyll fluorescence and reflectance of Scots pine in the boreal forest during spring recovery. *Remote Sensing of Environment*, 96 : 37-48.
- Louis, J., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2006). Quantitative study of fluorescence excitation and emission spectra of bean leaves. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 85 : 65-71.
- Malenovský, Z., Mishra, K.B., Zemek, F., Rascher, U., & Nedbal, L. (2009). Scientific and technical challenges in remote sensing of plant canopy reflectance and fluorescence. *Journal of Experimental Botany*, 60 (11): 2987-3004.
- Meroni, M., Rossini, M., Guanter, L., Alonso, L., Rascher, U., Colombo, R., & Moreno, J. (2009). Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sensing of Environment*, 113 (10): 2037-2051.
- Méthy, M., Olioso, A., & Traubald, L. (1994). Chlorophyll fluorescence as a tool for management of plant resources. *Remote Sensing of Environment*, 47(1) : 2-9.
- Moya, I., Camenen, L., Latouche, G., Mauxion, C., Evain, S., & Cerovic, Z.G. (1999). An instrument for the measurement of sunlight excited plant fluorescence. In G. Garab (Eds.), *Proceeding of the XIth International Congress on Photosynthesis*, 5: 4265-4370.

Dordrecht : Kluwer academic publishing.

- Moya, I., Camenen, L., Evain, S., Goulas, Y., Cerovic, Z.G., Latouche, G., Flexas, J., & Ounis, A. (2004). A new instrument for passive remote sensing 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91:186-197.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A., & Goulas, Y. (2006). First airborne multiwavelength passive chlorophyll fluorescence measurements over La Mancha (Spain) fields. *2nd International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing: RAQRS'II*, 25-29th September 2006, Torrent (Valencia)-Spain.
- Moya, I., Cartelat, A., Cerovic, Z.G., Ducruet, J.-M., Evain, S., Flexas, F., Goulas, Y., Louis, J., Meyer, S., Moise, N., & Ounis, A. (2003). Possible Approaches to Remote Sensing of Photosynthetic Activity. *IEEE 23rd International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS 2003)*. Toulouse, France, July 21-25, p. 588-590.
- Moya, I., & Flexas, J. (2010). Terrestrial photosynthesis in a changing environment. The molecular, physiological and ecological bases of photosynthesis driving its response to the environmental changes. *Remote sensing of photosynthesis.*, J. Flexas, F. Loreto, and H. Medrano, Cambridge University.
- Oliosio, A., Méthy, M. & Lacaze, B. (1992). Simulation of canopy fluorescence as a function of canopy structure and leaf fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 41(2-3):239-247.
- Papageorgiou, G.C. and Govindjee (2004). Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, Springer Netherlands.
- Peguero-Pina, J.J., Morales, F., Flexas, J., Gil-Pelegrin, E., & Moya, I. (2008). Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index (PRI) and de-epoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Oecologia*, 156 : 1-11.
- Pinty, B., Lavergne, T., Widlowski, J.L., Gobron, N., & Verstraete, M.M. (2009). On the need to observe vegetation canopies in the near-infrared to estimate visible light absorption. *Remote Sensing of Environment*, 113 (1): 10-23.
- Plascyk, J.A., & Gabriel, F.C. (1975). The Fraunhofer Line Discriminator MKII-An Airborne Instrument for Precise and Standardized Ecological Luminescence Measurement. *IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement*, 24 : 306-313.
- Rinderle, U., & Lichtenthaler, H. K. (1988). The chlorophyll fluorescence ratio F690/F735 as a possible stress indicator. Kluwer Academic Publishers, 1988.
- Rosema, A., Verhoef, W., Schroote, J., & Snel, J.F.H. (1991). Simulating fluorescence light-canopy interaction in support of laser-induced fluorescence measurements. *Remote Sensing of Environment* 37: 117-130.
- Rouse, J.W.Jr., Haas, R.H., Schell, J.A., & Deering, D.W. (1974). Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS. *NASA. Goddard Space Flight Center 3d ERTS-I Symp*, Vol. 1, Sect. A p 309-317.
- Stober, F., & Lichtenthaler, H.K. (1992). Changes of the laser-induced blue, green and red fluorescence signatures during greening of etiolated leaves of wheat. *Journal of Plant Physiology*, 140 (6): 673-680.

- Suárez, L., Zarco-Tejada, P.J., Sepulcre-Cantó, G., Pérez-Priego, O., Miller, J., Jiménez-Muñoz, J., & Sobrino, J. (2008). Assessing canopy PRI for water stress detection with diurnal airborne imagery. *Remote Sensing of Environment*, 112: 560-575.
- Suárez, L., Zarco-Tejada, P. J., Berni, J. A. J., González-Dugo, V., & Fereres, E. (2009). Modelling PRI for water stress detection using radiative transfer models. *Remote Sensing of Environment*, 113 (4): 730-744.
- Tucker, C. J. (1977). Asymptotic nature of grass canopy spectral reflectance. *Applied Optics*, 16(5): 1151-1151.
- Walker, D.A., Horton, P., Sivak, M. N., & Quick, W. P. (1983). Anti-parallel relationship between O₂ evolution and slow fluorescence induction kinetics. *Photobiochemistry and Photobiophysics*, 5 : 35–39.
- Zarco-Tejada, P.J., Suarez, L., Berni, J., Sepulcre-Canto, G., Morales, F., & Miller, J. (2009). Imaging chlorophyll fluorescence with an airborne narrow-band multispectral camera for vegetation stress detection. *Remote Sensing of Environment*, 113: 1262-1275.

III.10. Conclusion du chapitre III

Ce chapitre présente une nouvelle plateforme expérimentale dédiée à la mesure passive de la fluorescence en continue sur des couverts agricoles. Située sur le site INRA de Montfavet, près d'Avignon, la plateforme est constituée d'une grue pouvant se déplacer sur un rail. Elle permet le suivi sur des périodes étendues et dans des conditions reproductibles de différentes parcelles plantées d'espèces différentes ou dans des états phénologiques différents. De plus, une des parcelles est équipée d'un instrument mesurant par covariance turbulente les échanges de CO₂ entre l'atmosphère et la culture. La comparaison des flux de fluorescence et de CO₂ atmosphérique peut donc être étudiée sur ce site.

La grue est équipée d'un nouveau capteur passif, TriFLEX basé sur trois spectromètres commerciaux, qui mesure automatiquement la fluorescence à 687 nm et 760 nm et la réflectance entre 400 nm et 900 nm. La fluorescence induite par le soleil est mesurée via le comblement des bandes d'absorption O₂A (760 nm) et O₂B (687 nm). Le calcul de la fluorescence proposé améliore la méthode classique par l'ajout de deux modèles spectraux pour la réflectance et la fluorescence. L'instrument compense automatiquement la grande dynamique de la luminance de la végétation, permettant d'optimiser le rapport signal à bruit durant les changements lumineux. L'observation nadir a été choisie pour comparer les observations TriFLEX avec des mesures avionnées. On notera la possibilité d'installer sur le même support un instrument actif permettant la mesure sur la même cible.

La fluorescence infrarouge apparaît comme fortement reliée à la croissance du couvert. La fraction de fluorescence infrarouge (FF760), obtenu par division du flux de fluorescence infrarouge (Fs760) par la luminance dans le rouge (L687), est un indice de végétation corrélé avec le développement du couvert. Quand la densité du couvert augmente, FF760 reflète les tendances cumulées de la diminution de la réflectance rouge et de l'augmentation du flux de fluorescence, toutes deux induites par l'absorption chlorophyllienne. Les indices de réflectance classiques comme le NDVI présente une saturation pour les couverts denses car la réflectance infrarouge, qui est nécessaire pour assurer une grande dynamique sur les couverts denses (Pinty *et al.*, 2009), repose sur la disposition des feuilles et non sur l'absorption chlorophyllienne.

La comparaison des mesures feuille et couvert durant la croissance confirment que le rapport F687/F760, qui était envisagé pour déterminer la concentration en chlorophylle par télédétection (Lichtentaler et Rinderle, 1988), dépend fortement de la structure du couvert via la réabsorption de la fluorescence rouge. Ce résultat est cohérent avec ceux du chapitre précédent.

Ce travail montre le potentiel de la fluorescence mesuré à 760 nm pour estimer la biomasse des couverts denses, de même que le potentiel des mesures de fluorescence et de réflectance pour le suivi du stress hydrique.

Toutefois des études supplémentaires sont nécessaires pour étudier les relations entre la fluorescence émise et la structure du couvert, ainsi que sa sensibilité à des effets non physiologiques comme la réflectance du sol, la direction d'observation, l'éclairement local ou la variation directionnelle de réflectance.

Le prochain chapitre se penche sur l'interaction de l'éclairement local et de la structure du couvert. On évaluera en particulier l'impact d'un effet de réflectance directionnel spécifique à la méthode de mesure passive par comblement des bandes d'absorptions.

Chapitre IV

Effet de la réflectance bidirectionnelle sur la mesure passive de fluorescence

Chapitre IV

IV.Effet de la réflectance bidirectionnelle sur la mesure passive de Fluorescence

SOMMAIRE

IV.1.	INTRODUCTION	139
IV.2.	MATERIEL ET METHODES	142
IV.2.1.	<i>Pourquoi travailler sur les profondeurs ?</i>	142
IV.2.2.	<i>Description des cibles utilisées</i>	145
IV.3.	RESULTATS ET DISCUSSION.....	146
IV.3.1.	<i>Cible PVC au sol : mesure du zéro expérimental</i>	146
IV.3.2.	<i>Blé</i>	147
IV.3.2.1.	Observation par beau temps	147
IV.3.2.2.	Observation sous différentes conditions d'éclairément	148
IV.4.	MODELISATION.....	152
IV.4.1.	<i>Description des quantités</i>	152
IV.4.1.1.	Description de l'éclairément.....	152
IV.4.1.2.	Définition des réflectances	154
IV.4.2.	<i>Mise en équation</i>	156
IV.4.2.1.	Influence de la BRDF en terme de profondeur expérimentale.....	156
IV.4.2.2.	Influence de la BRDF sur l'estimateur de fluorescence.....	157
IV.4.3.	<i>Discussion de l'équation d'interception</i>	158
IV.4.3.1.	Etude de la plage de variabilité des termes.....	158
IV.4.3.2.	Bornage des effets attendus	160
IV.4.3.3.	Etude de cas.....	160
IV.5.	SIMULATION	161
IV.5.1.	<i>Eclairément</i>	161
IV.5.1.1.	MODTRAN.....	161
IV.5.1.2.	Modèle simple d'éclairément local.....	162
IV.5.1.3.	Comparaison des modèles d'éclairément par beau temps.....	162
IV.5.1.4.	Modèle pour les régimes d'éclairément intermédiaire.....	164
IV.5.2.	<i>Réflectance</i>	165
IV.6.	MANIPULATION DU MODELE D'INTERCEPTION.....	167
IV.6.1.	<i>Evaluation sur la cible sénescence</i>	167
IV.6.2.	<i>Extension au cas des cibles vertes</i>	169
IV.6.3.	<i>Sensibilité aux paramètres de structure</i>	170
IV.6.3.1.	Port du couvert	170
IV.6.3.2.	Densité du couvert.....	171
IV.6.4.	<i>Autres directions de visée</i>	173
IV.7.	CONCLUSION	175
	RÉFÉRENCES	177

IV.1. Introduction

Dans le [chapitre III](#), le suivi du développement d'un couvert ainsi que de l'apparition et la réversion d'un stress hydrique illustrent le pouvoir opérationnel de la fluorescence chlorophyllienne au niveau du couvert.

Une autre façon d'utiliser la fluorescence chlorophyllienne comme sonde du fonctionnement dynamique de la photosynthèse, est de suivre les inductions de fluorescences provoquées par des variations rapides de l'éclairement (voir [Chapitre I](#)). Il existe plusieurs instruments qui remplissent cette fonction au niveau de la feuille à l'aide d'une source artificielle. L'amélioration depuis une décennie de la résolution temporelle des instruments passifs permet d'envisager le suivi au niveau des couverts des inductions provoquées par des transitions naturelles d'éclairement. La [figure IV.1](#) présente l'évolution du rendement de fluorescence dans la bande A de l'oxygène mesuré sur un couvert de haricot avec l'instrument PMFD (décrit dans [Evain et al., 2001](#)). Le protocole expérimental complet est décrit dans le mémoire de thèse de [Louis, 2004](#).

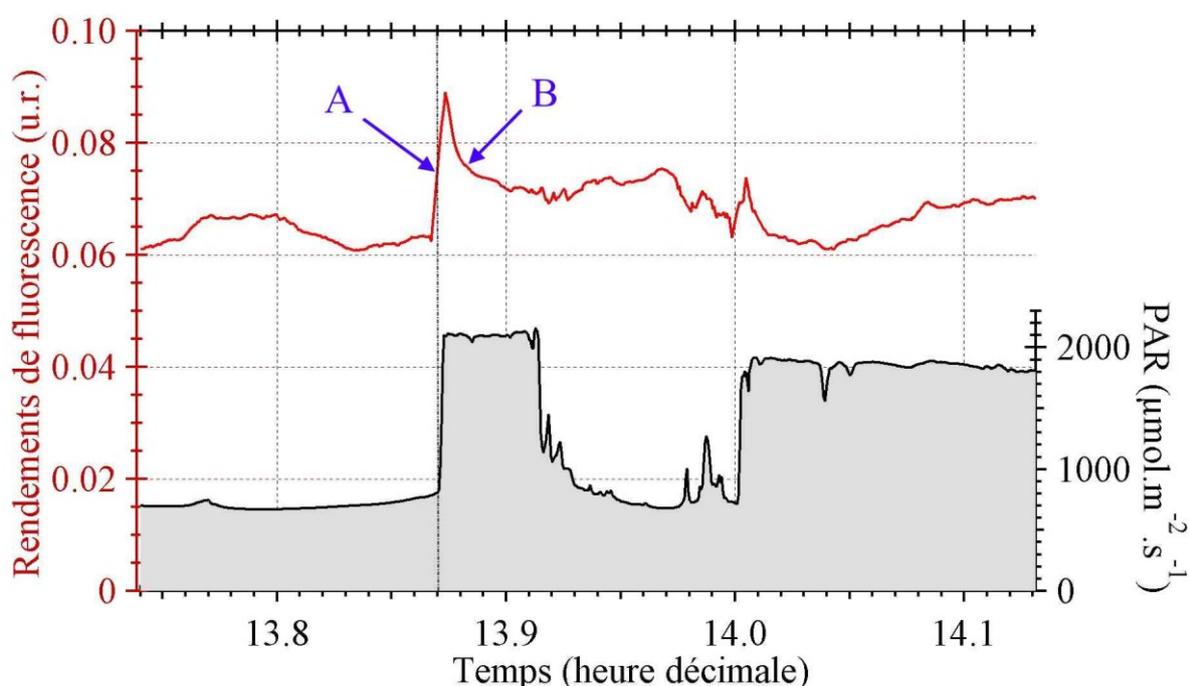


Figure IV.1 : Éclairement photosynthétiquement actif (PAR) et rendement de fluorescence mesuré dans la bande O_2A sur un couvert de haricot avec l'instrument PMFD. Le rendement de fluorescence présente une induction caractéristique lors de l'augmentation rapide de l'éclairement à 13h52.

Un peu avant 13 h 55 (A), on observe une augmentation rapide et intense de l'éclairement qui s'accompagne d'une forte augmentation du rendement de fluorescence puis d'une diminution progressive. Un comportement similaire et moins prononcé se manifeste peu après 14 h 00. Dans les transitions de faible lumière vers forte lumière, la fermeture de centres PSII entraîne l'augmentation rapide du rendement de fluorescence. La décroissance qui suit (B) s'interprète comme le développement d'un fort quenching non photochimique ([Flexas et al., 2000](#)).

Ainsi les inductions de fluorescence induites par les transitions lumineuses naturelles peuvent renseigner sur le fonctionnement de la photosynthèse. Malgré cela, aucune référence bibliographique ne se réfère à des travaux dans des conditions de lumière changeante.

La figure IV.2 présente, sur l'ensemble du cycle diurne, les résultats de la même mesure que la figure IV.1 ainsi que les profondeurs de la bande d'absorption O_2A mesurées sur la référence et sur la cible.

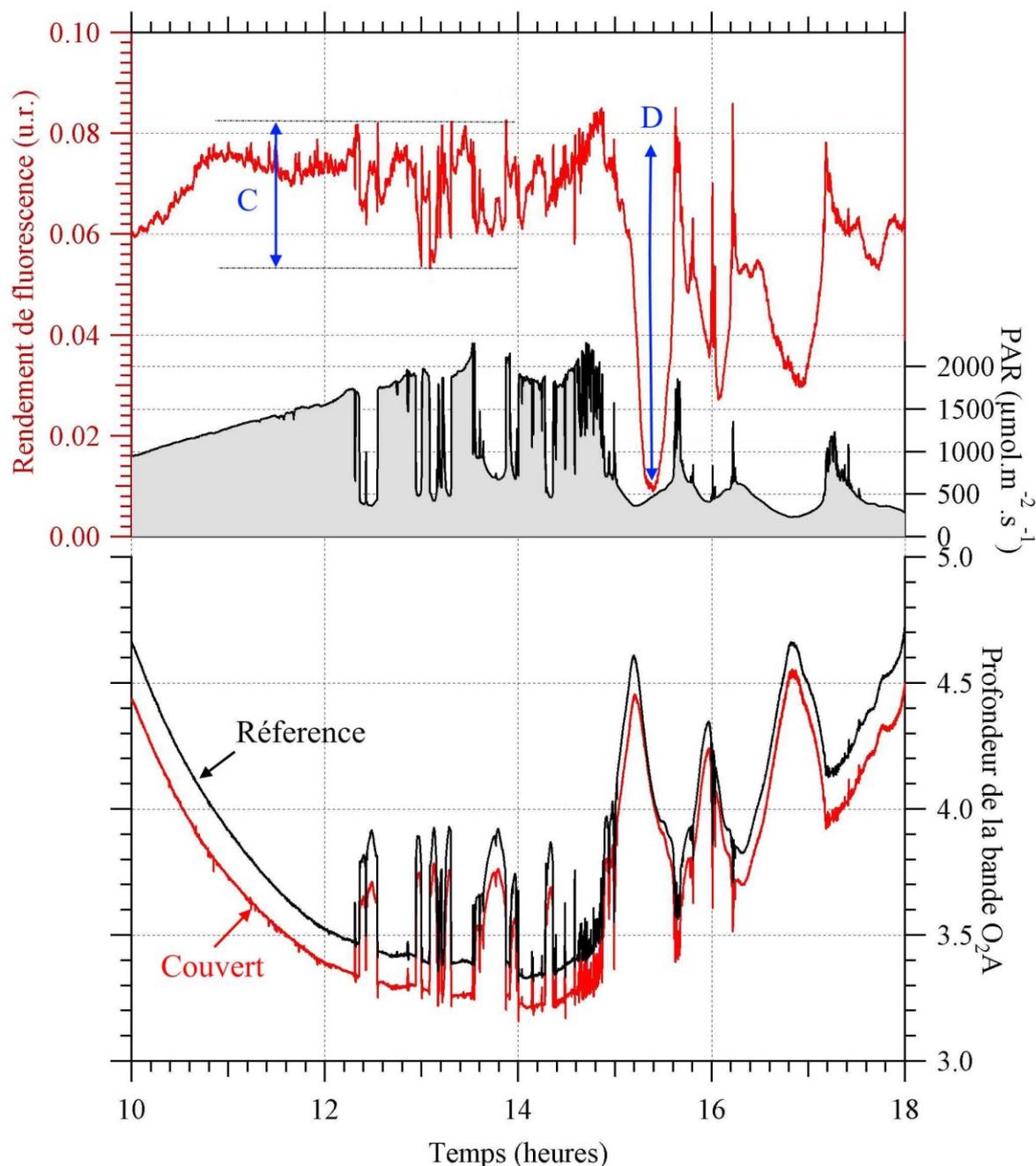


Figure IV.2 : Suivi d'un couvert de haricot sur un cycle diurne (31 août 2003). Rendement de fluorescence, PAR et profondeur de la bande O_2A mesurés sur le couvert (rouge) et sur la référence (noir). Le rendement de fluorescence présente des valeurs fortement variables lors de l'épisode nuageux de l'après midi. Cette évolution se traduit par des valeurs des profondeurs proches quand le rendement de fluorescence est faible (<0.04).

Les variations du rendement de fluorescence lors des changements lumineux avant 14 heures (C) peuvent s'expliquer comme les variations de la figure IV.1. Par contre, on observe une diminution importante du rendement de fluorescence entre 15 heures et 17 heures (D) qui ne peut pas s'expliquer uniquement par les mécanismes physiologiques se produisant au sein de la végétation. Ce genre de « décorrélation » apparemment liée aux conditions lumineuses a

été observé fréquemment. On s'interroge alors sur l'existence de mécanismes purement optiques ou des biais expérimentaux qui seraient variables lors des changements lumineux.

Comprendre cet effet est important pour interpréter les mesures effectuées par éclairage changeant (nuages). Ces mesures pouvant fournir une information pertinente dans le cadre de la détection de proximité (de quelques centimètres à quelques centaines de mètres). En revanche, l'intérêt de cette étude pour la télédétection à grande distance (avionnée ou satellitale) porte principalement sur le bornage de l'amplitude d'un éventuel effet pour les conditions de ciel dégagé et les pixels limitrophes des masses nuageuses.

Par souci de clarté, l'étude se concentre sur la technique de mesure passive telle qu'elle est pratiquée le plus couramment : en utilisant une référence plane lambertienne pour accéder à l'éclairage, plus précisément à la profondeur d'une bande d'absorption contenue dans l'éclairage. Cette profondeur peut présenter une importante variabilité spatiale et temporelle. Ainsi, la référence est généralement placée au voisinage de la cible et acquise régulièrement pour rendre compte de l'éclairage local et instantané.

Cette technique s'appuie sur l'hypothèse que la profondeur de l'éclairage reçu par la cible peut être estimée précisément via la mesure de la profondeur dans la lumière issue de la référence. Or il est connu, en télédétection, que la différence de BRDF entre la cible et la référence peut induire un biais de l'estimation de l'éclairage si celui-ci est anisotrope. On sait également que la profondeur de l'éclairage, qui est notre paramètre d'éclairage mesuré, est anisotrope. Une mésestimation de la profondeur de l'éclairage induit directement une mésestimation de la fluorescence. Ainsi la mesure passive de fluorescence peut présenter un biais variable avec l'éclairage.

Le biais sur la mesure de fluorescence imputable à la différence des réflectance entre cible et référence lorsque celles-ci sont plongés dans un éclairage anisotrope sera exprimé en terme de profondeurs des bandes d'absorption pour plus de simplicité. Rappelons que ces profondeurs sont mesurées dans les luminances de la cible et de la référence. Nous avons vu dans le [chapitre I](#) que la combinaison de ces profondeurs contenait l'information pour extraire la contribution relative de fluorescence à la luminance. Afin de limiter l'étude à l'impact de la différence de réflectance uniquement, on se place sur une cible dont la fluorescence chlorophyllienne est nulle. Pour cela, la mesure sera effectuée sur du blé sénescant, qui ne contient plus de chlorophylle. Enfin, différentes parcelles de blé dont la densité et la géométrie ont été modifiées sont comparées pour évaluer l'incidence de ces paramètres de structure.

Ensuite, je présente une modélisation susceptible de rendre compte des effets observés. Celle-ci repose sur la description de l'éclairage local et de la réflectance de la cible. Ce modèle permet d'exprimer une erreur en terme de fluorescence équivalente pour une configuration classique de mesure (cible fluorescente et référence lambertienne disposée à proximité), permettant ainsi de borner les effets attendus et de dégager les cas pour lesquels l'effet pourra être négligé.

Enfin, je présenterai une simulation de l'effet d'interception reposant sur divers modèles d'éclairage et de réflectance existants. Cette simulation permet d'étendre l'étude à d'autres directions de visée et d'autres types de couverts.

IV.2. Matériel et méthodes

IV.2.1. Pourquoi travailler sur les profondeurs ?

La profondeur d'une bande d'absorption est définie comme le rapport de l'intensité du flux optique dans le continuum divisé par l'intensité du flux optique au maximum d'absorption. La profondeur décrit une bande d'absorption particulière et on peut mesurer la profondeur des différentes bandes d'absorption dans n'importe quel type de lumière qui contient des bandes d'absorption : éclairage incident, lumière réfléchie ou transmise.

$$\text{Profondeur} = \frac{\text{Intensité spectrale du flux du continuum}}{\text{Intensité spectrale du flux au maximum d'absorption}}$$

Comme présenté dans le [chapitre I](#), la mesure de fluorescence repose sur la déformation d'une bande d'absorption lors de son interaction avec la cible. On compare la profondeur de cette bande avant et après interaction avec la cible. La profondeur mesurée dans le rayonnement issu de la cible est notée P_{cib} . La profondeur de l'éclairage est mesurée dans le rayonnement issu d'une référence lambertienne, plane, de réflectance connue. Cette profondeur est notée P_{ref} . A partir du formalisme proposé par Plascyk pour discriminer la fluorescence et la réflectance (voir [Chapitre I](#)), on exprime la fluorescence à partir des flux mesurés sur la référence et la cible.

$$\begin{cases} P_{ref} = a/b \\ P_{cib} = c/d = \frac{a \times R + F}{b \times R + F} \\ F = d - b \left(\frac{c - d}{a - b} \right) \end{cases} \quad (IV.1)$$

Avec les couples (a, b) et (c, d) les intensités (continuum, maximum d'absorption) de la luminance issue de la cible et la référence respectivement et R le rapport de la réflectance de la cible divisé par la réflectance de la référence. On note F_{rc} (pour fluorescent radiance contribution) la fluorescence normalisée par la radiance de la cible en dehors de la bande d'absorption. Cette grandeur représente la part de fluorescence dans le rayonnement issu de la cible.

$$F_{rc} = F/c \quad (IV.2)$$

La fluorescence peut également s'exprimer comme une fonction de la profondeur de la référence et de la profondeur cible (d'après l'[équation I.8](#)) :

$$F = c \times \frac{P_{ref} - P_{cib}}{P_{cib}(P_{ref} - 1)} \quad (IV.3)$$

L'information de fluorescence est contenue dans le rapport de deux profondeurs mesurées. Nous appellerons ce rapport la profondeur expérimentale :

$$P_{exp} = \frac{P_{cib}}{P_{ref}} \quad (IV.4)$$

La fluorescence peut s'écrire comme une fonction de cette P_{exp} et de P_{ref} .

$$(IV.5) \quad F_{rc} = \frac{1 - P_{exp}}{P_{exp} \times (P_{ref} - 1)} \Leftrightarrow P_{exp} = \frac{1}{1 + F_{rc} \times (P_{ref} - 1)} \quad (IV.6)$$

Dans ce chapitre, nous travaillerons essentiellement en termes de rapport de profondeurs car les profondeurs sont des mesures intensives qui reposent sur un traitement simple. Ces fractions sont plus robustes aux bruits de mesure que la fluorescence calculée et reposent sur une chaîne de calcul simple.

Dans le cadre de ce chapitre, on se limitera à la bande O₂A car une profondeur plus élevée permet une meilleure observation de ces variations.

On peut déduire de la [formule IV.6](#) les équivalences suivantes pour l'interprétation de la profondeur expérimentale :

- une P_{exp} de 1 équivaut à une cible non fluorescente ;
- la P_{exp} est inférieure à 1 pour une cible fluorescente.

La [figure IV.3](#) est un abaque permettant de retrouver la contribution de fluorescence (Frc) pour une P_{exp} et une P_{ref} donnée. Rappelons que la P_{ref} pour un jour de beau temps est minimale au midi solaire. Elle vaut au midi solaire pour un jour de juin environ 1.5 pour la bande O₂B et 5 pour les bandes O₂A.

Cet abaque fait apparaître des fluorescences négatives et des profondeurs expérimentales supérieures à 1. Bien que théoriquement impossible, nous verrons que certains biais peuvent induire ces cas de mesures pour les cibles faiblement ou non fluorescentes.

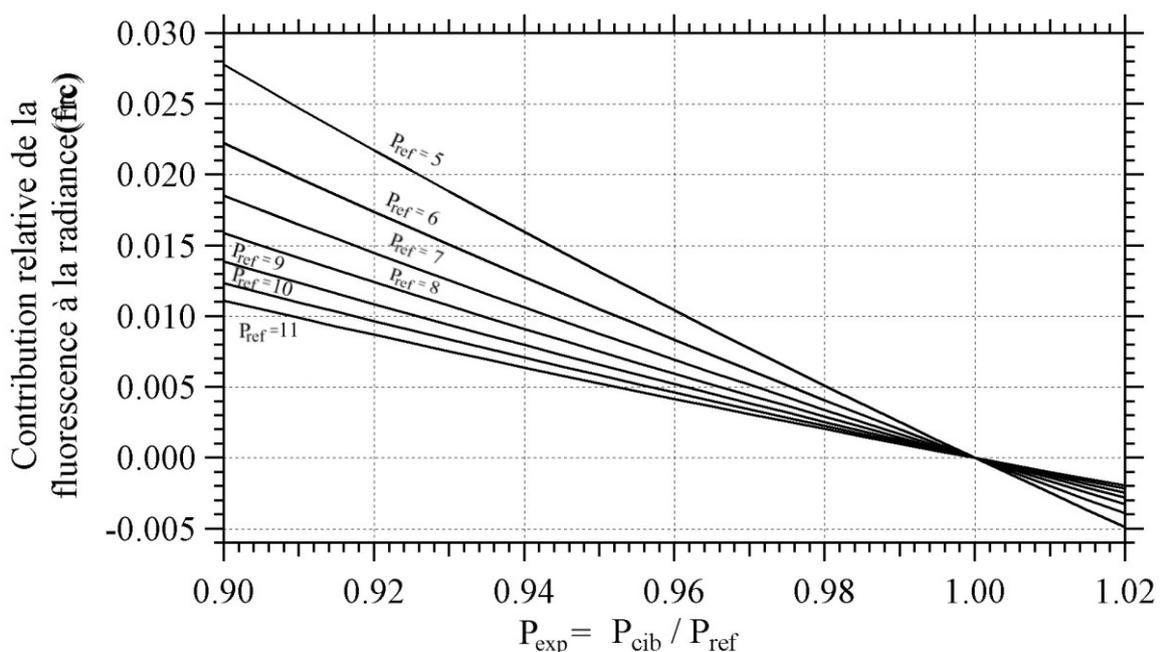


Figure IV.3 : Abaque présentant la contribution relative de fluorescence à la radiance (Frc) en fonction de la profondeur expérimentale pour différentes profondeurs de référence (d'après l'équation IV.5).

La [figure IV.4](#) montre la P_{exp} dans la bande O₂A ainsi que l'éclairement et Frc pour un jour de beau temps sur un couvert de blé mature.

La P_{exp} pour ce couvert vert présente une évolution en cloche allant de 0,93 à 0,96 avec un maximum autour de 14h00. Ces valeurs dans la bande O₂A correspondent à une contribution de la fluorescence à la luminance (Frc) de 0,01 pour une profondeur de référence de 5 à 14 heures et de 8 à 10 heures (jour de beau temps).

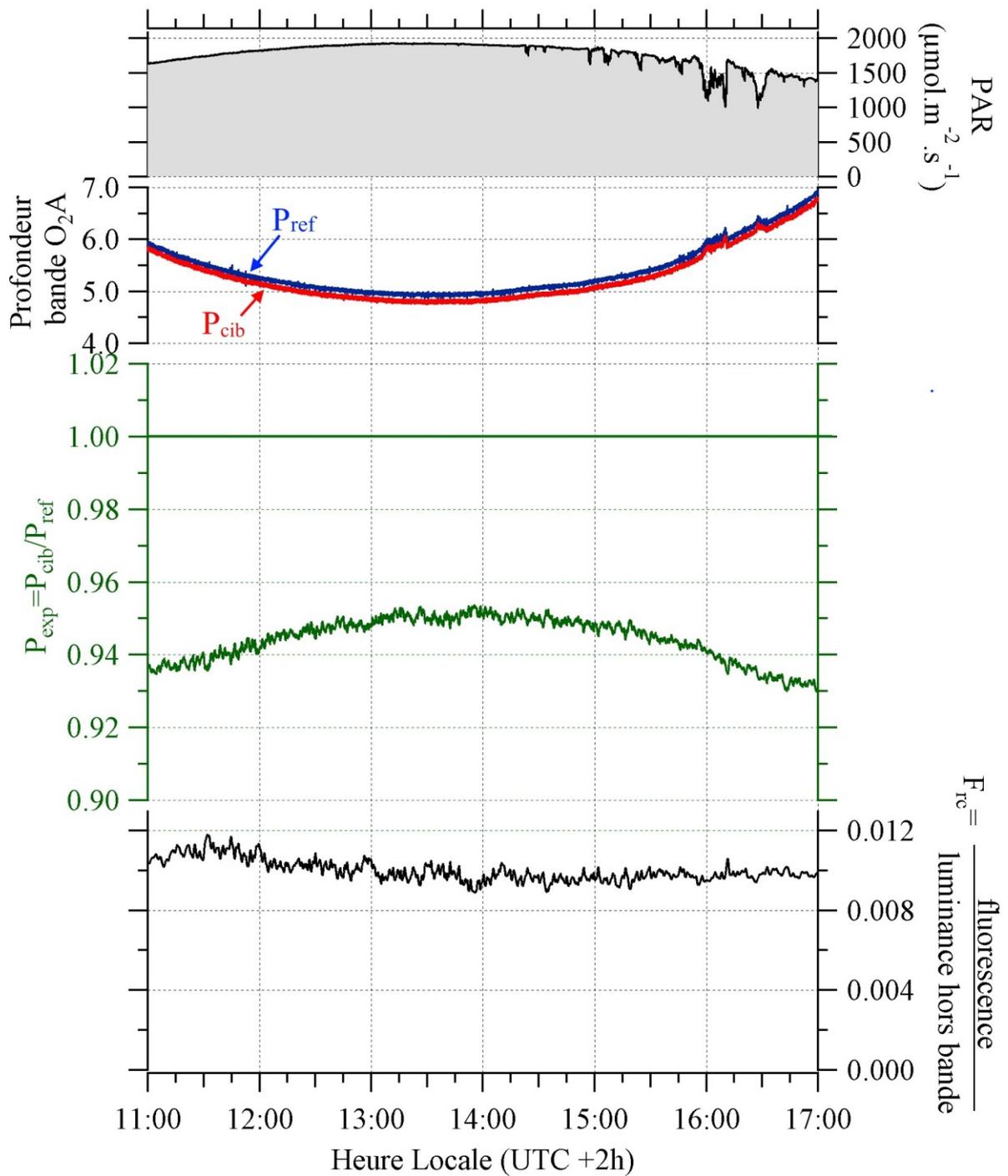


Figure IV.4 : Évolution diurne de la profondeur expérimentale de la bande O_2A mesurée sur un couvert de blé mature (mesuré sur la plateforme d'Avignon le 4 Juin 2009). La contribution relative de la fluorescence à la radiance (F_{rc}) pour cette mesure est d'environ 0.01.

IV.2.2. Description des cibles utilisées

Les mesures se sont déroulées du 5 juillet au 15 septembre 2009 sur la plateforme de mesure de fluorescence présentée dans le chapitre précédent. Différentes cibles ont été suivies :

- *Cible plane de PVC blanc dépoli* (figure IV.5-A). Elle couvre l'ensemble du champ de vue de l'instrument TriFLEX. Le matériau utilisé est le même que celui de la référence de la tête de mesure. Cette cible PVC est placée horizontalement sur les rails de la grue à une hauteur de 1 m. Le fait qu'elle entrave les translations de la grue et la lourdeur de sa mise en place fait que nous ne disposons pour cette cible que de deux jours de mesures en milieu de campagne (14 et 15 août).
- *Blé barbu* (*Triticum turgidum*, figure IV.5-B) sénescent est une cible peu fluorescente qui conserve une structure similaire à son état mature (vert). Il ne contient plus de chlorophylle. Les mesures sont effectuées après le 4 juillet 2009.
- *Blé épars* (figure IV.5-C) est une parcelle du même champ de blé dont on a retiré un rang sur deux. C'est un couvert moins dense.
- *Blé sans épis* (figure IV.5-D) est une parcelle dont on a retiré tous les épis. Il se distingue des autres couverts par une érectophilie plus marquée. Il est uniquement constitué de tiges et de feuilles vestigiales.

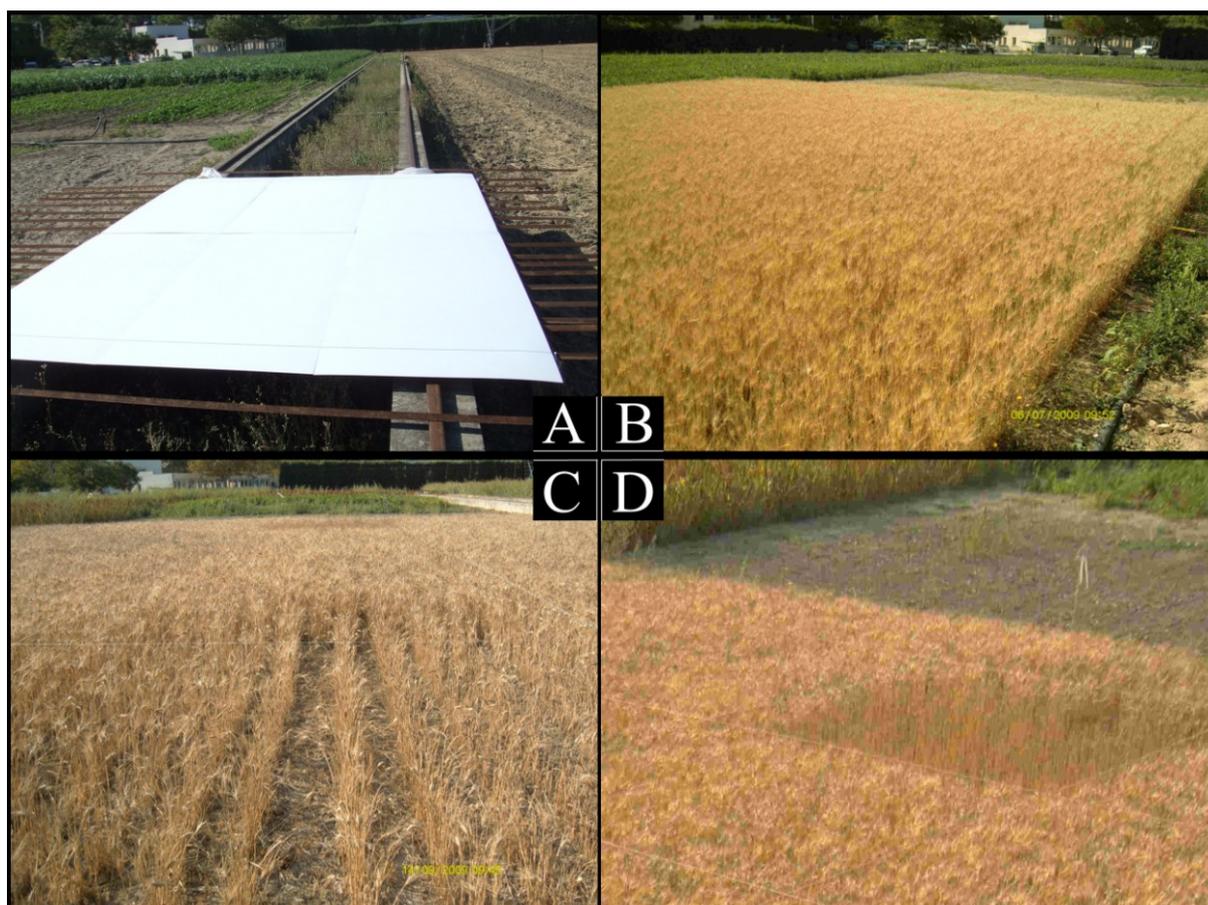


Figure IV.5 : Cibles suivies. **A :** Cible plane de PVC blanc dépoli utilisée pour la calibration des mesures TriFLEX. **B :** Blé barbu (*Triticum turgidum*) intact. **C :** Blé épars (un rang sur deux enlevé). **D :** Blé sans épis.

IV.3. Résultats et discussion

IV.3.1. Cible PVC au sol : mesure du zéro expérimental

La figure IV.6 montre la profondeur expérimentale suivie par beau temps sur la cible plane de PVC. La cible plane et la référence sont toutes les deux constituées du même matériau, disposées horizontalement et elles recouvrent toutes les deux l'ensemble du champ de vue de l'instrument. On peut s'attendre à une P_{exp} de 1. Mais celle-ci présente une valeur supérieure à 1 avec une évolution en cloche sur la journée. Cette observation est apparemment contradictoire avec une émission non négative de fluorescence dans l'équation IV.3.

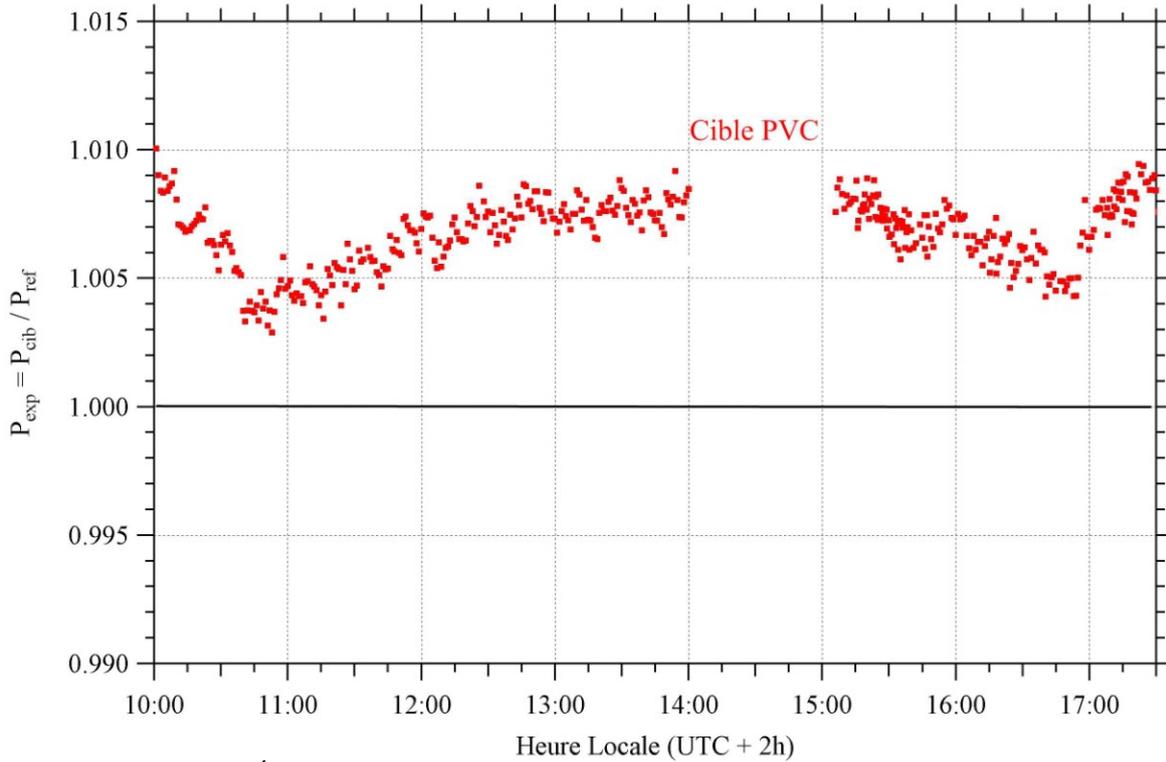


Figure IV.6 : Évolution diurne de la profondeur expérimentale de la bande O_2A mesurée sur la cible plane de PVC.

La principale différence entre la référence et la cible de PVC est une différence d'altitude de 24 mètres. Cette différence d'altitude agit à travers différentes contributions atmosphériques étudiées dans Daumard (2010). Pour s'affranchir de ces effets, on prendra cette mesure comme zéro expérimental et on la notera P_0 . On considère ensuite les valeurs de profondeur corrigée P_{cor} définie comme la profondeur expérimentale P_{exp} divisée par la profondeur de référence P_0 mesurée à la même heure du jour:

$$P_{cor} = \frac{P_{exp}}{P_0} = \frac{P_{cib}}{P_{ref}} \times \frac{P_{ref}}{P_{PVC}} \cong \frac{P_{cib}}{P_{PVC}} \quad (IV.7)$$

Le lecteur gardera à l'esprit que l'expression de cette valeur corrigée n'est valable que pour les conditions de beau temps (figure IV.7). Ainsi lors de l'étude pour les régimes lumineux variables (figure IV.8 et IV.9), nous considérerons les profondeurs expérimentales non corrigées P_{exp} .

IV.3.2. Blé

IV.3.2.1. Observation par beau temps

La figure IV.7 montre l'évolution diurne de la profondeur expérimentale corrigée (P_{cor}) pour les 3 cibles de blé suivies. En raison des ombres générées par les arbres environnants, la mesure utile est réduite à l'intervalle 11 h 00 et 17 h 00. Un intervalle de mesure de 40 minutes autour de 14 h 00 est consacré à une mesure sur d'autres parcelles. Les mesures correspondant à un éclairage variable ont été supprimées provoquant des lacunes dans les données en particulier pour le blé épars et le blé sans épis.

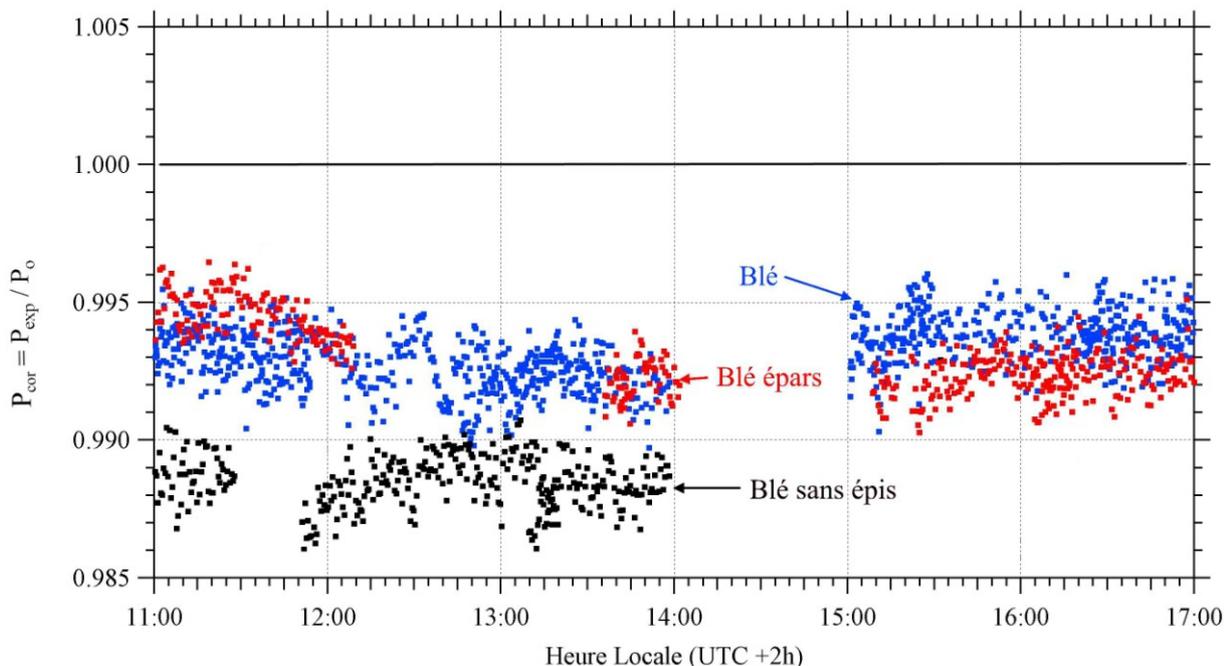


Figure IV.7 : Évolution diurne des profondeurs expérimentales corrigées pour les 3 cibles de blé (mesures effectuées entre le 10 et le 17 juillet 2009).

Les trois cibles présentent des valeurs stables sur la plage de mesure avec des valeurs légèrement supérieures avant midi. Les valeurs moyennées entre 11 h 00 et 17 h 00 sont similaires entre le blé et le blé épars. Le blé sans épis présente une valeur moyenne de P_{cor} inférieure.

La valeur de P_{cor} inférieure à 1 se traduit en terme de mesure comme une fluorescence fictive positive. Le tableau IV.1 reprend les profondeurs expérimentales moyennées entre 13 h 30 et 14 h 00 sur les 2 cibles de la figure IV.7 ainsi que la valeur pour le sol nu. Sont également indiquées, les contributions relatives de la fluorescence à la luminance (Frc) équivalentes à cette valeur de P_{cor} (pour une profondeur référence de 5).

	P_{cor}	Frc équivalente (pour $P_{ref}=5$)
Sol Nu	0,998	0,0005
Blé	0,993	0,0017
Blé épars	0,993	0,0017
Blé sans épis	0,988	0,00305

Tableau IV.1 : Profondeur expérimentale de quatre cibles par beau temps et contribution relative de la fluorescence à la luminance (Frc), données de la figure IV.7 moyennée entre 13 h 30 et 14 h 00

L'écart à 1 de la profondeur expérimentale corrigée sur une cible non fluorescente est interprété comme un biais de la mesure de fluorescence. Comme ce biais présente une valeur similaire sur le blé et le blé épars, et une valeur plus importante sur le blé sans épis, on retiendra que le biais sur la profondeur corrigée est sensible en premier lieu à la géométrie du couvert.

Les valeurs de Frc fictives mesurées sur le blé jaune (non fluorescent) ne peuvent pas être comparées directement avec le niveau de Frc d'un couvert vert (fluorescent) car la réflectance du couvert évolue lors de sa sénescence. Ainsi la BRDF qui conditionne le niveau de Frc fictive sur le blé vert n'est pas obligatoirement le même que pour le couvert jaune. On calculera dans la [partie 3.3.3](#) la Frc pour un couvert mature.

L'intérêt principal des mesures sur le blé sénéscent est d'isoler l'effet de BRDF sur une cible non fluorescente pour étudier son comportement, particulièrement en fonction des conditions d'éclairement.

IV.3.2.2. Observation sous différentes conditions d'éclairement

Pour étudier la variabilité de la mesure dans les conditions lumineuses intermédiaires, on trace les mesures non moyennées de la profondeur expérimentale en fonction d'un indice du régime lumineux : la fraction de rayonnement diffus.

La fraction de rayonnement diffus est le rapport de l'intensité de l'éclairement diffus sur l'intensité de l'éclairement total. Il a été mesuré au cours de cette campagne à l'aide d'un instrument dédié qui mesure en plus les profondeurs des bandes d'absorption dans l'éclairement diffus et total. Malheureusement, la fréquence de mesure de cet instrument ne permet pas de suivre la fraction de rayonnement diffus à la même cadence que TriFLEX lors des transitions lumineuses. La fraction de rayonnement diffus est donc estimée à partir de P_{ref} et de l'éclairement mesuré par TriFLEX. L'[annexe B](#) présente l'instrument dédié à la mesure de l'éclairement, ces principaux résultats ainsi que la description de l'estimateur de la fraction de rayonnement diffus.

La [figure IV.8](#) présente l'évolution de P_{exp} en fonction de l'estimateur de la fraction de rayonnement diffus. Les mesures sont effectuées sur différentes cibles entre 12 heures et 16 heures pour 5 jours consécutifs. Le blé sans épis n'a pas été tracé car le nombre de points de mesures est faible et la dynamique de la fraction de rayonnement diffus pour cette cible est limitée à [0,2 ; 0,4]. La valeur de P_{ref} durant ces mesures va de 6 pour des fractions de rayonnement diffus de 0,2 jusqu'à 25 pour des fractions de rayonnement diffus de 1.

L'évolution de la P_{exp} avec l'estimateur de fraction de rayonnement diffus fait apparaître un minimum pour un régime lumineux intermédiaire. On observe une diminution générale de la P_{exp} quand la fraction diffuse croît avec un épaulement vers une fraction diffuse de 0,7, surtout pour le blé épars et le sol nu.

Pour les trois cibles présentées dans la [figure IV.8](#), on observe un minimum de la P_{exp} pour une fraction de rayonnement diffus comprise entre 0,5 et 0,7. Par ailleurs, la P_{ref} croît avec la fraction de rayonnement diffus. Or on peut voir dans la [figure IV.3](#) que pour une même P_{exp} l'émission de fluorescence calculée est plus faible si elle est calculée pour une P_{ref} plus grande. Ainsi l'émission de fluorescence fictive n'est pas maximum pour les fractions de rayonnement diffus les plus élevées mais pour des valeurs médianes. Nous avons calculé qu'elle pouvait atteindre dans ces cas jusqu'au double de l'émission de fluorescence d'un couvert végétal.

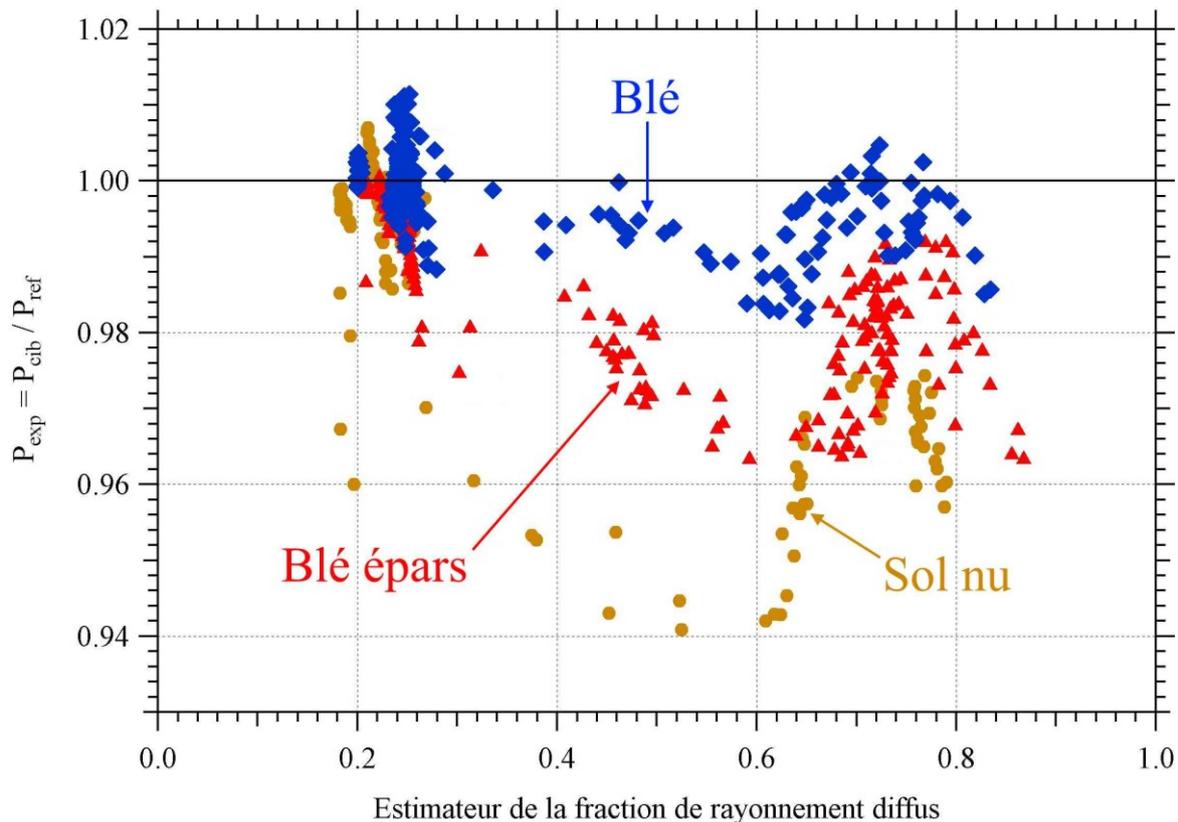


Figure IV.8 : Evolution de la profondeur expérimentale en fonction de la fraction de rayonnement diffus pour différentes cibles. La fraction de rayonnement diffus est estimée à partir du PAR et de la profondeur référence de TriFLEX. Les mesures sont réalisées entre 12 h 00 et 16 h 00 du 10 au 17 juillet 2009. La profondeur mesurée sur la référence pour ces mesures va de 6 pour un estimateur de la fraction de rayonnement diffus de 0,2 à 25 pour un estimateur de la fraction de rayonnement diffus valant 1.

Après avoir observé l'évolution des P_{exp} pour toutes les conditions d'éclairement mesurées (figure IV.8), on s'intéressera aux cas particuliers mais plus fréquents des régimes d'éclairement extrême (figure IV.9). Pour cela, on sélectionne des mesures effectuées aux mêmes heures mais correspondant d'une part à une fraction de rayonnement diffus inférieure à 0,3 et d'autre part, supérieure à 0,8.

La figure IV.9 présente la P_{exp} mesurée entre 15 h et 16 h pour deux jours voisins. Les mesures par éclairement direct majoritaire sont effectuées sous un ciel dégagé le 10 septembre. Les mesures par éclairement diffus majoritaire sont effectuées sous une couverture nuageuse importante le 15 septembre. Les conditions d'éclairement plus variables expliquent les écarts types plus importants pour les signaux par temps diffus majoritaire.

La figure IV.7 fait également apparaître le niveau P_0 pour 15h30. Comme on l'a dit précédemment, il sert de référence pour évaluer la diminution de P_{exp} pour les mesures par direct majoritaire uniquement.

Pour les deux régimes d'éclairement extrêmes, la P_{exp} du blé sans épis est inférieure à celle du blé épars et du blé intact qui présente des valeurs voisines. Cette observation est cohérente avec la figure IV.7.

Pour chaque cible, la valeur de P_{exp} mesurée par éclairement diffus majoritaire est significativement inférieure à la valeur de P_{exp} mesurée aux mêmes horaires par éclairement direct majoritaire.

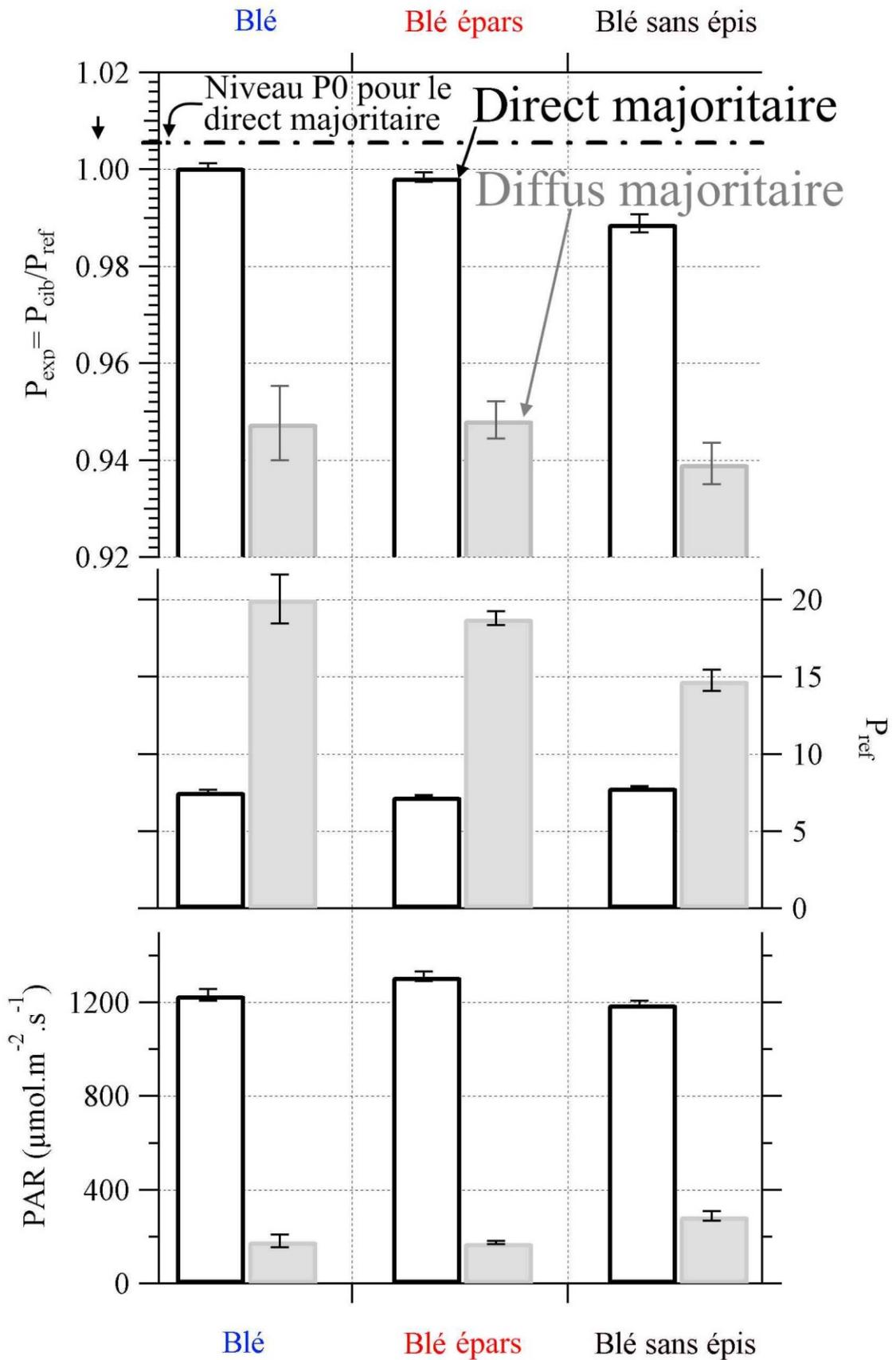


Figure IV.9 Profondeur expérimentale pour différentes cibles entre 15 h 15 et 16 h 00 pour des régimes lumineux différents. **Noir** : rayonnement direct majoritaire (10 septembre 2009). **Gris** : rayonnement diffus majoritaire (15 septembre 2009). Les barres d'erreurs sont les écarts types.

Rappelons que le régime de rayonnement diffus majoritaire se différencie du régime de direct majoritaire par une profondeur du rayonnement diffus plus grande et une intensité très faible du rayonnement direct. La différence pour chaque cible entre P_{exp} diffus et P_{exp} direct peut s'interpréter comme une interception plus ou moins grande des différents rayonnements par les cibles relativement à la référence. Au premier ordre, on peut retenir que la diminution de la profondeur expérimentale par régime diffus majoritaire équivaut à ce que la référence intercepte moins de rayonnement direct que les différentes cibles. Cette observation est cohérente avec la mesure réalisée en 2007 au sein de l'équipe fluorescence (Fournier, 2007).

Mais la variation simultanée de l'intensité de l'éclairement direct et de la profondeur associée à l'éclairement diffus rend délicat une interprétation directe. On s'appuiera donc sur une modélisation de l'effet.

IV.4. Modélisation

Dans cette partie, je propose une mise en équation de l'éclairement et de la réflectance bidirectionnelle permettant de représenter les variations de profondeur expérimentale rencontrées. Rappelons que l'on s'intéresse au biais de la mesure passive (FLP) associé à la différence des BRDF cible et référence plongés dans un éclairage anisotrope. On décrit donc dans un premier temps l'éclairement dans la bande d'absorption et les réflectances.

IV.4.1. Description des quantités

Pour appréhender cet effet, il faut considérer l'éclairement naturel au niveau du sol et la réflectance des cibles en télédétection. Ces deux objets sont complexes et peuvent être représentés de multiples façons.

Ici, nous choisissons les simplifications qui permettent d'accéder aux principales tendances de l'effet étudié sans perdre de sa généralité. Bien sûr, le lecteur gardera à l'esprit que même si l'éclairement est regroupé en deux familles (directe et diffuse), chaque paramètre qui décrit l'éclairement suit une distribution angulaire continue et variable que nous ne ferons qu'approcher en les regroupant par famille.

IV.4.1.1. Description de l'éclairement

Le rayonnement solaire reçu au niveau du sol est modifié par deux mécanismes principaux : l'absorption par les gaz et la diffusion par les molécules gazeuses et les aérosols. Notre mesure repose sur la mesure des luminances aux longueurs d'ondes fortement absorbées par le dioxygène atmosphérique.

On peut décrire l'éclairement selon sa direction d'incidence. A chaque direction d'incidence, on va associer une intensité du rayonnement et une profondeur des bandes d'absorption. Ces deux paramètres résultent de la distribution du parcours optique des photons venant de cette direction d'incidence (Scholl, 2006).

Pour plus de simplicité, on décrira dans notre étude l'éclairement en deux rayonnements :

- le *rayonnement direct* venant du disque solaire. Il contient principalement de la lumière venant du soleil, mais aussi de l'atmosphère et de l'environnement. Sa fonction de distribution des trajets optiques est largement dominée par le trajet direct soleil-cible ;
- le *rayonnement diffus* venant de l'hémisphère supérieur amputé du disque solaire. Il contient de la lumière venant de l'atmosphère et de l'environnement. Sa fonction de distribution des trajets optiques varie avec les conditions atmosphériques.

La somme de ces deux rayonnements sera appelée *rayonnement total*. Chacun de ces rayonnements (notés respectivement I^{dir} , I^{diff} , I^{tot}) est associé à une valeur de l'éclairement au fond des bandes d'absorption I_{in} et en dehors de cette bande I_{out} . Les profondeurs sont définies comme les rapports de ces intensités $P = I_{out}/I_{in}$. On pose donc le système suivant :

$$\left\{ \begin{array}{l} I_{in}^{tot} = I_{in}^{dir} + I_{in}^{diff} \\ I_{out}^{tot} = I_{out}^{dir} + I_{out}^{diff} \\ P^{tot} = \frac{I_{out}^{tot}}{I_{in}^{tot}} \\ P^{diff} = \frac{I_{out}^{diff}}{I_{in}^{diff}} \\ P^{dir} = \frac{I_{out}^{dir}}{I_{in}^{dir}} \end{array} \right. \quad (IV.8)$$

et la profondeur globale de l'éclairement notée P^{tot} s'écrit :

$$P^{tot} = \frac{I_{out}^{tot} P^{diff} P^{dir}}{I_{out}^{dir} P^{diff} + I_{out}^{diff} P^{dir}} = \frac{I_{in}^{diff} P^{diff} + I_{in}^{dir} P^{dir}}{I_{in}^{tot}} \quad (IV.9)$$

La fraction de rayonnement direct (notée SUNL) est définie de manière similaire à la fraction de rayonnement diffus (notée SKYL). C'est la portion de ce rayonnement dans l'éclairement total :

$$\left\{ \begin{array}{l} SKYL = I_{out}^{diff} / I_{out}^{tot} \\ SUNL = I_{out}^{dir} / I_{out}^{tot} \\ SKYL = 1 - SUNL \end{array} \right. \quad (IV.10)$$

Ainsi P^{tot} s'écrit :

$$P^{tot} = \frac{P^{diff} P^{dir}}{SUNL \times P^{diff} + SKYL \times P^{dir}} = \frac{P^{diff} \times P^{dir}}{(1 - SKYL) \times P^{diff} + SKYL \times P^{dir}} \quad (IV.11)$$

La [figure IV.10](#) présente schématiquement la distribution des intensités hors bande (out) et dans la bande d'absorption (in) ainsi que les profondeurs en représentation polaire pour les rayonnements diffus, direct et total.

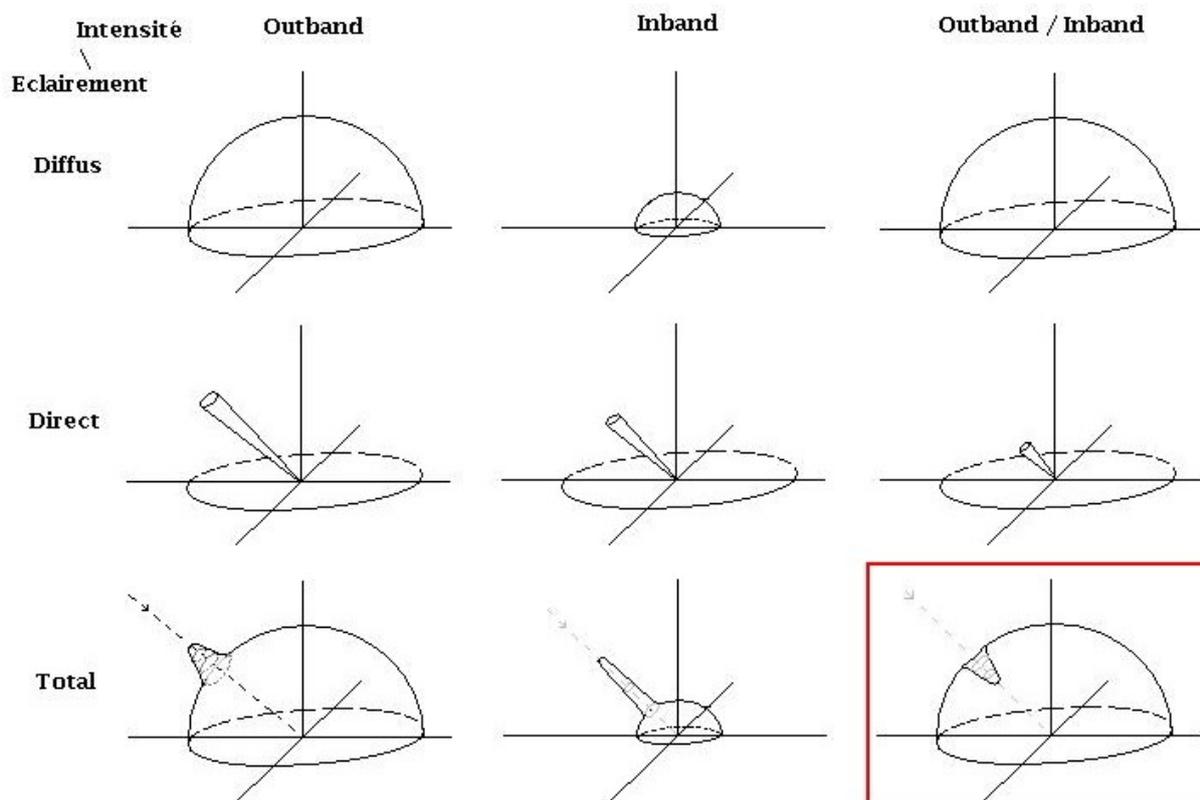


Figure IV.10 : Illustration schématique de la distribution polaire des intensités et profondeurs de l'éclairement au niveau du sol.

IV.4.1.2. Définition des réflectances

La nomenclature de la réflectance est un domaine vaste et on peut définir autant de réflectances qu'il y a de moyens de la mesurer, voire de la penser (Nicodemus *et al.* 1977, Schaepman-Strub *et al.* 2006). Usuellement en télédétection des surfaces, on considère l'albédo et le facteur de réflectance qui intègrent toutes les directions d'incidence d'éclairement. Le premier intègre toutes les directions d'observation et le second se limite à une direction d'observation. Dans notre cas, ces paramètres sont insuffisants pour décrire la réponse à la distribution des éclaircements dans et hors de la bande. On utilisera des *fonctions de distributions* de la réflectance pour en déduire des *facteurs de réflectance* adaptés à notre étude.

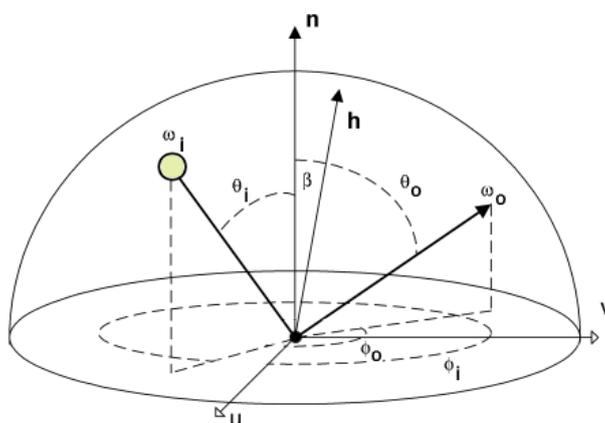


Figure IV.11 : Définition des paramètres géométriques de la BRDF.

Les *fonctions de distribution* de la réflectance les plus courantes sont :

- BRDF = $f(\theta_i, \Phi_i, \theta_o, \Phi_o)$ Bidirectional Reflectance Distribution Function. Elle exprime la proportion relative (normalisée) du rayonnement issue d'une direction d'incidence réfléchi vers une direction d'observation.

La BRDF est la représentation la plus complète pour décrire la réflectance effective d'une cible réelle. Il est communément admis que les réflectances des couverts végétaux ne sont pas isotropes et que les variations dans leurs distributions de réflexion sont liées à leurs structures. La réflectance de la végétation est composée d'un terme de réflexion isotrope et d'un terme de réflexion directionnelle composée de la réflexion spéculaire et du hot spot.

- HDRF = $f(\theta_o, \Phi_o) = \int_{-\pi/2}^{\pi/2} \int_0^{2\pi} BRDF \cdot d\theta_i \cdot d\Phi_i$ Hemispherical Directional Reflectance

Function. Elle exprime la proportion du rayonnement venant de tout l'hémisphère supérieur réfléchi vers une direction d'observation donnée.

Les *facteurs de réflectance* sont des grandeurs sans dimension correspondant au rapport de 2 luminances : la luminance observée sur une cible divisée par la luminance observée sur une référence lambertienne en lieu et place de la cible, toutes choses égales par ailleurs.

Dans notre cas, on se place en visée nadir $\theta_o = 0$, $\phi_o = [0 ; 2\pi]$. Nous définirons donc pour notre étude les facteurs de réflectance suivants :

- DNRF directional nadir reflectance factor. Il est égal à la réflectance bidirectionnelle intégrée sur un angle solide d'éclairement correspondant au disque solaire et un angle solide d'observation correspondant à la pupille de l'instrument. L'instrument de mesure étant fixe et en visée Nadir, ce facteur dépend uniquement de l'azimut et de l'élévation du soleil. Il sera noté plus bas R^{dir} pour réflectance directe ;
- HNRF hemispherical nadir reflectance factor. Il est égal au HDRF intégré sur un angle solide d'observation correspondant à la pupille de l'instrument. Il ne dépend d'aucun autre paramètre géométrique de la mesure. Il sera noté plus bas R^{diff} pour réflectance diffuse.

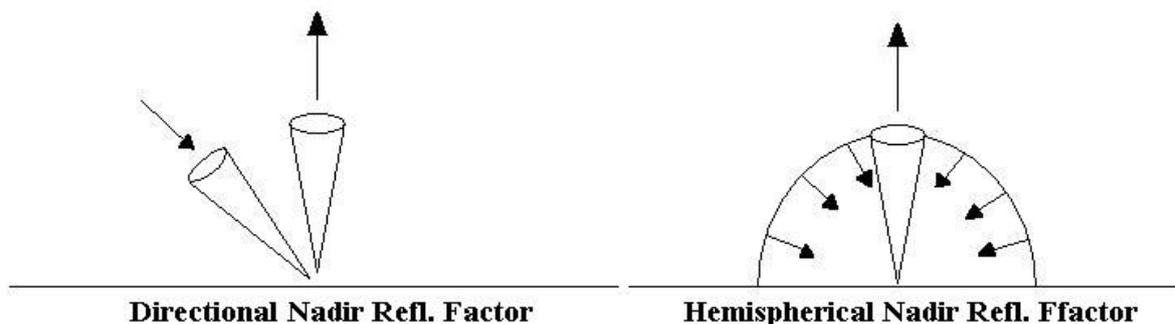


Figure IV.12 : Illustration du DNRF - éclairage directionnel et observation nadir (à gauche) et du HNRF - éclairage hémisphérique et observation nadir (à droite).

On remarquera que HNRF correspond à la moyenne des DNRF intégrée sur l'hémisphère supérieur des directions d'incidences. Ainsi HNRF existe dans l'intervalle des valeurs de DNRF pour une même cible. Pour une cible lambertienne DNRF = HNRF. Pour la plupart des cibles naturelles, DNRF connaît une variation réduite. De manière générale, DNRF et HNRF sont du même ordre.

IV.4.2. Mise en équation

IV.4.2.1. Influence de la BRDF en terme de profondeur expérimentale

On appellera profondeur vue, la profondeur des bandes d'absorption du rayonnement issu de la cible. On décompose l'éclairement et la réflectance en terme diffus et direct. La profondeur vue sur une cible n'est donc pas la profondeur totale de l'éclairement incident. On définit P_{vue} comme :

$$P_{vue} = \frac{I_{out}^{tot} R^{tot}}{I_{in}^{tot} R^{tot}} = \frac{I_{out}^{dif} R^{dif} + I_{out}^{dir} R^{dir}}{I_{in}^{dif} R^{dif} + I_{in}^{dir} R^{dir}} \quad (IV.12)$$

On peut exprimer P_{vue} sans écrire I^{dif} et I^{dir} :

$$P_{vue} = \frac{I_{in}^{tot} P^{diff} P^{dir} (R^{dir} - R^{diff}) + I_{out}^{tot} (P^{diff} R^{diff} - P^{dir} R^{dir})}{I_{out}^{tot} (R^{diff} - R^{dir}) + I_{in}^{tot} (P^{diff} R^{dir} - P^{dir} R^{diff})} \quad (V.13)$$

Pour la cible, cette expression s'écrit :

$$P_{cib} = \frac{I_{in}^{tot} P^{diff} P^{dir} (R_{cib}^{dir} - R_{cib}^{diff}) + I_{out}^{tot} (P^{diff} R_{cib}^{diff} - P^{dir} R_{cib}^{dir})}{I_{out}^{tot} (R_{cib}^{diff} - R_{cib}^{dir}) + I_{in}^{tot} (P^{diff} R_{cib}^{dir} - P^{dir} R_{cib}^{diff})} \quad (V.14)$$

Pour une référence lambertienne, on a $R_{ref}^{diff} = R_{ref}^{dir} = R$ donc

$$P_{ref} = \frac{I_{out}^{tot} (P^{diff} - P^{dir})}{I_{in}^{tot} (P^{diff} - P^{dir})} = P^{tot} \quad (IV.15)$$

Et ainsi,

$$P_{exp} = \frac{P_{cib}}{P_{ref}} = \frac{P_{vue}}{P^{tot}} \quad (IV.16)$$

IV.4.2.2. Influence de la BRDF sur l'estimateur de fluorescence

On a vu dans l'équation IV.5 que l'estimateur de fluorescence selon Plascyk basé sur une différence des profondeurs cible et référence sans effet de différence d'interception s'écrit :

$$F_{rc} = \frac{1 - P_{exp}}{P_{exp} \times (P_{ref} - 1)}$$

On peut estimer le biais d'interception en l'absence de fluorescence en remplaçant P_{exp} par P_{vue} / P^{tot} .

Pour exprimer l'erreur induite sur la fluorescence estimée, on considère le système IV.16 en s'appuyant sur la formulation proposé par Plascyk (système IV.2). On note L_{out}^{ref} et L_{in}^{ref} les luminances provenant de la référence (notées a et b dans le système IV.2), L_{out}^{cib} et L_{in}^{cib} celles issues de la cible (notées c et d dans le système IV.2).

$$\begin{cases} L_{out}^{ref} = I_{out}^{dir} \times R_{ref}^{dir} + I_{out}^{diff} \times R_{ref}^{diff} \\ L_{in}^{ref} = I_{in}^{dir} \times R_{ref}^{dir} + I_{in}^{diff} \times R_{ref}^{diff} \\ L_{out}^{cib} = I_{out}^{dir} \times R_{cib}^{dir} + I_{out}^{diff} \times R_{cib}^{diff} + F \\ L_{in}^{cib} = I_{in}^{dir} \times R_{cib}^{dir} + I_{in}^{diff} \times R_{cib}^{diff} + F \\ F^{obs} = \left(L_{out}^{cib} - L_{out}^{ref} \times \frac{L_{out}^{cib} - L_{in}^{cib}}{L_{out}^{ref} - L_{in}^{ref}} \right) \end{cases} \quad (IV.17)$$

Avec F la fluorescence du couvert et F^{obs} la fluorescence déduite des observations. L'erreur sur la fluorescence mesurée s'écrit :

$$F^{obs} - F = (R_{cible}^{dir} R_{ref}^{diff} - R_{cible}^{diff} R_{ref}^{dir}) \times \frac{I_{out}^{dir} I_{out}^{diff} (P^{diff} - P^{dir})}{I_{in}^{diff} (P^{diff} - 1) P^{dir} R_{ref}^{diff} + I_{in}^{dir} (P^{dir} - 1) P^{diff} R_{ref}^{dir}} \quad (IV.18)$$

L'erreur $\varepsilon = (F^{obs} - F) / I^{tot}$ permet d'exprimer l'erreur en terme intensif sans unité. Si on considère que la référence est lambertienne et parfaite ($R_{ref}^{diff} = R_{ref}^{dir} = 1$) alors l'erreur s'écrit :

$$\varepsilon = \frac{I_{out}^{dir}}{I^{tot}} \times (R_{cible}^{dir} - R_{cible}^{diff}) \times \frac{I_{out}^{diff} (P^{diff} - P^{dir})}{I_{in}^{diff} (P^{diff} - 1) P^{dir} + I_{in}^{dir} (P^{dir} - 1) P^{diff}} \quad (IV.19)$$

Cette erreur est indépendante de la fraction de fluorescence. Ainsi l'erreur se manifeste comme une contribution additionnelle de fluorescence apparente. Elle sera la même quelque soit le niveau de fluorescence.

On peut l'exprimer en terme de F_{rc} en la divisant par la réflectance ($R = R_{cib}^{tot} / R_{ref}^{tot}$) à la longueur d'onde de mesure soit environ 0.5 dans la bande A et environ 0.05 dans la bande B.

L'erreur d'interception a été calculée à l'aide de la formulation simple du calcul de la fluorescence proposé par Plascyk. Mais l'erreur d'interception peut aussi être exprimée pour d'autres calculs de la fluorescence comme les méthodes d'ajustements spectrales (Meroni *et al.*, 2006).

IV.4.3. Discussion de l'équation d'interception

L'équation IV.19 est appelée l'équation d'interception. On s'intéresse ici à l'amplitude et au signe de la contribution additionnelle au signal de fluorescence. Dans la suite, nous appellerons de même ce phénomène 'effet d'interception'.

IV.4.3.1. Etude de la plage de variabilité des termes

On identifie dans l'équation IV.19 trois termes multiplicatifs dont deux (notés A et C) portent sur l'éclairement et un (noté B) porte sur la différence de réflectance entre cible et référence.

$$\varepsilon = A \times B \times C$$

- Le premier terme $A = \frac{I^{dir}}{I^{tot}}$ est un terme d'éclairement. Il renseigne sur la fraction de rayonnement direct. La mesure éclairomètre nous indique que la fraction de rayonnement direct est comprise entre 0,1 et 0,9 et que les cas extrêmes [0,1 ; 0,3] et [0,7 ; 0,9] sont les plus fréquents. Si la fraction de rayonnement diffus tend vers 1, alors la fraction de rayonnement direct, ainsi que ε , tendent vers 0. L'erreur est minimisée pour un rayonnement quasi-diffus.
- Le second terme $B = R_{cible}^{dir} R_{ref}^{diff} - R_{cible}^{diff} R_{ref}^{dir} \in [-1; 1]$ correspond au terme de réflectance. On peut simplifier en considérant que $R_{ref}^{diff} = R_{ref}^{dir} = R_{ref}$ si la référence est lambertienne alors $B = R_{ref} \times (R_{cib}^{dir} - R_{cib}^{diff})$. On remarquera que l'effet d'interception est nul si la réflectance diffuse de la cible égale sa réflectance directe.

Le terme B vaut dans notre cas de mesure en visée Nadir DNRF – HNRF. Le modèle SAIL (Verhoef, 1984) donne les bornes de ce terme dans la gamme infrarouge pour les principaux types de couverts :

- $[5 \times 10^{-2}; 0,17]$ pour un couvert érectophile ;
- $[3 \times 10^{-2}; 6,5 \times 10^{-2}]$ pour un couvert planophile ;
- et $[-3 \times 10^{-3}; 0,1]$ pour un couvert sphéroïdal.

On prendra comme valeur moyenne et pour un couvert sphéroïdal la valeur de 5×10^{-2} .

Une autre manière de se faire une idée des tendances de B est de considérer la figure IV.13. Elle montre l'évolution diurne de la réflectance (HNRF) mesuré avec TriFLEX en 2010 sur un couvert de blé vert pour un jour de ciel couvert et un jour de ciel dégagé. La différence de ces deux cycles diurnes est un estimateur du terme B. En effet HNRF un jour de direct majoritaire est essentiellement influencé par le rayonnement solaire direct et HNRF un jour couvert est proche de HNRF réel associé à une distribution constante du rayonnement omnidirectionnel. Ainsi, $HNRF_{dégagé} - HNRF_{couvert}$ est un estimateur de DNRF-HNRF.

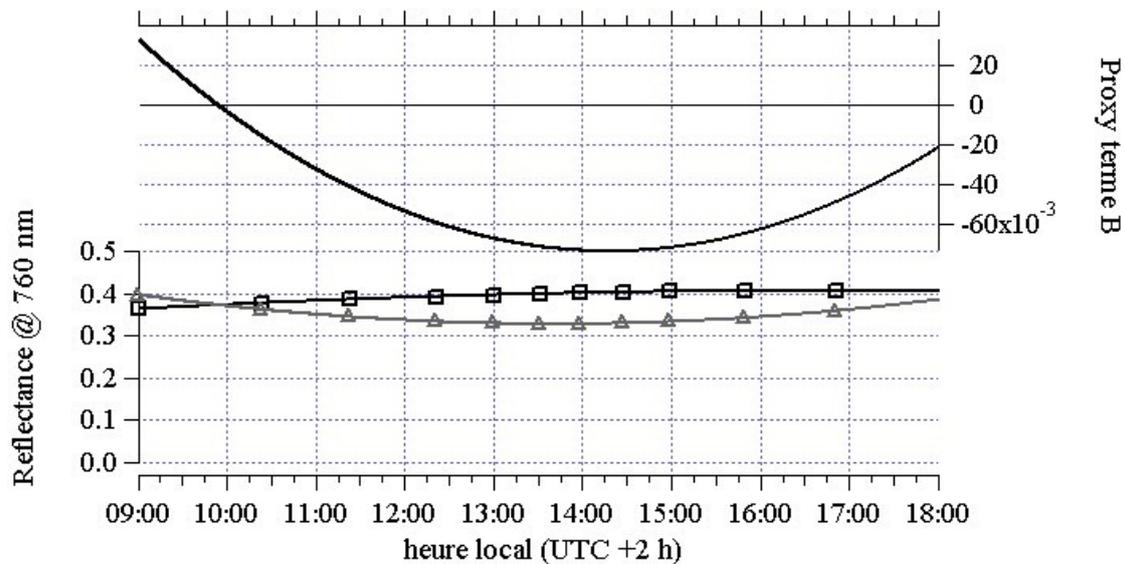


Figure IV.13 : Réflectances proches infrarouge d'un couvert de blé vert mesurées avec TriFLEX et estimateur du terme de réflectance déduit. **En bas** réflectances (HNRF) pour un jour couvert (20 mars 2010, diffus majoritaire, ■) et pour un jour dégagé (1^{er} avril 2010, direct majoritaire, ▲). **En haut** estimateur du terme B de réflectance obtenu par HNRF jour dégagé – HNRF jour couvert.

- Le troisième terme $C = \frac{I^{diff} (P^{diff} - P^{dir})}{I^{diff} (P^{diff} - 1)P^{dir} + I^{dir} (P^{dir} - 1)P^{diff}}$ est un autre

terme d'éclairément. Il dépendra de la proportion relative des rayonnements diffus et directs ainsi que de la valeur de leurs profondeurs respectives. Ce terme est celui dont les variations sont les plus difficiles à représenter. Pour un aperçu de son comportement diurne, on se réfèrera à la partie simulation.

On peut néanmoins dégager quelques tendances et bornes extrêmes de la forme de cette expression :

- si la profondeur du rayonnement diffus est égale à la profondeur du rayonnement direct, alors l'erreur est nulle. Comme illustré par la mesure dans la [figure B.3 \(annexe B\)](#) ou la modélisation dans la [figure IV.14](#), cette situation se produit à deux instants de la journée. Pour les mesures effectuées à Avignon, en été, ces instants se situent entre 1 et 2 heures des levers et couchers du soleil quand l'élévation solaire avoisine les 30° ;
- entre ces deux instants, $P^{diff} > P^{dir} > 1$ donc $C > 0$. Pour le cas présent de la bande O₂A à 760 nm, on a $5 < P^{dir} < P^{diff}$ et $0 < SKYL < 0,9$ alors $C < 1/4$;
- si $I^{diff} \ll I^{dir}$ ou $I^{dir} \ll I^{diff}$, alors l'erreur tend vers 0. On retrouve la tendance selon laquelle l'effet d'interception est maximum pour les régimes d'éclairément intermédiaire.

Il est important de noter que le terme C va dépendre de la résolution spectrale de l'instrument utilisé. En effet un instrument de résolution plus élevé mesurera une profondeur plus grande dans une même bande. Il aura de plus une valeur différente pour des bandes spectrales différentes. Nous reviendrons dans la partie 4.3.2 sur l'estimation de cet effet pour la bande B de l'oxygène.

IV.4.3.2. Bornage des effets attendus

Tous les termes de cette équation sont sans dimension. On remarquera que les termes A et C concernent l'éclairement uniquement et que le terme B concerne la réflectance uniquement. Quand on considère le terme $A \times C$, on constate que l'effet est maximum pour un mélange équivalent des rayonnements diffus et directs.

On a $0 \leq A \leq 1$, ainsi que $-1 \leq B \leq 1$, et $0 < C \leq 1/4$. On remarquera que l'erreur $-1/4 < A \times B \times C < 1/4$ peut être négative comme positive. L'erreur potentielle est donc bornée en valeur absolue et de signe variable. Elle va dépendre de l'heure de la journée, du régime lumineux, des BRDF de la cible et la référence et de la résolution spectrale de l'instrument. Si on compare cette valeur à l'émission d'un couvert dans la bande O_2A dont le F_{rc} est de l'ordre de 0.01, l'erreur ne peut dépasser 50 fois la mesure.

IV.4.3.3. Etude de cas

Pour une estimation plus précise, on se place dans 3 cas de figure caractéristiques. Un temps dégagé de direct majoritaire, un temps très couvert de diffus majoritaire et un temps intermédiaire à midi. Le terme B est évalué par simulation numérique avec le modèle SAIL pour un couvert sphéroïdal mature (vert). On pourra donc comparer directement l'erreur avec la Frc de 0.01 dans la bande O_2B .

Cas	paramètre			termes de l'erreur			Erreur ϵ (% d'une Frc de 0.01)
	SKYL	p^{dir}	p^{diff}	A	B	C	
Dégagé	0.2	5	7	0,8	0,05	0,014	0.0011 ($\approx +11\%$)
Couvert uniforme	0.8	5	10	0,2	0,05	0,091	0.0018 ($\approx +18\%$)
Intermédiaire	0.5	5	10	0,5	0,05	0,058	0.0028 ($\approx +28\%$)

Tableau IV.2 : Étude de cas de l'erreur d'interception dans la bande O_2A . Erreur d'interception exprimée en pourcentage d'une contribution de la fluorescence à la radiançe (f_{rc}) de 0,01.

Pour un jour de temps dégagé, l'erreur de fluorescence additionnelle est de l'ordre des incertitudes et bruits de mesures. De plus, elle sera stable et ne dépendra que de l'élévation solaire.

Pour les cas intermédiaires, la simulation est nécessaire pour quantifier l'erreur qui peut dépasser la valeur calculée dans le [tableau IV.2](#) pour atteindre un niveau de l'ordre de la fluorescence à 760 nm.

IV.5. Simulation

La simulation numérique permet l'étude indépendante des différents paramètres pouvant influencer l'interception. Elle permet, entre autres, de faire varier les paramètres d'éclairement un à un et ainsi de simuler des cas de mesures expérimentales difficilement reproductibles comme les transitions lumineuses.

Comme exprimé dans l'équation IV.19, l'erreur d'interception peut être écrite comme le produit d'un terme d'éclairement et d'un terme de réflectance. On modélisera indépendamment la réflectance et l'éclairement. Après l'évaluation des résultats de la simulation face aux mesures expérimentales en visée nadir sur le blé sénescant, j'étends les résultats du modèle aux cibles non sénescantes et aux autres angles d'observations.

IV.5.1. Eclairement

Les deux modèles d'éclairement disponibles sont un modèle physique de transfert radiatif, MODTRAN, ainsi qu'un modèle heuristique fondé sur les observations conjointes de l'éclairomètre et de TriFLEX.

IV.5.1.1. MODTRAN

MODTRAN est un modèle moyenne résolution de transfert radiatif atmosphérique largement utilisé dans la communauté de la télédétection et de la physique de l'atmosphère. L'atmosphère est modélisée par couches horizontalement homogènes. Les propriétés optiques liées aux contenus en gaz et en aérosol de chaque couche sont issues de modèles pré-établis ou peuvent être renseignées par l'utilisateur pour une plus grande précision. MODTRAN résout l'équation du transfert radiatif dans l'atmosphère en prenant en compte les effets d'absorption/émission et de diffusion par les composés particuliers ou moléculaires de chaque couche, l'émission et la réflectance du sol et la réfraction sphérique dans l'atmosphère. (Berk *et al.*, 1987, 2003)

Il est utilisé ici pour simuler les rayonnements diffus et directs au niveau du sol dans les bandes d'absorptions atmosphériques O₂A. On calcule à partir des spectres du diffus descendant et du direct, les profondeurs diffuses et directes ainsi que la fraction de rayonnement diffus pour différentes heures de la journée.

Paramètre	Valeur	Paramètre	Valeur
<i>Calculation Option</i>	Correlation-K	<i>Solar irradiance source</i>	File Sun 2
<i>Correlation-K speed</i>	slow	<i>Triangular filter width</i>	2 cm ⁻¹
<i>Model Atmosphere</i>	MidLatSummer	<i>Aerosol model</i>	Aerosol Free Clouds
<i>Type of atmospheric path</i>	Slant path to ground	<i>Use Cloud Profile</i>	Standard cirrus
<i>Mode of execution</i>	Radiance W/ Scattering	<i>Ground alt. above sea</i>	0,032 km
<i>Multiple scattering</i>	MS on flux at observer	<i>Observer height</i>	0,033 km
<i>Atmospheric profile</i>	All to default	<i>Zenith Angle</i>	180°
<i>Water Vapor</i>	Default	<i>FWHM of slit function</i>	1 cm ⁻¹
<i>CO2 Mixing ratio</i>	385 ppmv	<i>Slit function type</i>	Gaussian
<i>Scattering algorithm</i>	disort	<i>Aerosol phase function</i>	Henye-Greenstein
<i>Disort Streams</i>	16	<i>Day of year</i>	197
<i>T° at first boundary</i>	default	<i>Observer latitude</i>	43,933
<i>Surface albedo</i>	1	<i>Observer longitude</i>	4,883

Tableau IV.3 : Paramètres utilisés pour la configuration de MODTRAN4. Altitude, latitude et longitude correspondent à la position de la plateforme expérimentale à Avignon.

La [figure IV.14](#) illustre les profondeurs directes et diffuses ainsi que la fraction de rayonnement diffus simulé pour le 16 juillet à Avignon. Les principaux paramètres de cette simulation sont donnés dans le [tableau IV.3](#). On dégrade ensuite les spectres haute résolution obtenus pour obtenir un spectre correspondant aux capacités spectrales de l'instrument utilisé.

On observe une évolution diurne importante de la profondeur du rayonnement direct. Cette évolution reflète la variation du trajet optique direct avec la masse d'air. La profondeur du rayonnement diffus est plus stable sur le cycle diurne. On remarquera les deux instants de la journée pour lesquels les profondeurs diffuses et directes sont égales. La fraction de rayonnement diffus est stable autour de 0,2 pour la simulation de ce jour de temps dégagé.

Le modèle par couche MODTRAN se prête très bien à la séparation effectuée ici en deux contributions (directionnelle et hémisphérique). Malheureusement, si on veut aller plus loin en décrivant les fonctions de distribution angulaire des intensités et des profondeurs de l'éclairement, les modèles par couches se trouveront rapidement limités.

IV.5.1.2. Modèle simple d'éclairement local

On simule le terme d'éclairement de l'erreur d'interception pour les jours de campagne, à l'aide d'un modèle simple basé sur l'observation effectuée avec l'éclairomètre. Il repose sur un ajustement effectué sur les courbes de profondeurs observées avec l'éclairomètre ([figure B.3](#) de l'annexe B).

Il représente l'évolution des paramètres d'éclairement pour un jour de beau temps :

- la profondeur du rayonnement direct varie entre 3,5 et 7 entre le midi solaire ($\approx 14h30$) et 19 heure ;

$$P_{dir} = 3,5 + (7 - 3,5) \times \left[\frac{|Heure locale - 14,5|}{5,5} \right]^4 \quad (IV.20)$$

- la profondeur du rayonnement diffus varie entre 4,5 et 6,5 entre le midi solaire ($\approx 14h30$) et 19 heure ;

$$P_{diff} = 4,5 + (6,5 - 4,5) \times \left[\frac{|Heure locale - 14,5|}{5,5} \right]^4 \quad (IV.21)$$

- la fraction de rayonnement diffus est constante (fixée à 0,2).

La [figure IV.14-A](#) illustre les profondeurs directes et diffuses ainsi que la fraction de rayonnement diffus simulée avec ce modèle. On observe sur cette figure une bonne adéquation avec les résultats du modèle MODTRAN excepté pour la profondeur du rayonnement diffus. Ceci s'explique par le fait que les mesures éclairomètres recueillent la contribution de l'environnement local (en particulier, les réflexions multiples sur les éléments surplombant le champ) alors que la simulation MODTRAN ne la prend pas en compte.

IV.5.1.3. Comparaison des modèles d'éclairement par beau temps

La [figure IV.14](#) montre les différents paramètres simulés à l'aide des deux modèles. La principale différence entre les résultats des deux modèles est la fraction de rayonnement diffus qui diminue vers le midi solaire pour le modèle d'éclairement local et qui augmente avec MODTRAN. Cette différence peut être due à deux effets :

- Les mesures de rayonnement diffus sur lesquelles s'appuient le modèle d'éclaircement local sont « contaminées » par de l'éclaircement diffus à travers un rayonnement d'environnement.
- Le rayonnement d'environnement effectif est fortement sous estimé par la simulation MODTRAN.

Le modèle d'éclaircement local est plus proche des mesures réalisées en 2009. On l'utilisera pour comparer la simulation aux mesures. Par contre, pour étudier les effets particuliers pour les heures proches du lever et du coucher du soleil on préférera utiliser le modèle MODTRAN qui rend bien compte des effets atmosphériques à ces heures.

La figure IV.14-C montre les termes d'éclaircement déduits de chacun des modèles pour l'instrument TriFLEX. On observe un résultat similaire entre 12 heures et 17 heures. L'erreur associée au choix du modèle sur cette plage horaire ne dépasse pas 3 %.

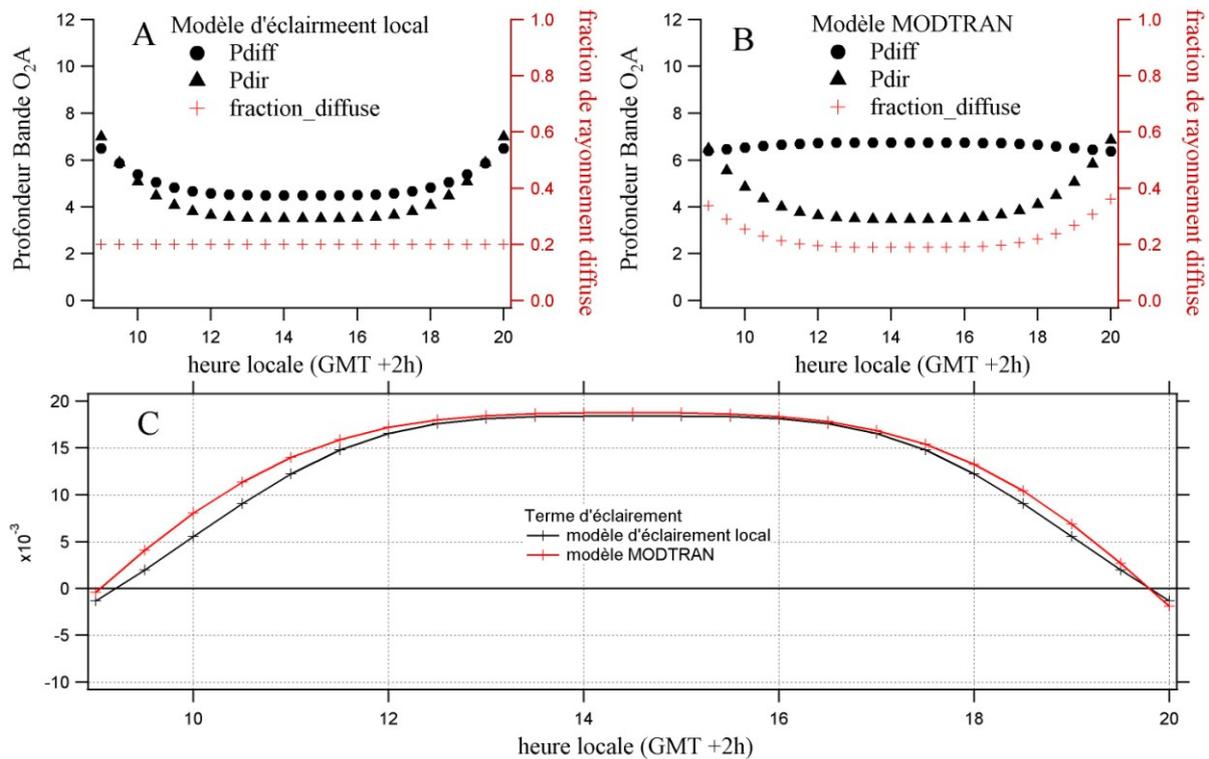


Figure IV.14 : Modélisation de l'éclaircement pour la bande O₂A. A- simulation MODTRAN, évolution diurne des profondeurs diffuses et directes ainsi que de la fraction de rayonnement diffus. B- Modèle d'éclaircement Local, évolution diurne des mêmes paramètres. C- Terme d'éclaircement de l'erreur d'interception pour les différents modèles d'éclaircement.

MODTRAN est un modèle très sensible aux paramètres atmosphériques. Malheureusement, on ne dispose pas d'une description complète des paramètres atmosphériques pour chaque jour de campagne. On pourra considérer les simulations MODTRAN à titre indicatif car elles présentent l'avantage de décrire avec une grande résolution spectrale les rayonnements diffus montants et descendants ainsi que le rayonnement direct au niveau du sol en fonction de l'heure du jour.

Le Modèle d'Eclaircement Local, quant à lui, est plus proche des observations réalisées sur la plateforme Avignon mais demandera un certain nombre de précautions pour l'appliquer à des jours de mesures éloignés de la période utilisée pour l'ajustement du modèle.

IV.5.1.4. Modèle pour les régimes d'éclairement intermédiaire

Les régimes d'éclairement intermédiaire recouvrent une large gamme de cas de figures depuis le fin cirrus voilant faiblement le soleil jusqu'au vaste et opaque cumulonimbus pouvant obscurcir presque tout le ciel en passant par les cumulus humilis épars parsemant le ciel et 'obturant' le rayonnement direct par intermittence. Pour représenter la diversité de ces cas de figures, il ne suffit pas seulement de faire varier la fraction de rayonnement diffus en conservant des valeurs fixes de profondeurs.

Un second modèle d'éclairement local est dédié aux transitions lumineuses. Il consiste à pouvoir faire varier les paramètres de l'éclairement en fonction de la fraction diffuse. Il est défini comme suit :

- la profondeur directe ne varie pas avec la fraction de rayonnement diffus même si l'intensité associée à cette contribution peut devenir nulle. Cette profondeur dépendra de l'heure uniquement. On prend la même formulation que pour un jour de beau temps voir l'équation IV.20 ;
- la profondeur diffuse dépend de la couverture nuageuse, comme la fraction de rayonnement diffus. Ces deux grandeurs augmentent quand un nuage masque le soleil. On va lier la profondeur diffuse et la fraction de rayonnement diffus à l'aide d'un ajustement basé sur les mesures TriFLEX sur 60 jours.

$$P_{diff} = P_{dir}(h) \times \left(1 + 3 \times \left[\frac{FractionDiffuse - 0,2}{0,8} \right]^k \right) \quad (IV.21)$$

Le terme $k > 0$ dépend fortement du type de couverture nuageuse. Pour les nuages fins qui entraînent une grande augmentation du diffus pour une faible diminution de l'éclairement direct, $k < 1$ pour les nuages très 'opaques' on a $k > 1$. En pratique des valeurs de k comprises entre 0,2 et 6 permettent de couvrir l'ensemble des cas de figure. La figure IV.15 représente l'évolution du paramètre P_{dir}/P_{diff} en fonction de la fraction de rayonnement diffus pour 3 valeurs de k .

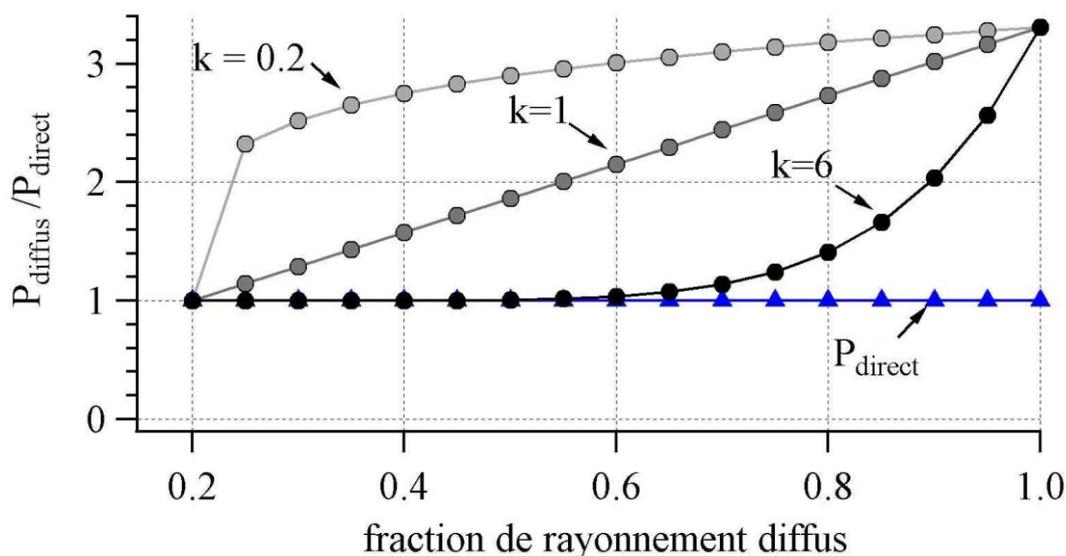


Figure IV.15 : Modélisation de la profondeur du rayonnement diffus en fonction de la fraction de rayonnement diffus pour différence indice k . en bleu la valeur de P_{dir} utilisé : 6,5 pour midi solaire en Juillet.

IV.5.2. Réflectance

On utilise le modèle SAIL pour calculer les réflectances directes et diffuses. SAIL (pour Scattering of arbitrary Inclined Leaves, Verhoef 1984) est un modèle de simulation de la réflectance des couverts végétaux largement utilisé par la communauté de la télédétection. Basé sur le modèle de Suits (1972), il repose sur un calcul par couche de couvert mais sépare le rayonnement en deux composantes directes et diffuses. Nous utilisons une version intégrant notamment le hot-spot implémenté dans Mathematica par J.Louis (Louis, 2004) dans le cadre du projet FLSAIL (Miller *et al.*, 2005). La géométrie du couvert est représentée par un indice de couverture foliaire et une distribution ellipsoïdale des inclinaisons foliaires.

Les paramètres sont :

- la réflectance du sol issue de la mesure ;
- la réflectance et la transmittance des feuilles du couvert issues de la mesure ;
- l'angle zénithal du soleil. Il est calculé pour chaque heure et chaque jour ;
- l'angle zénithal d'observation. On prend une visée nadir pour simuler la configuration TriFLEX ;
- l'angle azimutal entre les plans d'observation et d'éclairement solaire. Ce paramètre peut prendre n'importe quelle valeur pour une visée nadir ;
- les fractions de rayonnement direct et diffus. Pour valider le modèle face à la mesure de terrain, on utilise une fraction diffuse de 0,2. Puis, pour simuler l'effet d'interception, on accède aux réflectances diffuses et directes en prenant une fraction de rayonnement diffus respectivement égale à 0 et 1.

On ajuste les paramètres de structure en minimisant l'écart cumulé sur un cycle diurne entre les réflectances simulées avec SAIL et mesurées avec TriFLEX :

- le LAI, indice de surface foliaire, est la surface de feuille par surface de sol ;
- l'ellipsoïde de la distribution des inclinaisons foliaires est décrit par son excentricité. Cette grandeur prendra une valeur positive inférieure, égale ou supérieure à 1 pour représenter respectivement des couverts érectophiles, sphéroïdaux ou planophiles.

Les valeurs de ces paramètres utilisés pour la simulation sont résumées dans le [tableau IV.4](#)

Paramètre	Blé sénescant infra-rouge	Blé mature infra-rouge
ρ_{sol}	0.34	0.34
$\rho_{feuilles}$	0.6	0.47
$\tau_{feuilles}$	0.24	0.46
Surface foliaire	3	3.5
Excentricité	0.01	0.3

Tableau IV.4 : Paramètres utilisés pour la configuration des simulations SAIL. Les paramètres de structure sont ajustés sur les mesures TriFLEX. Les paramètres sont les mêmes pour les deux bande du blé mature.

La [figure IV.16](#) représente les résultats de la simulation de la réflectance pour la cible jaune. La [figure IV.16-A](#) montre l'évolution diurne de la réflectance mesurée un jour de beau temps et simulée avec SAIL pour une fraction de rayonnement diffus de 0,2. Les paramètres retenus pour le blé sénescant sont une surface foliaire de 3 et une excentricité de 0,01.

On constate que les courbes mesurées et simulées sont notablement différentes bien que ces dernières correspondent à un minimum de l'ajustement. Cette faible corrélation est probablement liée à la limitation d'un modèle turbide à représenter un couvert inhomogène verticalement. De plus, on sait que la formulation de la LIDF limite également la capacité de

SAIL à bien rendre compte des couverts très érectophiles comme le blé. Cette différence peut également provenir de la différence de fraction de rayonnement diffus entre la mesure et la simulation pour laquelle il est fixé à 0,2.

Néanmoins, on peut constater que la valeur de la réflectance mesurée se trouve comprise entre les réflectances diffuses et directes simulées pour les paramètres retenus (figure IV.16-B). La figure IV.16-C montre leur différence $R^{dir} - R^{diff}$ qui est le terme de réflectance de l'erreur d'interception de l'équation IV.19.

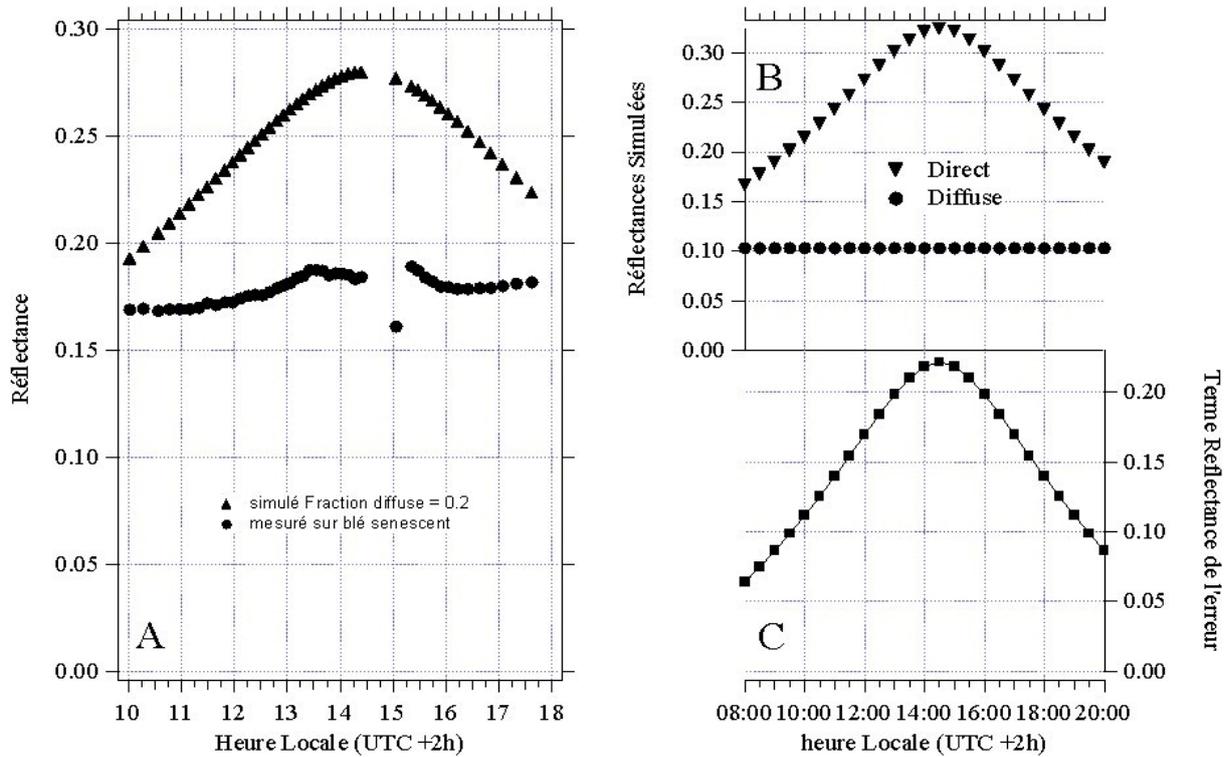


Figure IV.16 : Résultat de la simulation SAIL pour la réflectance du couvert de blé sénescant. A- comparaison de la réflectance mesurée et simulée pour une fraction diffuse de 0,2. B- réflectance diffuse et directe simulée à l'aide des mêmes paramètres. C- terme de réflectance de l'erreur d'interception pour ces paramètres.

IV.6. Manipulation du modèle d'interception

IV.6.1. Evaluation sur la cible sénescence

On évalue la simulation de l'effet d'interception par comparaison avec les mesures TriFLEX effectuées sur le blé sénescence. La simulation repose sur le modèle SAIL pour un couvert très érectophile (coefficient d'excentricité de SAIL =0,01) et dense (LAI=3) ainsi que sur le modèle d'éclairement issu des simulations MODTRAN.

La figure IV.17 permet de comparer les profondeurs expérimentales ($P_{exp}=P_{cib} / P_{ref}$) mesurées et simulées. L'erreur simulée est exprimée en équivalent P_{exp} selon l'équation IV.6.

La figure IV.17-A montre l'évolution diurne de ces signaux. On observe que l'intensité de l'effet simulé est moins importante que l'amplitude mesurée sur le blé pour les heures 12 heures ou 17 heures. Néanmoins, entre 13 heures et 16 heures, on constate que la valeur absolue de l'effet simulé est similaire à l'effet observé sur le blé sénescence.

La figure IV.17-B montre l'évolution de P_{exp} en fonction du régime lumineux mesuré entre 12 heures et 16 heures et simulé pour le midi solaire. Le modèle de réflectance est identique à celui de la figure IV.17-A. Le modèle d'éclairement local pour les régimes intermédiaires est pris pour un cas de nuages fins ($k=1/2$). On observe que l'amplitude de l'effet simulé est plus réduite que la variation mesurée. Ceci est lié au fait que la profondeur diffuse varie de manière importante quand le rayonnement diffus devient majoritaire (couverture nuageuse). Dans ces conditions, le modèle d'éclairement intermédiaire traduit mal les évolutions dynamiques de la couverture nuageuse.

Cette confrontation de la simulation et de la mesure ne constitue pas une validation du modèle mais la comparaison permet de constater que la simulation de l'interception rend compte de l'amplitude de l'effet observé sur le blé sénescence. Cependant, elle ne rend pas compte des variations diurnes observées.

Pour ce qui est de l'évolution de P_{exp} avec la fraction diffuse, le modèle montre un maximum de l'effet pour les fractions de rayonnement diffus autour de 0.5 comme pour la mesure. Néanmoins, la modélisation ne rend pas compte de tous les points de mesure qui présentent une dispersion importante. On sait que les différentes conditions d'éclairement intermédiaire ne peuvent pas être représentées par un modèle d'éclairement avec un coefficient k fixe.

Les limitations de la simulation à représenter les tendances fines de la mesure appellent à la prolongation du travail de modélisation. Cette démarche s'appuiera sur une meilleure connaissance de la distribution de l'éclairement naturel dans les bandes O_2 sur le cycle diurne et dans les transitions lumineuses. Une autre voie sera l'amélioration de la simulation des réflectances des couverts.

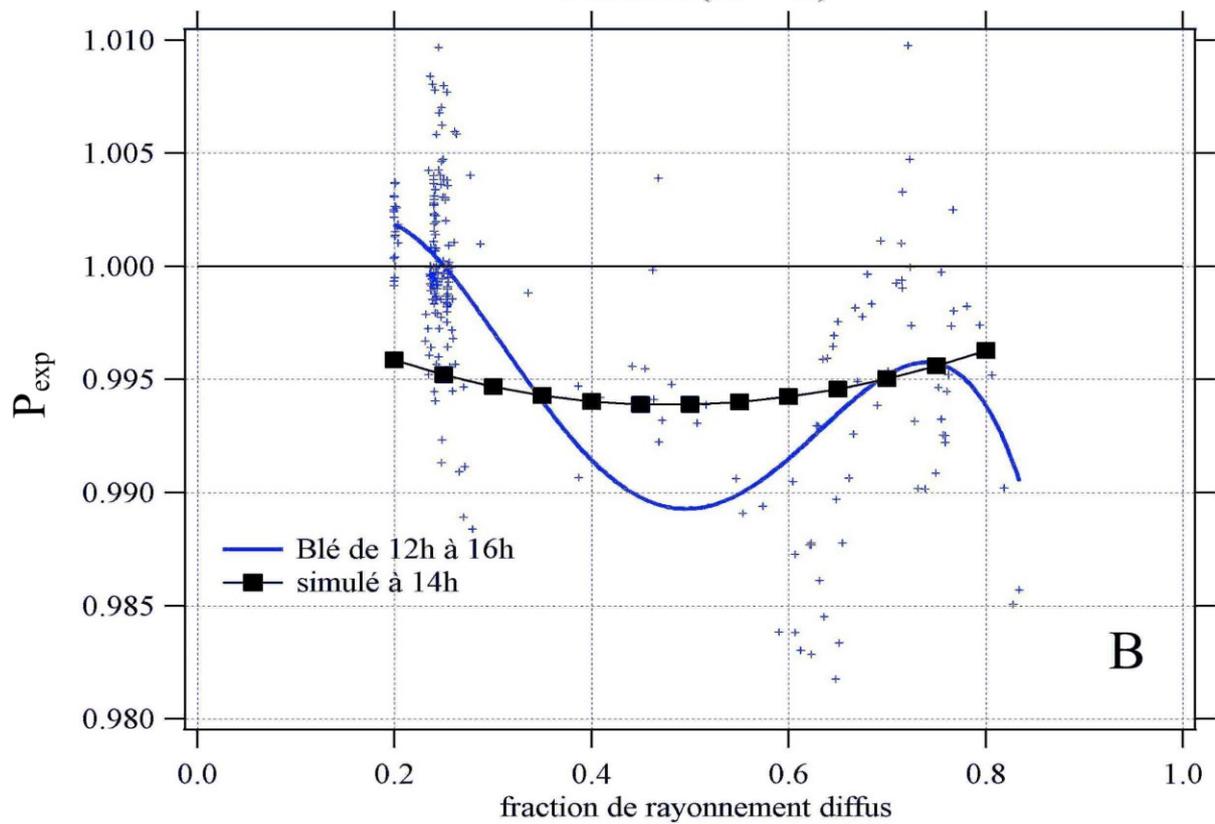
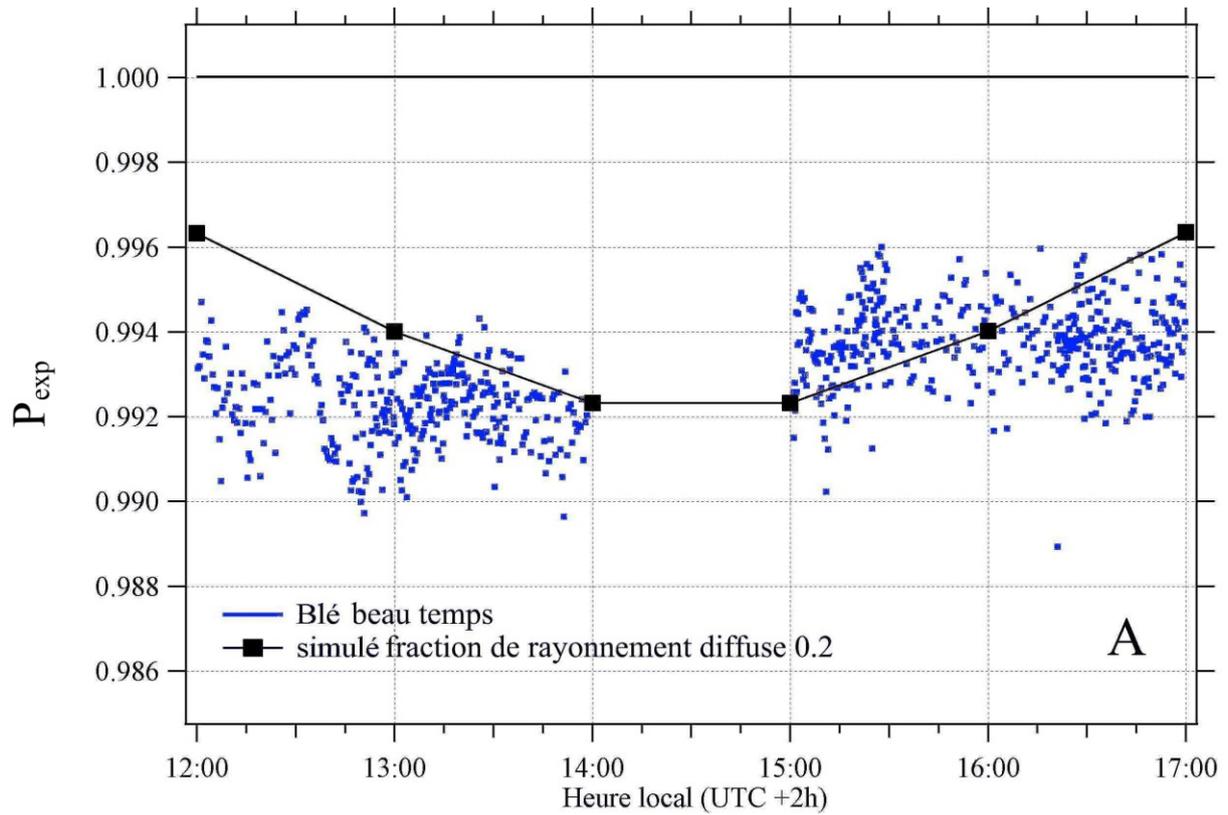


Figure IV.17 Comparaison des profondeurs expérimentales mesurées et simulées pour le blé *En haut* : en fonction de l'heure (données de la [figure IV.13](#)). *En bas* : en fonction de la fraction de rayonnement diffus (données de la [figure IV.15](#)).

IV.6.2. Extension au cas des cibles vertes

La capacité de la simulation à rendre compte de l'amplitude de la mesure au midi solaire par beau temps (figure IV.17-A) et à représenter la tendance générale lors des régimes d'éclairement intermédiaire (figure IV.17-B) nous permet d'envisager l'extension de la simulation à la cible mature (i.e. blé vert) dans la bande O₂A. Le terme d'éclairement dans une même bande d'absorption est identique quelque soit la cible.

Pour étendre la simulation au blé vert, il suffit de recalculer le terme de réflectance. Pour paramétrer ce module de la simulation, on ajuste les paramètres de structure du modèle SAIL avec comme contrainte la minimisation de l'écart entre les cycles diurnes de réflectance simulée (avec une fraction diffuse de 0,2) et ceux mesurés avec TriFLEX un jour de beau temps.

La figure IV.18 montre les réflectances diffuses et directes simulées ainsi que le terme de réflectance de l'erreur d'interception résultant. La valeur maximale pour le midi solaire est environ 0,11. Soit près de la moitié de la valeur pour le blé sénescé (0.23, voir figure IV.16-C). On attend donc une erreur d'interception deux fois moindre que pour le blé sénescé.

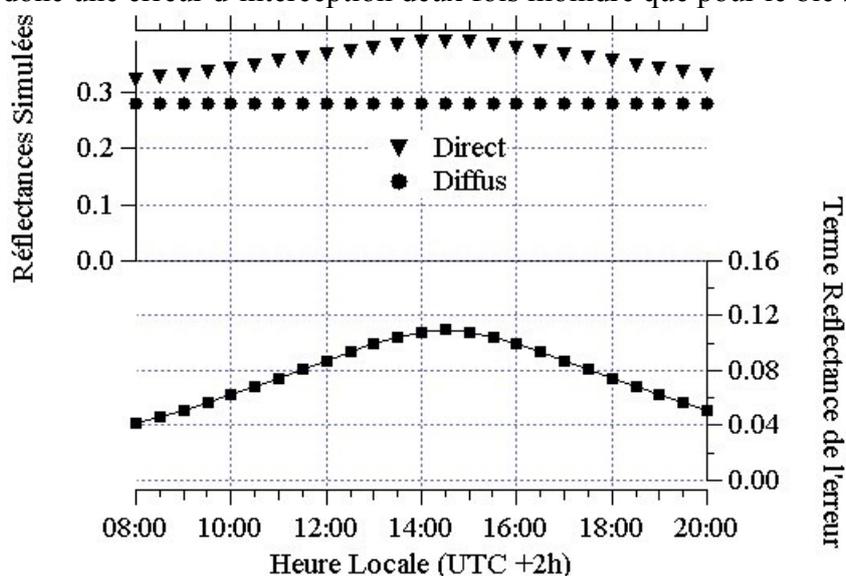


Figure IV.18 : Simulation SAIL du couvert de blé mature dans la bande O₂A.

Sur le blé mature, la simulation permet d'exprimer la contribution de l'erreur d'interception en terme de Frc. Pour un jour de beau temps à midi :

- le premier terme d'éclairement vaut $A = \text{SUNL} = 0.8$
- le terme de réflectance simulé (représenté dans la figure IV.18) vaut $B = 0.11$
- Le second terme d'éclairement simulé (représenté dans la figure IV.14) vaut $C = 0.017$

De plus on divise l'erreur d'interception e par la réflectance du couvert à cette longueur d'onde pour l'exprimer en terme de frc. On obtient une valeur de :

$$0.8 \times 0.11 \times 0.017 \times 2 \approx 0.003 \text{ à comparer avec une Frc de } 0.01 \text{ soit } 30 \%$$

On retrouve bien une contribution additionnelle de l'effet d'interprétation de 30% dans la bande O₂A. Cette valeur notablement supérieure à celle du tableau IV.2 peut s'expliquer par la limitation de SAIL à représenter les réflectances du couvert de blé très érectophile. En effet, c'est bien le terme B de l'équation IV.18 dont la simulation retourne plus du double de la valeur estimée sur le blé vert dans le tableau IV.2.

IV.6.3. Sensibilité aux paramètres de structure

Cet outil permet d'évaluer la sensibilité de l'effet d'interception aux paramètres de structure du couvert. On gardera à l'esprit que, pour être exprimée en terme de Frc, l'erreur d'interception ε doit être multipliée pour cette bande par 2 (car divisée par une réflectance de 0.5).

IV.6.3.1. Port du couvert

Les figure IV.20 à figure IV.23 représentent l'erreur d'interception ε (équation IV.19) calculée dans la bande O₂A sur un couvert mature pour différentes distributions d'inclinaison foliaire. On a pris une réflectance du sol de 0,34, une réflectance des feuilles de 0,45 et une transmittance des feuilles de 0,45.

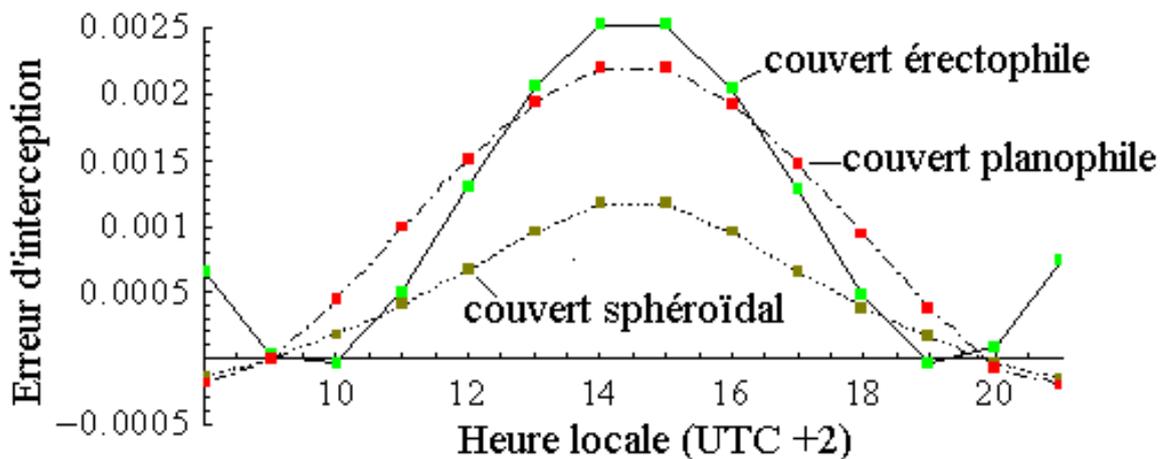


Figure IV.20 : Évolution diurne de l'erreur d'interception (ε) simulée pour différents ports du couvert dans la bande O₂A pour un LAI de 2. **En rouge** un couvert planophile (excentricité = 4), **en beige** un couvert sphéroïdal (excentricité = 1) et **en vert** un couvert érectophile (excentricité = 0.05).

Autour du midi solaire, on retrouve un effet plus prononcé pour le couvert érectophile ainsi que pour le couvert planophile et un minimum pour le couvert sphéroïdal. Ce minimum pour le couvert sphéroïdal peut être attribué à une distribution moins marquée de la BRDF provoquée par une distribution plus homogène des inclinaisons foliaires. Plus précisément, une amplitude plus faible des variations de réflectance en fonction de la direction d'éclairement va minimiser les variations diurnes du terme de réflectance dans l'équation IV.18.

On constate que l'erreur d'interception s'annule aux alentours de 9 heures et 20 heures, ce qui pour le modèle MODTRAN d'éclairement correspond aux instants de la journée où les profondeurs directes et diffuses sont égales. A l'inverse des deux autres types de couvert, le couvert érectophile présente des valeurs positives de l'erreur d'interception au delà des heures d'annulation de l'effet. Ceci peut être interprété par une grande sensibilité au rayonnement direct qui, à ces heures, même s'il est rasant sera fortement intercepté par un couvert érectophile.

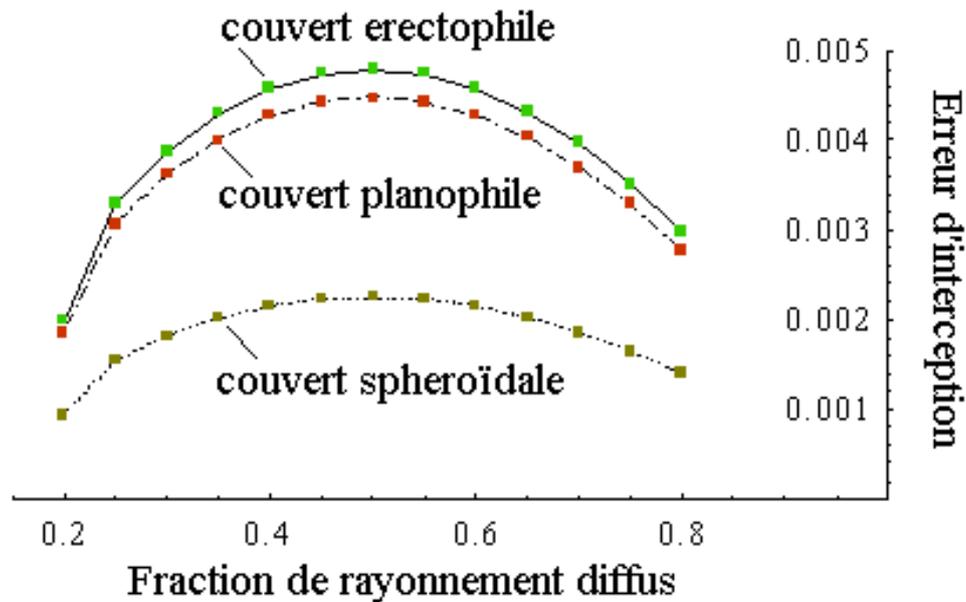


Figure IV.21 : Évolution avec le régime lumineux de l'erreur d'interception (ϵ) simulée pour différents ports du couvert dans la bande O_2A pour un LAI de 2. **En rouge** un couvert planophile (excentricité = 4), **en beige** un couvert sphéroïdal (excentricité = 1) et **en vert** un couvert érectophile (excentricité = 0.05).

Rappelons que l'erreur ϵ peut être exprimé en terme de Frc en la divisant par la réflectance du couvert (soit 0.5). Ainsi l'erreur maximale additionnelle peut atteindre une Frc équivalente de 0.01. La sensibilité de l'effet d'interception au changement lumineux peut être de l'ordre de la fluorescence mesurée sur les couverts érectophile ou planophile. En revanche, les couverts sphéroïdaux présentent une bonne stabilité lors des changements de régimes lumineux.

IV.6.3.2. Densité du couvert

Les figures IV.22 et IV.23 sont calculées pour un couvert sphéroïdal. Soit un paramètre d'excentricité de 1 pour l'ellipse de distribution des inclinaisons foliaires dans SAIL. On fait varier l'indice de surface foliaire de 0.1 à 5.1.

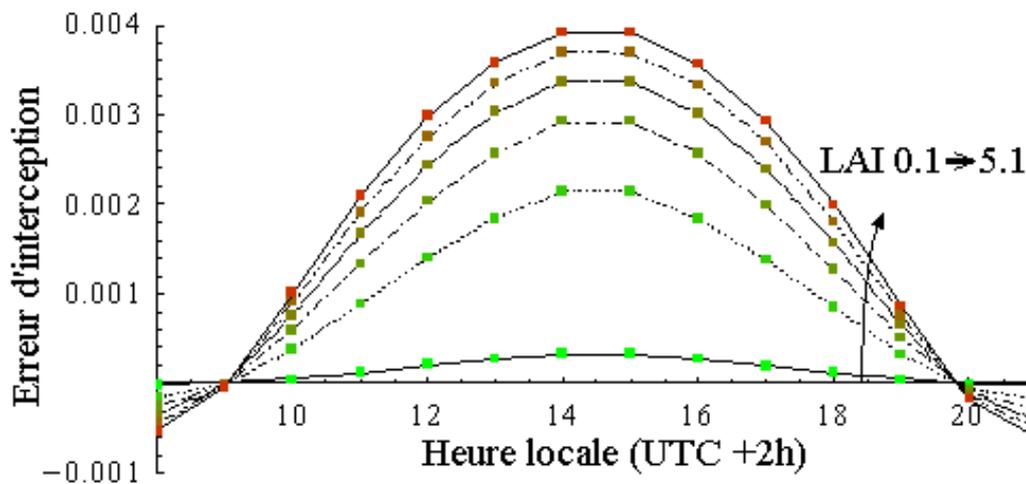


Figure IV.22 : Évolution diurne de l'erreur d'interception (ϵ) simulée pour différentes surfaces foliaires dans la bande O_2A pour un port sphéroïdale. Les courbes s'échelonnent **de bas en haut** d'un indice foliaire de 0,1 à 5,1.

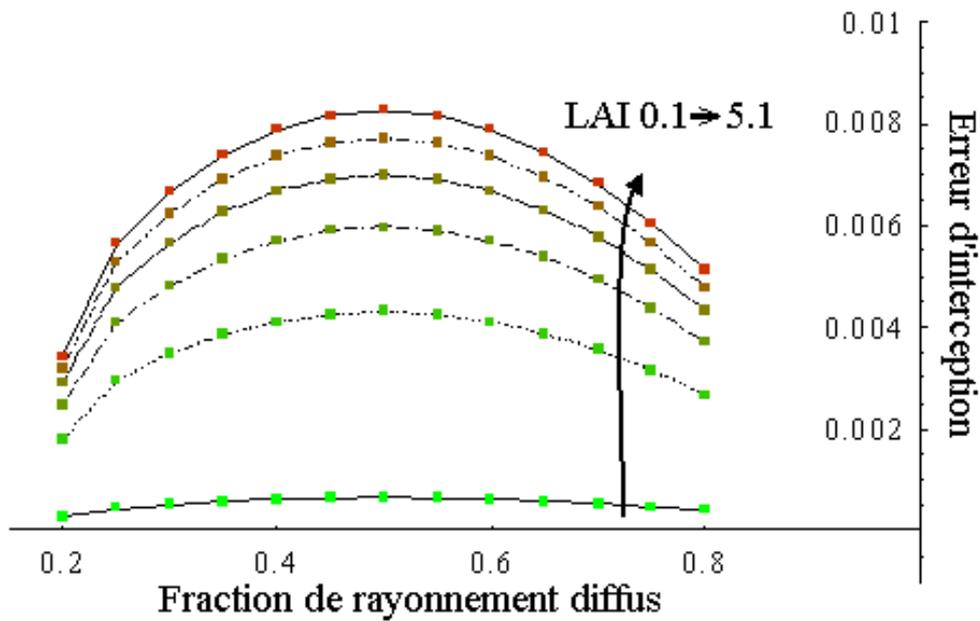


Figure IV.23 : Évolution avec le régime lumineux de l'erreur d'interception (ϵ) simulée pour différentes surfaces foliaires dans la bande O_2A pour un port sphéroïdale. Les courbes s'échelonnent de bas en haut d'un indice foliaire de 0,1 à 5,1.

On observe sur la figure IV.22 que l'erreur d'interception va augmenter avec l'indice foliaire. Cet effet est probablement lié à l'approximation faite dans SAIL d'un sol isotrope ce qui n'est pas le cas dans la réalité.

De la figure IV.23, on peut déduire que les couverts lacunaires seront moins affectés lors des transitions lumineuses. Cette observation est à relativiser à la vue du modèle de réflectance utilisé. En effet, le modèle SAIL par couche ne rend pas compte de tous les effets de pénétration et de circulation dans le couvert. Aussi une approche plus approfondie de l'effet d'absorption par simulation devra passer par une modélisation du couvert par lancer de rayon.

IV.6.4. Influence de la directions de visée

Dans l'ensemble de ce chapitre, on s'est intéressé à la configuration de mesure mise en place sur le site expérimental (visée nadir). Les seules variations de la géométrie de mesure étaient donc liées au mouvement relatif du soleil. Mais on peut également s'intéresser à l'influence de la direction de visée sur l'effet d'interception.

J'ai cherché les configurations qui minimisent la sensibilité de la mesure à l'effet d'interception. J'ai donc simulé l'effet d'interception pour chaque heure d'un même jour en faisant varier l'angle entre la direction de visée et la verticale. La [figure IV.24](#) présente l'évolution de l'erreur d'interception dans le plan principal de réflexion et la [figure IV.25](#) dans le plan perpendiculaire.

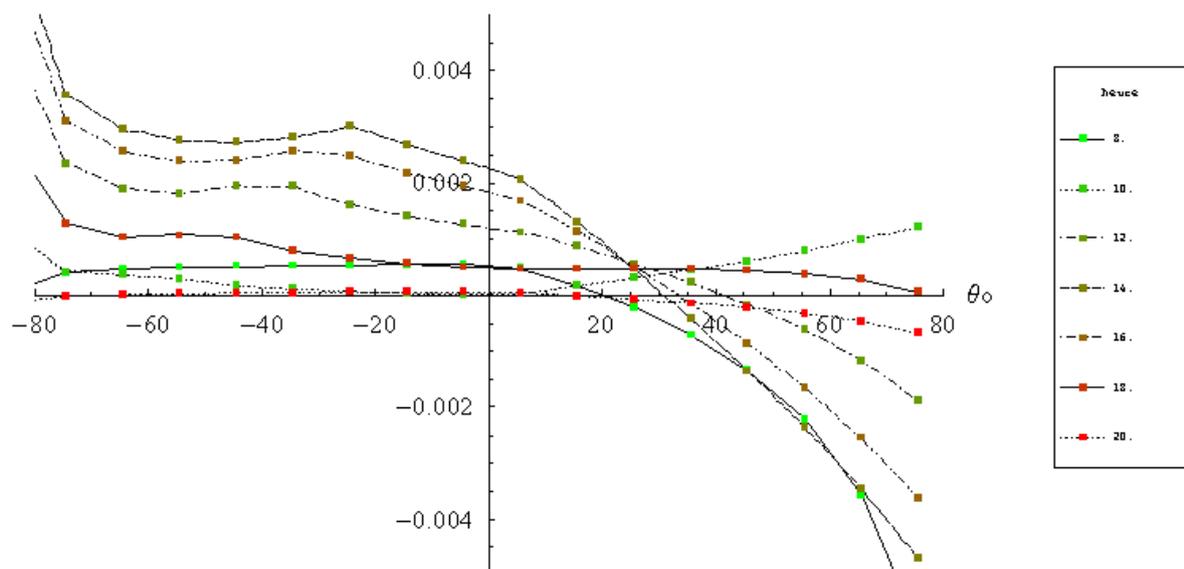


Figure IV.24 : Erreur d'interception (ε) O_2A en fonction de la direction de visée dans le plan principal de réflexion à différentes heures du jour pour un couvert mature érectophile de LAI de 2.

La [figure IV.24](#) montre cette simulation avec un instrument placé dans le plan principal de réflexion ce qui favorise la réflexion spéculaire pour les angles zénithaux positifs et le hot spot pour les angles zénithaux négatifs. On observe un minimum d'effet pour un angle de visée de 30° dans le plan de réflexion et en observation de coté. La position de ce minimum de sensibilité peut s'expliquer par la proximité des réflectances diffuses et directes pour cet angle de visée.

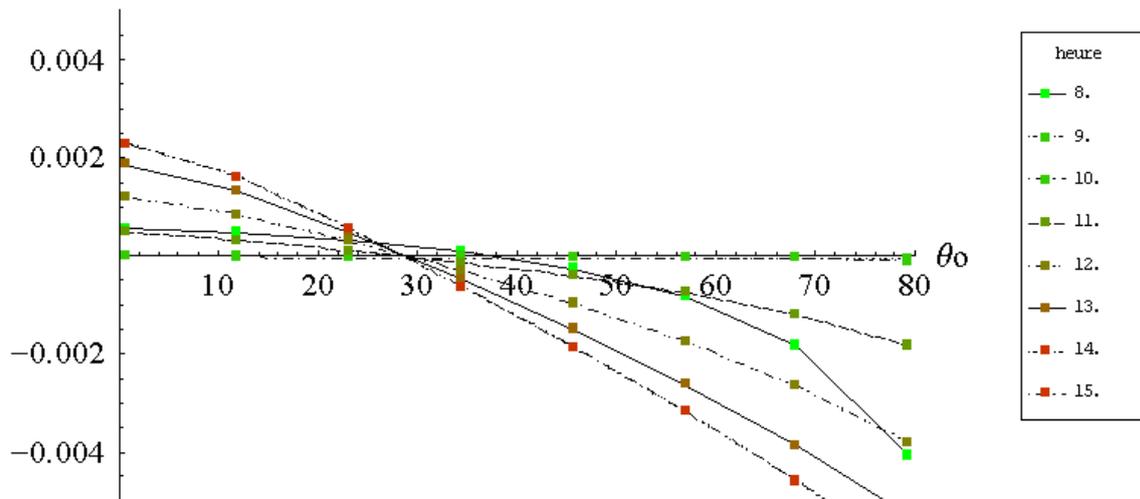


Figure IV.25 : Erreur d'interception (ε) en fonction de la direction de visée dans le plan perpendiculaire au plan principal de réflexion. Valeurs simulées à différentes heures dans la bande O_2A pour un couvert mature érectophile de LAI de 2.

La figure IV.25 montre cette simulation avec un instrument placé dans un plan perpendiculaire au plan principal de réflexion. On observe également un minimum de l'erreur d'interception pour un angle d'observation de 30° .

Les études de cas ainsi que la simulation indiquent des résultats concordants avec l'expérimentation : une erreur finale faible dans les cas d'éclairement extrême avec un maximum pour le cas intermédiaire. Ces résultats encourageants permettent d'envisager la correction de l'effet de réflectance bidirectionnelle sur la mesure passive dans les bandes telluriques.

L'approfondissement de la simulation d'interception reposera sur :

- une description plus complète de l'éclairement en fonction de sa direction d'incidence à travers une instrumentation dédiée ;
- une simulation anisotrope du transfert radiatif atmosphérique pour reproduire l'éclairement naturel au niveau du sol. Dans cette optique le code DART ([Gastellu-Etchegorry et al., 2004](#)) est le principal candidat pour cette simulation
- une simulation par lancer de rayon du transfert radiatif dans le couvert qui prend en compte, entre autres, la granulosité du sol et les éléments non verts du couvert.

IV.7. Conclusion

Les mesures passives de fluorescence effectuées sur du blé sénescant avec l'instrument TriFLEX dans la bande d'absorption O₂A montrent la présence d'un signal résiduel positif. L'évolution diurne du signal sur différentes cibles non fluorescentes montre une dépendance de l'effet au régime lumineux direct ou diffus. Pour un jour sans nuage, la fluorescence fictive mesurée est sensible à la structure de la cible et dans une moindre mesure à sa densité. La contribution observée passe par un maximum pour le régime intermédiaire quand l'intensité du rayonnement diffus équivaut à celle du rayonnement direct.

La mise en équation proposée pour l'effet dit d'interception repose sur une description de l'éclairement en deux composantes : les rayonnements directs et diffus. Ces rayonnements anisotropes sont pondérés par la distribution bidirectionnelle de la réflectance. L'effet s'exprime comme une contribution additionnelle au rendement de fluorescence apparent. Cette contribution s'écrit comme le produit d'un terme d'éclairement et d'un terme de réflectance. L'étude de cette expression fait apparaître un maximum pour les régimes d'éclairement intermédiaire (*i.e.* autant de direct que de diffus) ainsi qu'une sensibilité à la direction d'incidence du rayonnement direct. Une application numérique permet d'établir la contribution de cet effet à 10 % du signal de fluorescence par temps clair à midi dans les bandes O₂A.

Je propose ensuite une simulation de l'effet. La réflectance est simulée à l'aide du modèle SAIL et l'éclairement à l'aide du modèle MODTRAN. La simulation numérique des conditions expérimentales de la mesure sur le blé sénescant permet de retrouver les tendances et l'amplitude de l'effet mesuré. Le modèle numérique obtenu est enfin utilisé pour simuler d'autres géométries de couverts et d'autres directions de visée. On trouve un minimum de sensibilité à l'effet d'interception pour les couverts de distributions d'inclinaisons foliaires sphéroïdales ainsi que pour un angle d'observation de 30°.

L'effet d'interception est un biais additionnel de signe variable et son intensité peut être de l'ordre de la fluorescence lors des transitions lumineuses. Cet effet peut donc expliquer le comportement des mesures de la [figure IV.2](#) lors des passages nuageux. Dans le cadre du suivi des inductions de fluorescence provoquées par des transitions lumineuses naturelles, l'amplitude et le comportement difficilement prédictible de cet effet vont compromettre toute interprétation dans l'état actuel des connaissances.

On retiendra que :

- l'effet d'interception dépend des conditions atmosphériques, de la géométrie de l'éclairement (donc de l'heure et du jour), du port et de la densité du couvert et enfin de la résolution spectrale de l'instrument ;
- pour un ciel dégagé, l'amplitude de cet effet représente moins de 10 % de la fluorescence dans la bande O₂A ;
- lors des transitions lumineuses, l'amplitude de la contribution de l'interception est variable, positive ou négative et peut être de l'ordre de l'émission de fluorescence ;
- il existe un point d'annulation par jour de beau temps à environ 2 heures du lever et du coucher du soleil ;
- il existe un minimum de sensibilité à l'effet pour une direction de visée de 30°.

La correction de cet effet n'a pas été appliquée aux mesures de fluorescence présentées dans les autres chapitres de ce mémoire car sa correction opérationnelle nécessite de prolonger son étude ainsi qu'une connaissance de l'éclairement au moment de la mesure. On gardera à l'esprit que pour les mesures par ciel clair, l'effet est stable dans les deux bandes

O₂ et inférieur à 10% sur les bases de temps observées dans les autres chapitres. Les interprétations avancées dans les autres chapitres restent valables.

Il est important de prolonger cette étude pour corriger de manière fiable les produits de télédétection de la fluorescence des couverts à grandes échelles. Une amélioration de la compréhension, ainsi qu'une modélisation plus fine reposera principalement sur un effort instrumental pour suivre la distribution angulaire des profondeurs dans l'éclairement naturel au niveau du sol.

Références

- Berk, A., Bernstein, L.S., and Robertson, D.C. (1987). MODTRAN : A moderate resolution model for LOWTRAN.
- Berk, A., Anderson, G., Acharya, P., P., Hoke, M.L., Chetwynd, J., Bernstein, L.S., Shettle, E.P., Mathew, M.W., and Adlergolden, S. (2003). MODTRAN4 Version 3 revision 1 User's Manual.
- Daumard, F. (2010). Contribution à l'analyse de la lumière réfléchiée par la végétation pour la télédétection de la fluorescence chlorophyllienne (Doctoral dissertation, École Polytechnique – ParisTech, France), 368 pp.
- Evain, S., Camenen, L., & Moya, I. (2001). Three channels detector for remote sensing of chlorophyll fluorescence and reflectance from vegetation. *8th International Symposium: Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing*, M. Leroy, Aussois. 395-400.
- Flexas, J. Briantais, J.M., Cerovic, Z. Medrano, H., & Moya, I. (2000). Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grapevine leaves: A new remote sensing system. *Remote Sensing of Environment*, 73 : 283-297.
- Fournier, A. (2007). Etude des effets de la structure tridimensionnelle des plantes pour la télédétection passive de la fluorescence de la végétation. *Dipl. Ing. ENSSAT* 51p.
- Gastellu-Etchegorry, J.P., Martin, E., & Gascon, F. (2004). DART : a 3D model for simulating satellite images and studying surface radiation budget. *International journal of remote sensing*, 25 (1) : 73-96.
- Louis, J. (2004). Télédétection et modélisation des signaux de fluorescence et de réflectance (PRI) des couverts végétaux (Doctoral dissertation, U. Paris 7 - Denis Diderot, France), 201 pp.
- Meroni, M., and Colombo, R. (2006). Leaf level detection of solar induced chlorophyll fluorescence by means of a subnanometer resolution spectroradiometer. *Remote Sensing of Environment*, 103 : 438-448.
- Miller, J., Berger, M., Goulas, Y., Jacquemoud, S., Louis, J., Mohammed, G., Moise, N., Moreno, J., Moya, I., Pedrós, R., Verhoef, W., Zarco-Tejada, P. (2005). Development of a vegetation fluorescence canopy model. *ESTEC publication*. FluorMOD final report.
- Nicodemus, F.E., Richmond, J.C., Hsia, J.J., Ginsberg, I.W. & Limperis, T. *et al.* (1977). Geometrical consideration and nomenclature for reflectance, National Bureau Standards, US Department of commerce, Washington, DC.
- Schaepman-Strub, G., Schaepman, M.E., Painter, T.H., Dangel, S., Martonchik, J.V. (2006). Reflectance quantities in optical remote sensing – definition and case studies. *Remote sensing of environment*, 103 (1) : 27-42.
- Scholl, T. *et al.* (2006) Path length distributions for solar photons under cloudy skies : Comparison of measured first and second moments with predictions from classical and

anomalous diffusion theories. *Journal of Geophysical Research*, 111, D12211, 10.1029/2004JD005707

Suits, G.H. (1972). The calculation of the directional reflectance of a vegetative canopy, *Remote sensing of environment*, 2 : 117-125.

Verhoef, W. (1984). Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modelling: The SAIL model. *Reel. Remote Sensing of Environment*, 16: 125-141.

Chapitre V

La fluorescence à 760 nm comme estimateur de l'assimilation de CO₂

Chapitre V

V. La fluorescence à 760nm comme estimateur de l'assimilation de CO₂.

SOMMAIRE

V.1.	INTRODUCTION	183
V.2.	COMPARAISON ENTRE MESURES ACTIVES ET PASSIVES DE FLUORESCENCE.....	185
V.2.1.	<i>Description du dispositif expérimental.....</i>	<i>185</i>
V.2.1.1.	Description du site.....	185
V.2.1.2.	Culture de blé	186
V.2.1.3.	Mesure passive de la fluorescence avec TriFLEX.....	189
V.2.2.	<i>Mesure active de fluorescence avec le LaserPAM</i>	<i>190</i>
V.2.2.1.	Description du LaserPAM et de son déploiement.	190
V.2.2.2.	Evolution diurne des signaux LaserPAM	192
V.2.2.3.	Comparaison des mesures actives et passives	194
V.2.3.	<i>Discussion</i>	<i>196</i>
V.2.3.1.	Discussion des signaux LaserPAM	196
V.2.3.2.	Discussion de la comparaison active passive.....	196
V.2.3.3.	Conclusion intermédiaire.....	197
V.3.	ETUDE DE LA RELATION ENTRE FLUORESCENCE ET ECHANGES GAZEUX	199
V.3.1.	<i>Mesure du flux de CO₂ atmosphérique par corrélation turbulente.....</i>	<i>199</i>
V.3.1.1.	Flux de CO ₂ échangés entre une culture et l'atmosphère	199
V.3.1.2.	Principe et instrumentation de la méthode de covariance turbulente.....	200
V.3.2.	<i>Evolution de l'assimilation et de la fluorescence.....</i>	<i>202</i>
V.3.2.1.	Comparaison des données semi horaires	202
V.3.2.2.	Comparaison des données journalières.....	203
V.3.2.3.	Comparaison des données journalières sur le cycle de vie	204
V.3.3.	<i>Discussion</i>	<i>207</i>
V.3.3.1.	Relation entre flux de CO ₂ et flux de fluorescence.....	207
V.3.3.2.	Données semi-horaires	207
V.3.3.3.	Données journalières	208
V.4.	CONCLUSIONS.....	209
REFERENCES		210

V.1. Introduction

Depuis quelques années, plusieurs études se penchent sur la possibilité d'estimer l'assimilation de carbone des écosystèmes agricoles à l'aide de produits de télédétection dans l'optique d'étendre spatialement le suivi assuré à l'heure actuelle par des réseaux de tours de mesures d'échanges gazeux (Baldocchi *et al.*, 2001, Aubinet *et al.*, 2000). La plupart de ces études s'appuient sur des indices de réflectance reflétant le développement ou l'état physiologique des couverts (Peng *et al.*, 2011, Wu *et al.*, 2010a, Wu *et al.*, 2010b).

Deux études intègrent la fluorescence chlorophyllienne comme source d'information supplémentaire pour affiner l'estimation de l'assimilation des couverts agricoles.

La première (Damm *et al.*, 2010) présente les mesures effectuées durant cinq jours de beau temps non successifs. Ces jours correspondent à la phase de croissance et au début de la sénescence d'un couvert de maïs. La mesure passive de fluorescence infrarouge et de réflectance est réalisée à 1 mètre du couvert sur une cible d'environ 50 cm de diamètre. Les estimations de l'assimilation à l'aide du rendement apparent de fluorescence ou du PRI sont confrontées à une mesure des échanges de CO₂ atmosphérique par covariance turbulente. Les estimations reposant sur une efficacité de conversion photosynthétique constante ou s'appuyant sur le rendement de fluorescence décalé de 1 h 30 présentent les meilleurs résultats sur ces 5 portions de cycles diurnes, avec des coefficients de corrélation atteignant 0,93.

Les auteurs soulignent l'influence importante que peut avoir la structure du couvert sur la mesure de fluorescence. On s'attend à ce que la taille réduite du champ de vue (0,2 m²) favorise l'influence de la structure sur les paramètres optiques. De plus, l'extension de ces comparaisons à des mesures continues sur l'ensemble du cycle de vie semble indispensable pour discuter la validité d'une estimation directe de l'assimilation via la fluorescence.

La seconde étude (Rossini *et al.*, 2010) présente 15 mesures effectuées au midi solaire par beau temps. Les mesures sont effectuées sur deux cycles de vie successifs (en 2007 et 2008) représentant la plupart des phases phénologiques d'un couvert de riz. La mesure passive de fluorescence infrarouge et de réflectance est réalisée à 1 mètre du couvert sur une cible d'environ 50 cm de diamètre. Différents indices de réflectance et de fluorescence sont testés comme paramètres pour différentes fonctions estimant l'assimilation. Les différentes formulations ont en commun de séparer l'estimation de l'efficacité de conversion photosynthétique et l'estimation de l'éclairement absorbé. Les auteurs confrontent les résultats des estimations avec une mesure de l'assimilation par covariance turbulente. Ils discutent de l'efficacité des estimateurs relativement à leur complexité. La combinaison basée uniquement sur des produits de télédétection qui donne le meilleur résultat repose sur la fluorescence infrarouge pour estimer l'éclairement absorbé par les parties vertes, et sur le PRI pour estimer l'efficacité de conversion photosynthétique. Le coefficient de corrélation atteint 0,91 sur l'ensemble du jeu de données.

Les auteurs soulignent que la bonne corrélation peut être liée à l'absence de stress sur la culture. Ce résultat est limité au midi solaire par beau temps. Or la fraction d'éclairement absorbée est connue pour varier sur le cycle diurne par beau temps. De plus, on sait que l'efficacité de conversion photosynthétique peut évoluer sur des couverts stressés ou même lors des mesures sous faible éclairement le matin ou le soir. Ainsi le suivi continu sur l'ensemble du cycle diurne apparaît comme indispensable pour établir un estimateur fiable de l'assimilation journalière.

La campagne menée en 2010 à Avignon s'inscrit dans le prolongement de ces études. On effectue le suivi continu de l'assimilation, de la réflectance et de la fluorescence (rouge et infrarouge) sur tout le cycle de vie d'un couvert de blé. Les mesures, beaucoup plus nombreuses (plusieurs millions) s'étalent continûment sur le cycle de vie à toutes les heures du jour. Les mesures optiques sont effectuées sur un spot de 2 mètres de diamètre, soit un champ de vue de plus de 3,1 m². Cette échelle d'intégration limite l'influence des hétérogénéités du couvert sur les signaux optiques. Le suivi sur tout le cycle diurne permet de considérer les mesures du matin et de l'après midi pour affiner l'estimation d'une assimilation journalière. Le suivi sur tout le cycle de vie permet de détailler l'influence des différentes phases phénologiques sur le lien entre assimilation et signal de fluorescence.

Lors de cette campagne, nous confrontons également les mesures actives et passives de la fluorescence du couvert dans l'optique de séparer les rôles respectifs du rendement de fluorescence et de la fraction d'éclairement absorbé dans les variations de la fluorescence stationnaire.

L'objectif de ce chapitre, qui présente les résultats de cette campagne, est d'évaluer la contribution de la mesure passive de la fluorescence au suivi de l'assimilation sur une phase phénologique puis sur tout le cycle de vie de la culture.

Pour cela, je décris la culture de blé suivie en 2010 ainsi que les spécificités de la campagne de mesure. Je présente ensuite l'instrument actif LaserPAM ainsi que sa mesure. Celle-ci est comparée à la mesure passive de la fluorescence effectuée avec l'instrument TriFLEX. Enfin, après avoir présenté l'instrumentation et la méthode de mesure des échanges gazeux par covariance turbulente, je compare l'évolution de l'assimilation de carbone atmosphérique par le blé avec la mesure passive de fluorescence.

V.2. Comparaison entre mesures actives et passives de fluorescence

V.2.1. Description du dispositif expérimental

Comme en 2008 et 2009, le dispositif expérimental utilise TriFLEX pour le suivi continu de la fluorescence (dans la gamme spectrale rouge/proche infrarouge) et de la réflectance (dans la gamme spectrale visible et proche infrarouge). De même, les données météorologiques sont acquises durant toute la campagne.

V.2.1.1. Description du site

La figure V.1 représente le dispositif expérimental déployé dans le cadre de la campagne 2010.

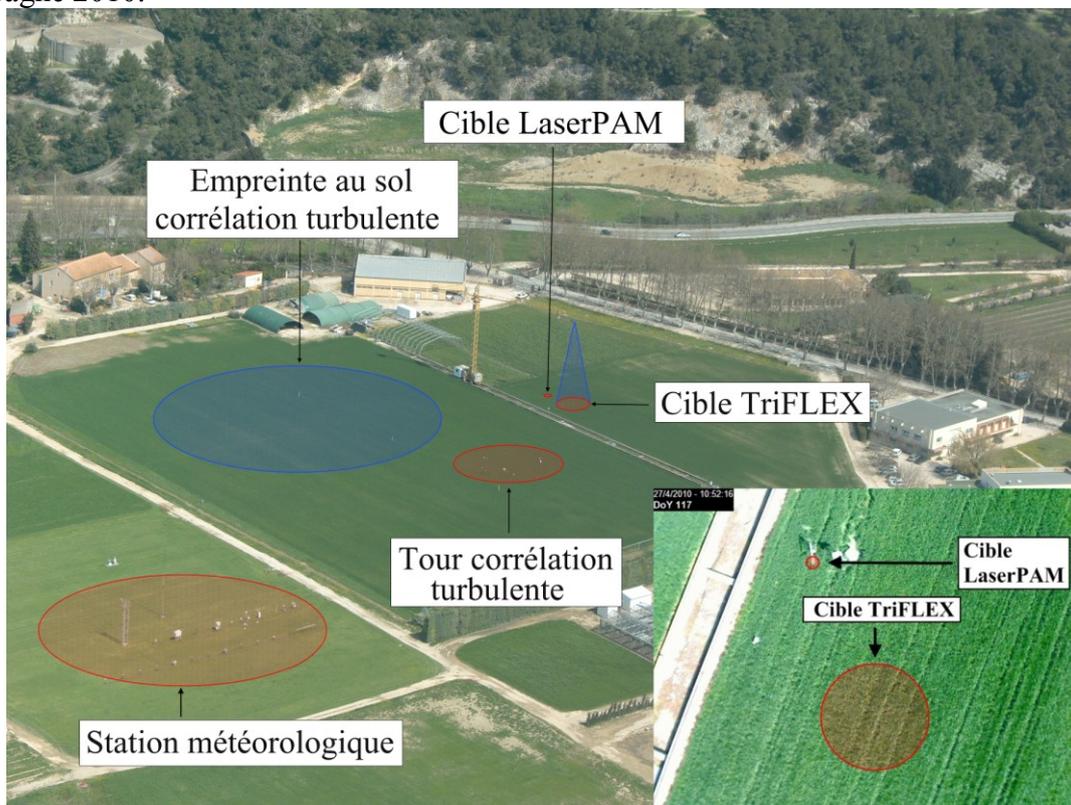


Figure V.1 : Dispositif expérimental pour la campagne GFlex 2010.

En 2010, les mesures de fluorescence sont complétées par l'instrument LaserPAM qui réalise la mesure active de la fluorescence chlorophyllienne. Cet instrument mesure une zone plus réduite que l'instrument TriFLEX. Cette zone se situe à 3 mètres au NORD-OUEST de la zone de mesure TriFLEX. Cet instrument et ses résultats sont présentés dans la partie 1.2 de ce chapitre puis comparés, dans la partie 1.3, à la mesure passive effectuée avec l'instrument TriFLEX.

Cette campagne intègre également la mesure des échanges de CO₂ entre l'atmosphère et la parcelle OUEST par méthode de corrélation des flux turbulents. Le principe et les résultats de cette mesure sont présentés puis comparés aux mesures passives de fluorescence dans la partie 2 de ce chapitre.

V.2.1.2. Culture de blé

De novembre 2009 à juin 2010, un blé dur (*Triticum turgidum durum*, variété Daker) est cultivé sur les parcelles EST et OUEST (voir Figure V.1). Planté le 19 novembre 2009 avec une densité de 429 grains.m⁻², il reste dans un stade végétatif jusqu'à mars 2010. Ensuite, sa croissance s'accélère et la hauteur du couvert plafonne à 90 cm à la mi-mai 2010. Les mesures d'émission de fluorescence sont effectuées sur la parcelle EST et la mesure d'assimilation sur la parcelle OUEST. Les deux parcelles ont connu les mêmes entretiens aux mêmes dates.

La figure V.2 présente l'évolution des hauteurs du couvert ainsi que l'évolution de la concentration de chlorophylle des feuilles vertes mesurée à l'aide du SPAD 502 (Minolta).

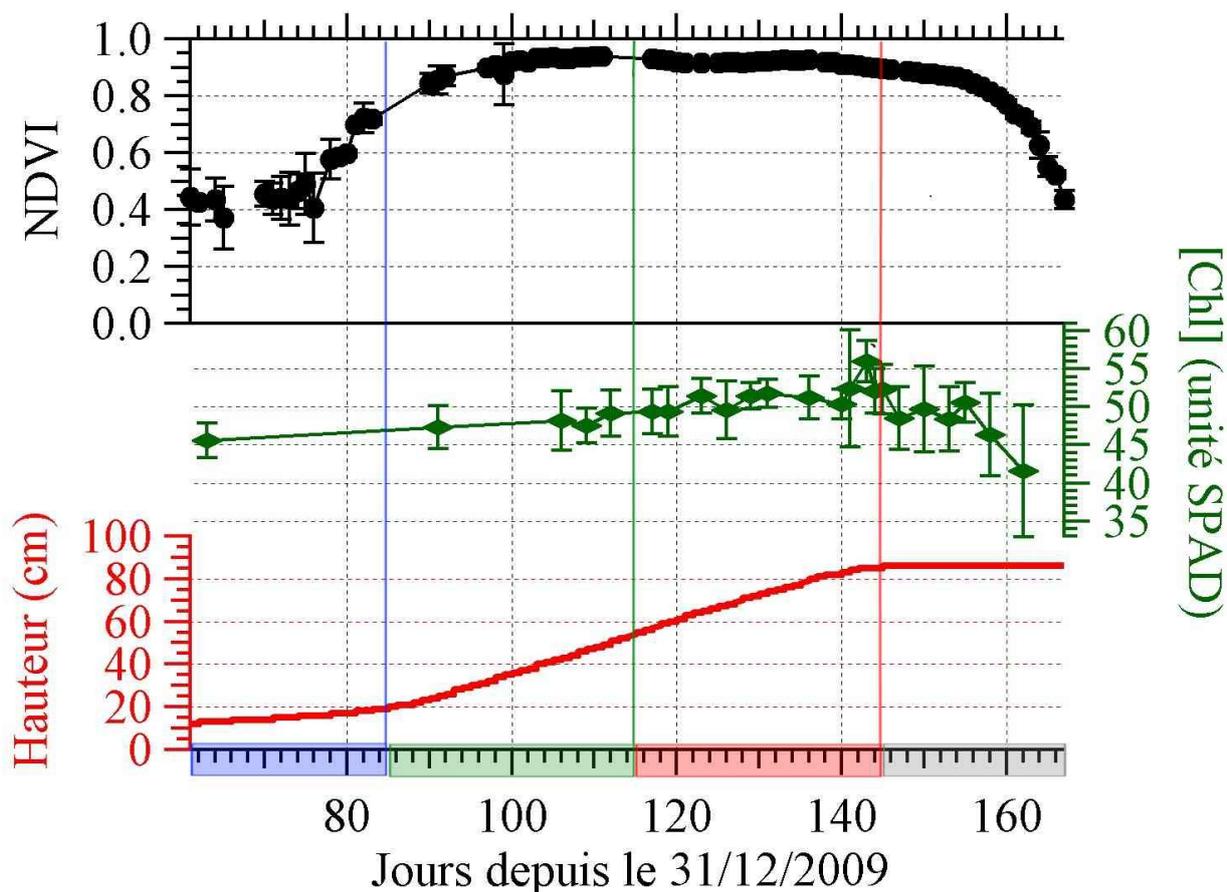


Figure V.2 : Évolution de la hauteur de la culture et de la concentration en chlorophylle des feuilles vertes au cours de la culture (code couleur issu du tableau V.1).

Il est à noter que le couvert jaunit de bas en haut bien avant la diminution de la mesure de chlorophylle de la figure V.2. Les mesures de concentrations de chlorophylle sont effectuées sur les parties vertes et de préférence sur les feuilles drapeaux qui sont les dernières à voir leur concentration de chlorophylle diminuer.

L'évolution de la pigmentation du couvert se distingue nettement sur la figure V.3 qui présente des photos du couvert de la parcelle EST à différentes dates de la culture. Pour chaque jour une photographie nadir est prise depuis TriFLEX ainsi qu'une photographie oblique prise par l'expérimentateur. On distingue de gauche à droite, la culture à l'état de jeune pousse, de couvert développé, puis le blé en épis et enfin sa sénescence.



Figure V.3 : Photographies de la culture de blé au cours de son cycle de vie. Le jour depuis le 31/12/2009 est indiqué. **En haut :** Vues nadir à 13h30 (temps local) prises par TriFLEX. **En bas :** Vues inclinées.

On voit sur la [figure V.3](#), que la structure de la végétation évolue au fur et à mesure de son histoire. Or les signatures spectrales actives comme passives vont fortement dépendre de la géométrie de la cible. Pour interpréter les tendances saisonnières des signaux optiques, on regroupera les stades phénologiques définis par le code BBCH² en 4 grandes phases ayant en commun un port du couvert similaire. On s'intéressera dans la suite à l'évolution des signaux de télédétection pour chacune de ces phases. Le [tableau V.1](#) indique les phases phénologiques choisies, les plages et les stades BBCH correspondants ainsi que les repères utilisés.

Stade BBCH	Dénomination	Plage (jours depuis 31/12/2009)	Repère notable
			<i>Mise en place de TriFLEX</i>
0-1-2	Levée	60 – 85	<i>Accélération de la croissance</i>
2-3-4	Redressement	85 – 115	<i>Libération de l'épi</i>
4-5-6	Epiaison	115 – 145	<i>Fin de la croissance et diminution de [Chl]</i>
6-7-8-9	Maturation	145 – 175	<i>Fin des mesures TriFLEX</i>

Tableau V.1 : Découpage phénologique adopté, plage correspondante (en jours depuis le 31/12/2009) et repères utilisés.

La phase végétative va de la mise en place de TriFLEX (jour 60) au début de l'accélération de la croissance (jour 85). Elle est caractérisée par un LAI faible mais rapidement croissant (inférieur à 1) et un couvert bas (inférieur à 20 cm). Elle regroupe les

² Le code BBCH (pour *Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt und CHemische Industrie*) est une échelle des stades phénologiques des plantes. Il est largement utilisé en agronomie mais également en écophysiologie. Il dérive du code mis au point pour les céréales par [Zadoks et al., 1974](#). Il a été appliqué à de nombreux autres types de cultures. Nous nous appuyons ici sur le code BBCH amélioré par [Lancashire, 1991](#).

stades BBCH suivant : fin du stade 0 (levée), le stade 1 (apparition des feuilles 1 et 2) et une portion du stade 2 (début du tallage).

La phase de redressement va du début de l'accélération de la croissance (jour 85) à la libération de l'épi (jour 115). Elle est caractérisée par une augmentation du LAI (qui dépasse 2) et un couvert en croissance rapide (jusqu'à la moitié de sa hauteur adulte). Elle regroupe la fin du stade 2 (tallage), le stade 3 (élongation de la tige principale) et une portion du stade 4 (gonflement de l'épi).

La phase d'épiaison va de la libération de l'épi (jour 85) à la fin de la croissance du couvert (jour 145) qui correspond également au début du jaunissement des feuilles drapeaux. Cette phase est caractérisée par une croissance du couvert qui ralentit pour plafonner à environ 90 cm. Elle est également caractérisée par un important recouvrement foliaire et le jaunissement des feuilles 1 et 2 qui sont maintenant dans la pénombre du couvert. Elle regroupe la fin du stade 4 (montaison), le stade 5 (épiaison complète) et le début du stade 6 (floraison).

La phase de maturation va de l'arrêt de la croissance (jour 145) à l'arrêt des mesures TriFLEX (jour 175). Il correspond à un jaunissement graduel du couvert depuis les couches inférieures jusqu'aux feuilles drapeaux et aux épis. Ceux-ci sont majoritairement jaunes autour du jour 165. Cette phase regroupe les stades 6 (anthèse) à 9 (sénescence).

V.2.1.3. Mesure passive de la fluorescence avec TriFLEX

Le fonctionnement de l'instrument TriFLEX est décrit dans le [chapitre III](#). Le programme a été modifié pour améliorer la résolution temporelle. L'instrument est calibré radiométriquement en début et en fin de campagne permettant d'exprimer les flux mesurés en unités radiométriques.

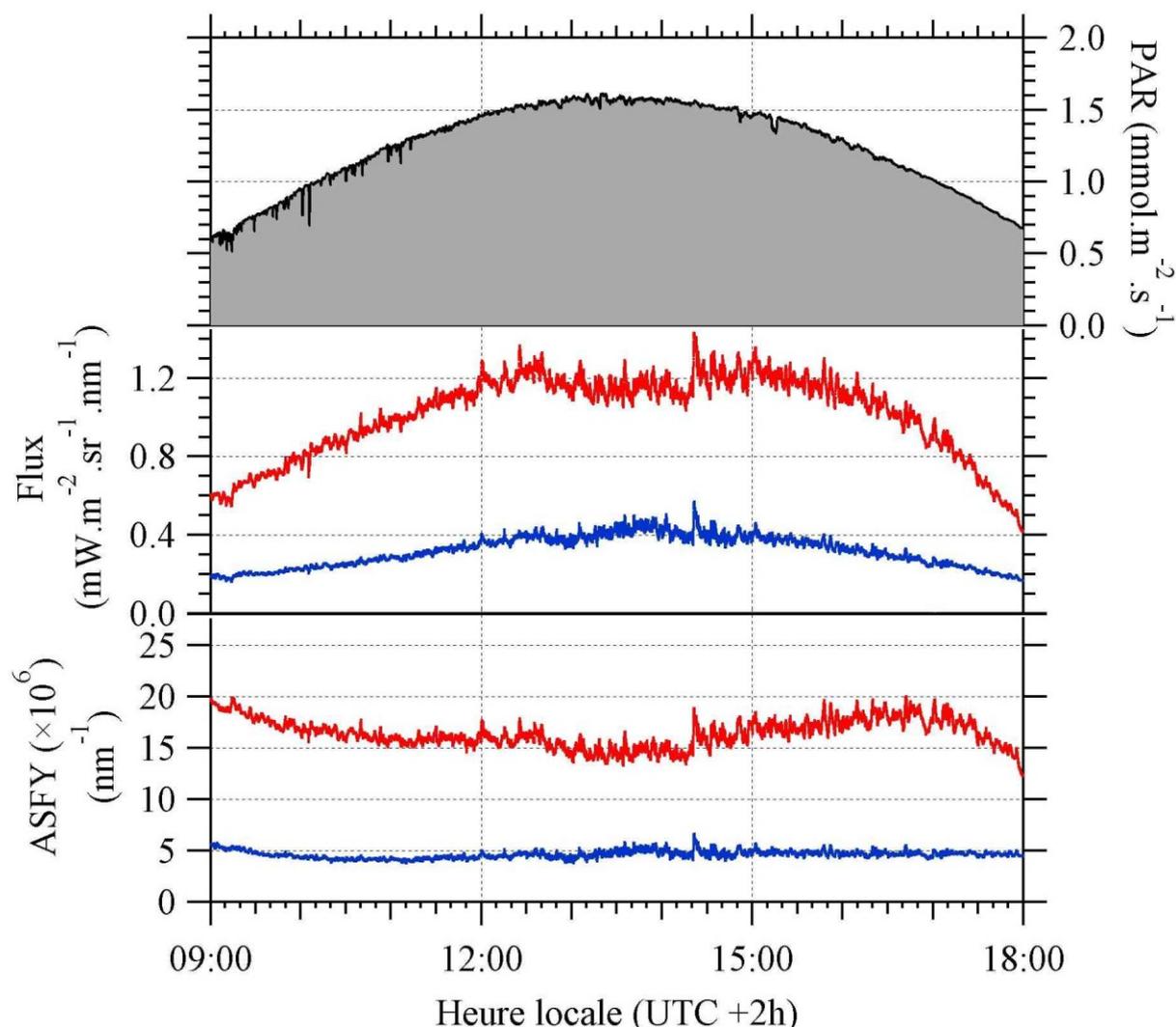


Figure V.4 : Cycle diurne de l'éclairement et des flux de fluorescence @760 nm (en rouge) et @687 nm (en bleu) pour un jour de beau temps (jour 104).

On observe sur la [figure V.4](#), l'évolution diurne des flux de fluorescence rouge et infrarouge mesurés un jour de beau temps. Les flux de fluorescence présentent des dynamiques diurnes similaires à celle de l'éclairement. Dans la suite du chapitre on utilisera également les rendements apparents de fluorescence (ASFY) normalisés par le PAR (définis au [chapitre III](#), [équation III.12](#)).

V.2.2. Mesure active de fluorescence avec le LaserPAM

Dans cette partie, je décris l'instrument LaserPAM et les évolutions diurnes du rendement apparent de fluorescence mesuré avec cet instrument au niveau du couvert.

V.2.2.1. Description du LaserPAM et de son déploiement.

- Qu'est ce qu'un micro LIDAR ?

La télédétection par laser ou LIDAR (Light Detection And Ranging) désigne une méthode de télédétection optique basée sur l'analyse des propriétés d'une lumière laser réfléchie vers son lieu d'émission. Les LIDAR de fluorescence ou F-LIDAR mesurent non seulement la lumière réfléchie mais aussi la fluorescence induite par l'excitation laser. L'appellation Micro-F-LIDAR apparaît dans la littérature pour désigner les LIDAR légers permettant une mesure active de la fluorescence sur des distances allant du centimètre à la dizaine de mètres.

- Comment fonctionne le LaserPAM ?

Le LaserPAM est un μ -F-LIDAR basé sur le fluorimètre commercial PAM 101. L'utilisation d'une source laser et d'une optique de détection permet d'augmenter sa portée de mesure. La [figure V.5](#) présente le schéma de fonctionnement de l'instrument

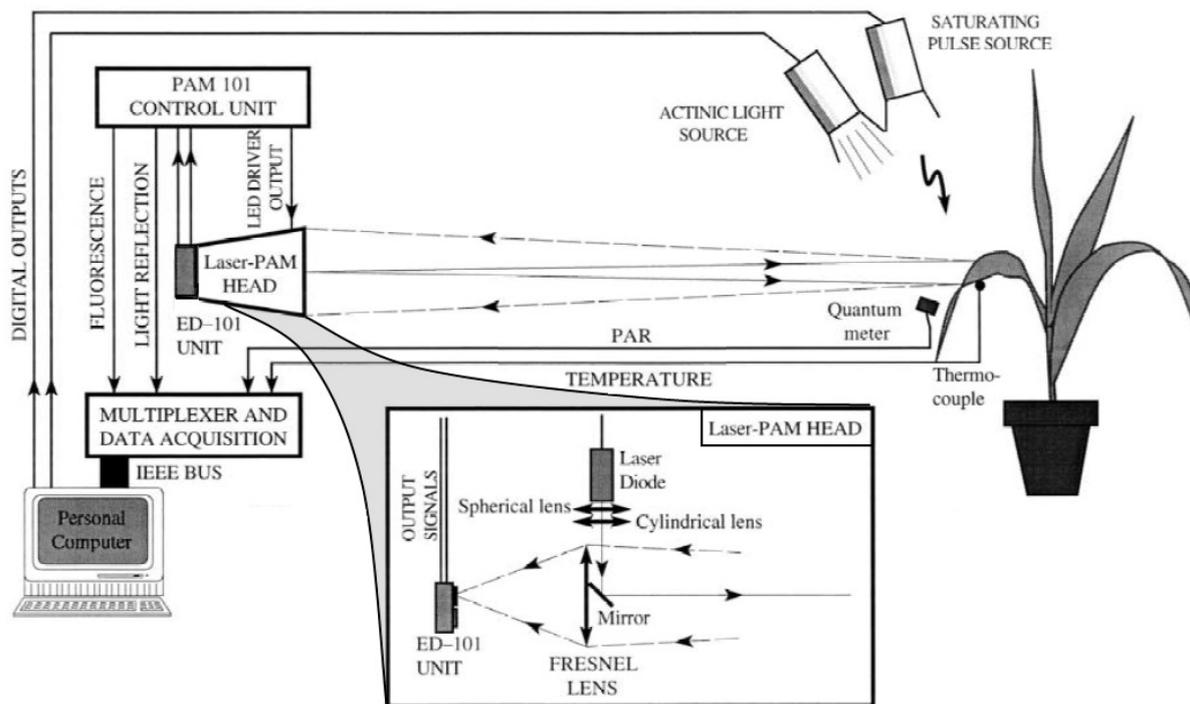


Figure V.5 : Schéma de fonctionnement de l'instrument Laser-PAM d'après [Ounis et al., 2001](#). En 2009 les sources lumineuses additionnelles ('actinic light source' et 'saturating pulse source') ne sont pas utilisées.

L'instrument PAM 101 ([Schreiber, 1986](#)) permet la mesure de contact du rendement de fluorescence. Le principe de 'light doubling method' s'appuie sur l'utilisation de plusieurs sources lumineuses.

Une source analytique pulsée est suffisamment faible pour ne pas perturber l'état de l'appareil photosynthétique. La synchronisation avec la détection permet d'extraire le signal utile du continuum lumineux. Ainsi la mesure est indépendante de l'éclairage environnant. Une source actinique est suffisamment puissante pour modifier l'état de l'appareil

photosynthétique. Enfin, une source saturante est suffisamment puissante pour saturer l'appareil photosynthétique.

L'adaptation réalisée par *Cerovic et al.* en 1996 et améliorée par *Ounis et al.* en 2001 consiste à remplacer la source analytique du PAM 101 par une source laser couplée à un télescope pour la détection. Ce qui permet de mesurer jusqu'à 10 mètres le rendement apparent de fluorescence de la feuille (*Ounis, 2001*).

Le module d'émission est constitué d'une diode pulsée CQL 822/D (Philips, Pays-Bas) modifiée pour émettre à 660 nm. Le module de détection est celui du PAM 101 modifié pour mesurer le signal produit par la photodiode. Un filtre rouge RG9 (3 mm, Schott, Allemagne) et un filtre anti-calorique définissent un filtre de détection global dont le maximum se situe à 737 nm et dont la largeur à mi-hauteur est de 48,8 nm (voir La [figure V.6](#))

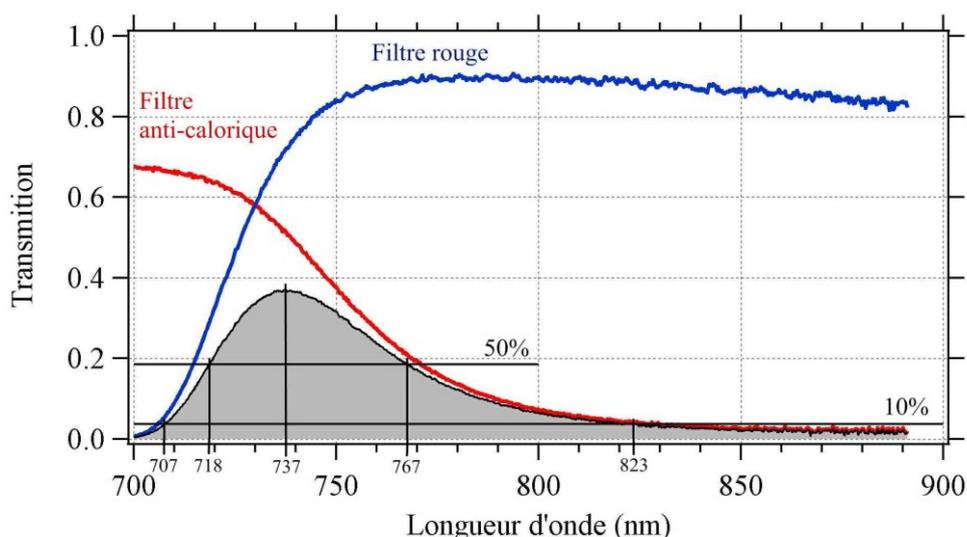


Figure V.6 : Transmission globale des filtres du module de détection du LaserPAM (en gris). La transmission de ce filtre global s'obtient par le produit de la transmission du filtre anti-calorique (en bleu) et du filtre rouge (en rouge).

Le filtrage fréquentiel du signal de la photodiode permet de dégager deux composantes :

- la partie pulsée correspond à la fluorescence induite par l'excitation laser.
- la partie continue correspond à la luminance de la cible.

- Dispositif expérimental en champ

Le LaserPAM est disposé horizontalement et vise un miroir incliné qui permet une visée NADIR sur une portion de couvert de 10 cm × 13 cm (au sommet du couvert). La distance entre la tête de mesure et le sommet du couvert varie avec la croissance du blé de 3,53 m (le jour 120) à 3,23 m (le jour 145). L'ensemble des résultats présentés est corrigé de la distance entre le sommet du couvert et l'instrument. La [figure V.7](#) montre l'instrument LaserPAM déployé sur le couvert de blé.

L'instrument ainsi que le support du miroir sont disposés au nord de la cible observée pour éviter le passage des ombres sur la cible durant le cycle diurne.

Le rendement apparent de la fluorescence du couvert a été suivi continûment durant 51 jours (du 27 avril au 17 juin). Néanmoins, la rosée matinale et les humidités élevées ont provoqué épisodiquement la formation de buée sur le miroir de renvoi, compromettant durant quelques heures par jour la mesure. Une résistance chauffante est mise en place sur le miroir à partir du 7 mai (jour 127). Cela évite la formation de buée sur le miroir. De plus, pour

simplifier l'interprétation, on ne considèrera pas les points de mesures acquis pendant ou après les épisodes pluvieux.

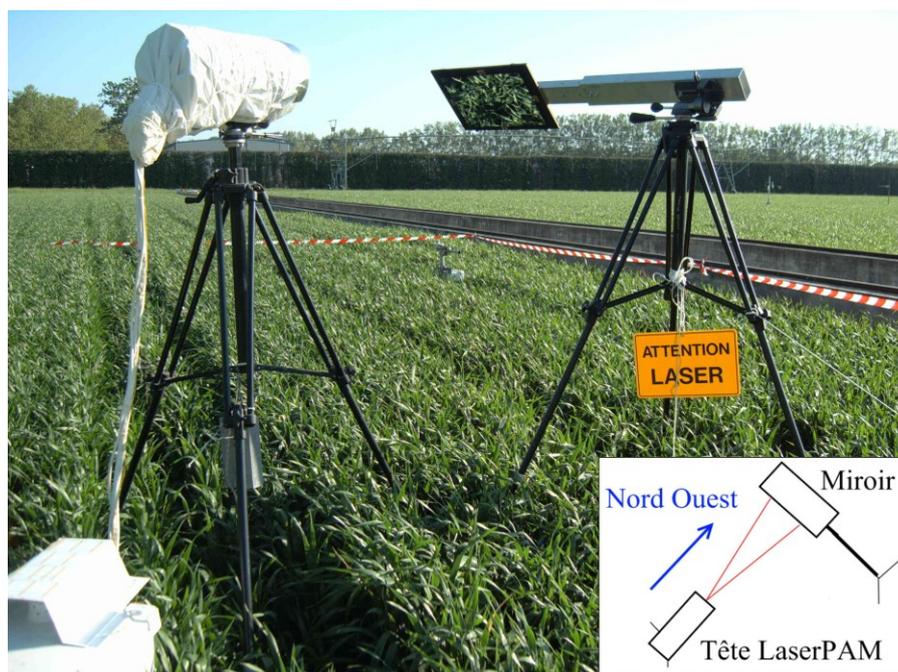


Figure V.7 : Instrument LaserPAM en mesure sur le blé. La tête de mesure tire horizontalement sur un miroir à 45° qui réfléchit le faisceau en visée nadir. Encart : Schéma d'orientation de la mesure.

V.2.2.2. Evolution diurne des signaux LaserPAM

Les figures V.8 et V.9 présentent, pour deux jours consécutifs (de passage nuageux puis de beau temps), l'éclairement (PAR) et la luminance infrarouge de la cible (en bleu) ainsi que le rendement apparent de fluorescence du couvert (en rouge). De plus, les températures de l'air dans le couvert et d'une feuille sont comparées.

La luminance infrarouge correspond à la composante continue du signal reçu par la photodiode à travers les filtres de détection. Elle représente la lumière réfléchi par le couvert dans le champ de vue du télescope. Elle suit les tendances générales de l'éclairement (PAR) pour les deux jours présentés. Néanmoins, la relation entre luminance et éclairement n'est pas linéaire. On peut observer, pour le jour de beau temps (149), un écrasement de la luminance relativement au PAR autour du midi solaire (± 3 heures). Pour le jour d'éclairement variable (148), la luminance présente des variations tantôt plus importantes, tantôt plus réduites que les variations de PAR.

Le rendement apparent de fluorescence d'un élément de couvert (noté F_{LaserPAM}) est calculé en divisant la composante pulsée du signal infrarouge par la puissance de la diode pulsée. On observe des tendances communes entre les deux jours : une augmentation rapide avec le lever du jour, une diminution du signal dans l'après midi et une augmentation lente durant la nuit. La fluorescence varie de 26% avec un maximum à 8 heures pour le jour d'éclairement variable (148, figure IV.8). Pour le jour de beau temps (149, figure IV.9), la fluorescence varie de 27 % avec un maximum à 10 heures. Durant l'après-midi la fluorescence cesse de diminuer entre 18 heures et 19 heures.

La pseudo-réflectance LaserPAM est définie comme le rapport de la luminance infrarouge sur l'éclairement. Il présente pour les deux jours une évolution en U avec un minimum au midi solaire. Dans la figure V.9, son évolution n'est pas symétrique avec une valeur plus élevée l'après midi que le matin.

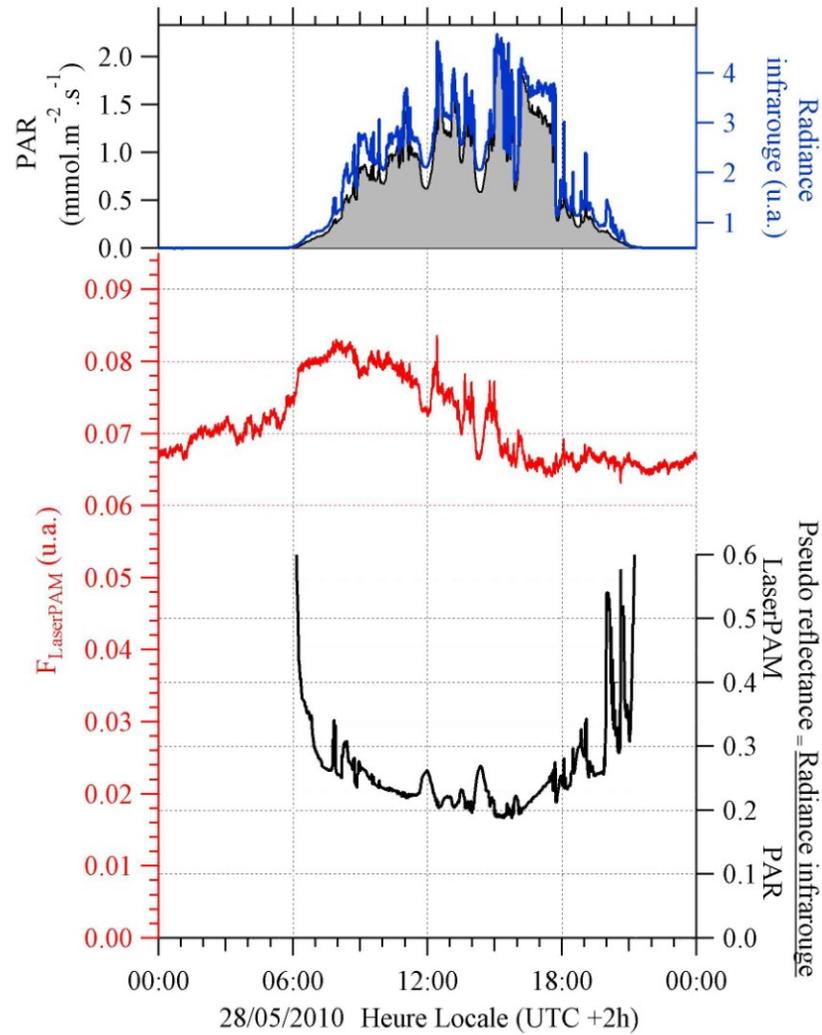


Figure V.8 : Évolution diurne des signaux LaserPAM pour un jour de passages nuageux (jour 148). **De haut en bas :** PAR et luminance infrarouge, rendement apparent de fluorescence, pseudo-réflectance LaserPAM.

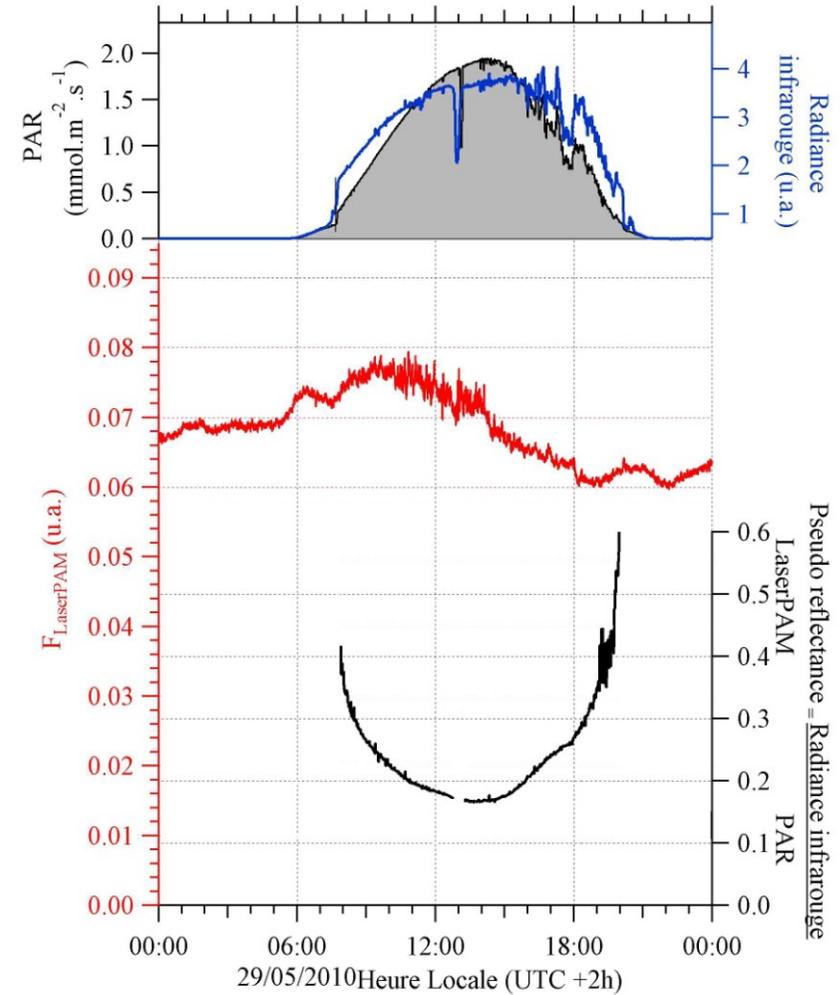


Figure V.9 : Évolution diurne des signaux LaserPAM pour un jour de beau temps (jour 149). **De haut en bas :** PAR et luminance infrarouge, rendement apparent de fluorescence du couvert, pseudo-réflectance LaserPAM.

V.2.2.3. Comparaison des mesures actives et passives

Les mesures passives et actives de la fluorescence chlorophyllienne sont menées conjointement sur la même culture. En comparant les signaux F_{laserPAM} et ASFY, nous comparerons les observations du même objet mesuré par deux méthodes différentes et sur des cibles de tailles différentes. L'annexe C présente les équations de détections des deux instruments.

Les figures V.10 et V.11 présentent pour deux jours (beau temps ou couvert) les mesures effectuées avec les deux instruments. Les données TriFLEX sont tracées en rouge et les données LaserPAM sont tracées en bleu. LaserPAM mesure en visée nadir sur une cible de 10×13 cm à une distance de 2,50 mètres. TriFLEX mesure sur un champ de vue de 2 mètres de diamètre à une distance de 25 mètres. Les instruments mesurent deux parcelles d'une même culture de blé éloignées de 3 mètres.

Les pseudo-réfectances sont calculées par division des luminances infrarouges par l'éclairement. LaserPAM mesure la luminance à 735 nm (intégré de 707 à 823 nm). TriFLEX mesure la luminance à 758 nm (intégré de 757,54 nm à 758,08 nm). Ces deux luminances sont générées au sein du couvert par réflexion de l'éclairement naturel infrarouge. Le LaserPAM n'a pas été calibré radiométriquement pour la mesure de luminance. Ainsi, les deux grandeurs ne sont pas comparables en valeurs absolues mais en valeurs relatives.

Le jour 125 (5 mai) couvert, les pseudo-réfectances des deux instruments présentent des variations corrélées entre elles et anti-corrélées avec l'éclairement. Les variations relatives de la pseudo-réfectance sont de 16 % pour TriFLEX et 27 % pour LaserPAM.

Le jour 155 (4 juin) de beau temps, les tendances des pseudo-réfectances des deux instruments sont très différentes. La pseudo-réfectance mesurée avec TriFLEX présente une valeur constante sur le jour avec une variation inférieure à 1 %. La pseudo-réfectance mesurée avec le LaserPAM est fortement marquée par une évolution incurvée en 'U' dont le minimum se situe à 13 heures et qui croît durant l'après-midi. Ce signal est fortement dissymétrique par rapport au midi solaire et présente une variation relative de 72 %.

Les rendements apparents de fluorescence du couvert calculés par chaque instrument ont été présentés précédemment. On utilisera le ASFY pour la mesure passive avec TriFLEX. On utilisera F_{laserPAM} pour la mesure active avec LaserPAM. Les deux rendements apparents ne sont pas comparables en valeurs absolues. On évaluera également leurs variations relatives.

Le jour 125, les rendements apparents de fluorescence du couvert présentent une évolution parallèle avec des variations relatives similaires.

Le jour 155, les rendements apparents de fluorescence présentent des tendances différentes selon l'instrument. La mesure passive produit une évolution en 'M' du rendement de la fluorescence avec une déplétion centrée sur le midi solaire et deux maxima à 10h00 et 16h30. Le maximum du matin étant supérieur à celui de l'après midi de 10 %. La mesure passive du rendement de fluorescence ne présente qu'un épaulement du signal le matin autour de 10 heures suivi d'une décroissance qui se stabilise vers 18 heures.

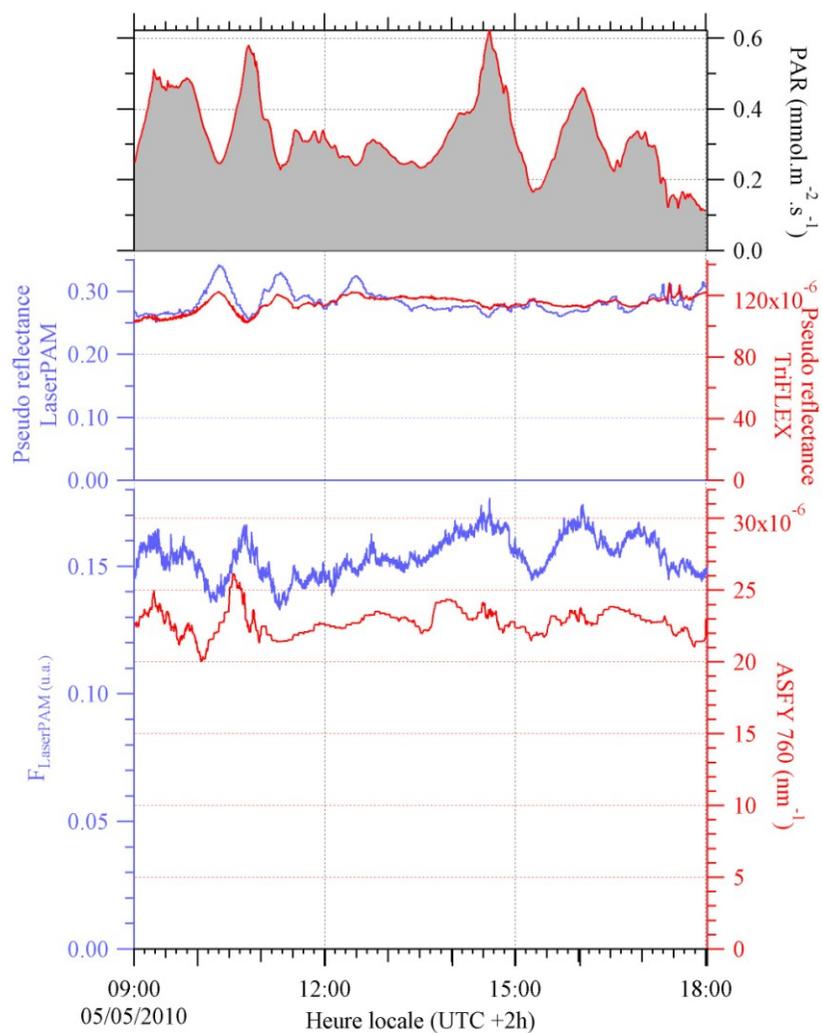


Figure V.10 : Comparaison des mesures actives (LaserPAM en bleu) et passives (TriFLEX en rouge) de fluorescence pour un jour de temps couvert (jour 125). **De haut en bas:** PAR rayonnement photosynthétiquement actif, pseudo-réflectance (voir texte) LaserPAM et TriFLEX, rendements de fluorescence infrarouge.

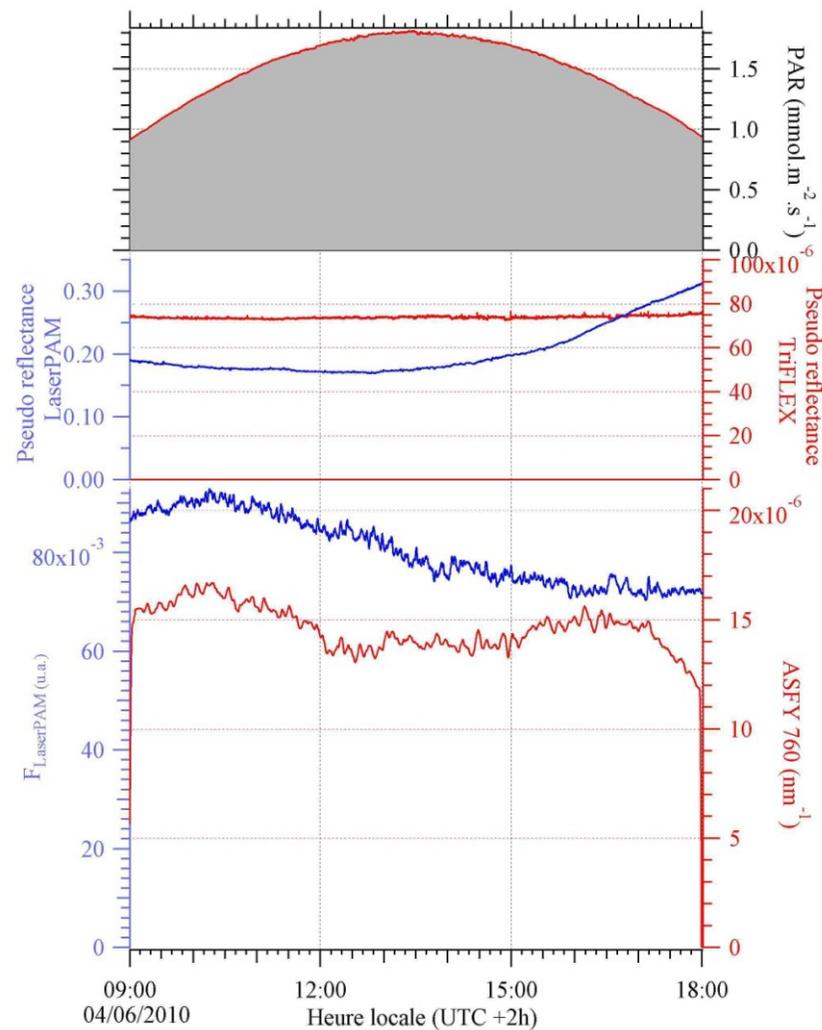


Figure V.11 : Comparaison des mesures actives (LaserPAM en bleu) et passives (TriFLEX en rouge) de fluorescence pour un jour beau temps (jour 155). **De haut en bas:** PAR rayonnement photosynthétiquement actif, pseudo-réflectance (voir texte) LaserPAM et TriFLEX, rendements de fluorescence infrarouge.

V.2.3. Discussion

V.2.3.1. Discussion des signaux LaserPAM

La valeur moyenne journalière du rendement apparent de fluorescence évolue avec la phénologie du couvert. Néanmoins, le signal normalisé par sa valeur moyenne journalière montre une bonne reproductibilité des tendances diurnes observées dans la [figure V.8](#) et la [figure V.9](#). Par ailleurs, même pour des régimes d'éclaircements différents comme les jours 148 et 149, on constate une similarité importante des tendances diurnes. Ces évolutions sont cohérentes avec les études précédentes ([Cerovic et al., 1996](#), [Rosema et al., 1998](#)) qui ont montrées qu'en condition d'éclaircissement naturel, la précocité du maximum du rendement de fluorescence le matin et l'intensité de la dépression du rendement l'après midi apparaissent comme significatifs du niveau de stress hydrique et de sa réversion.

On retiendra que le rendement apparent de fluorescence du couvert varie de moins de 15 % autour de sa valeur moyenne sur la journée. Même pour les conditions de stress le plus sévères.

L'évolution diurne du rapport de la luminance infrarouge sur le PAR peut être liée à deux facteurs :

- l'évolution des intensités lumineuses sur la journée entre la gamme du PAR et la gamme proche infrarouge. Une telle variation se produit sur le cycle diurne avec la variation de masse d'air dont l'augmentation amplifie, entre autres, la diffusion Rayleigh. Cette diffusion appauvrit l'éclaircissement aux grandes longueurs d'onde. La comparaison réalisée avec TriFLEX entre l'éclaircissement à 760 nm (mesuré sur la référence) et le PAR (mesuré avec le quantummètre) montre une variation, sur le cycle diurne inférieure à 12% ;
- la réflectance directionnelle du couvert qui est intégrée dans la luminance du couvert et non dans le PAR.

Les variations observées lors des passages nuageux de la [figure V.8](#) sont de l'ordre des variations induites par l'évolution spectrale. Par contre, les évolutions diurnes importantes et reproductibles entre les deux jours sont associées à des effets de réflectance bidirectionnelle.

L'épaulement observé entre 15 heures et 18 heures sur la [figure V.9](#) peut s'expliquer si on considère la géométrie de la mesure. En effet, une lacune du couvert au nord-est de la cible permet à ces horaires une plus grande pénétration du rayonnement direct par beau temps ce qui occasionne une luminance réfléchi plus grande à ces horaires.

V.2.3.2. Discussion de la comparaison active passive

Sur la [figure V.10](#), le PAR inférieur à 600 μE indique une couverture nuageuse continue. Les variations d'intensités proviennent d'une variation de l'épaisseur de la couche de nuage. Les mesures d'éclaircements indiquent une fraction diffuse supérieure à 0,7 durant l'ensemble de la journée. L'effet étudié dans le [chapitre IV](#) sera réduit et quasiment constant sur la journée. On peut donc considérer directement les produits de télédétection passive.

Une variation de PAR de 200 à 600 μE entre 10h20 et 10h45 induit une augmentation du rendement de fluorescence LaserPAM de 15 %. Par ailleurs, des variations de fluorescence corrélées aux variations d'éclaircissement sont détectables avec les deux instruments et significatives devant leurs niveaux de bruits. Ces rendements mesurés activement et passivement présentent des évolutions parallèles.

L'évolution parallèle des deux estimateurs indique que le rendement apparent de fluorescence mesuré passivement dans ces conditions est représentatif du rendement de

fluorescence effectif du couvert. Ceci est cohérent avec l'idée selon laquelle la fraction d'éclairement absorbé est plus stable sur la journée lorsque le temps est couvert.

Sur la [figure V.11](#), l'évolution régulière du PAR indique un jour dégagé de beau temps. La fraction de rayonnement diffus mesurée est inférieure à 0,3 pour toute la journée, ce qui assure également que l'effet étudié au [chapitre IV](#) soit minimal et stable.

Le rendement de fluorescence F_{LaserPAM} mesuré activement présente une évolution très similaire à celle observée précédemment sur les [figures V.8](#) et [V.9](#) soit une variation de plus ou moins 15 % autour de sa valeur moyenne sur la journée avec un maximum le matin et un minimum en fin de journée. De même la pseudo-réfectance LaserPAM présente la même tendance générale pour ces trois jours.

Le rendement de fluorescence ASFY présente pour les jours de beau temps une tendance différente de F_{LaserPAM} avec une évolution en 'm'. La principale différence du rendement passif par rapport au rendement actif de fluorescence est donc une valeur relativement supérieure l'après-midi.

Pour interpréter cette différence des rendements, on peut s'intéresser à la différence des pseudo-réfectances mesurée avec les deux instruments. La pseudo-réfectance mesurée avec TriFLEX présente une valeur stable sur le cours de la journée. Tandis que la pseudo-réfectance du LaserPAM présente une augmentation significative l'après midi. Cette augmentation, reproductible pour les autres jours de beau temps et absente du jour couvert, est attribuée à une lacune du couvert au voisinage sud-ouest de la cible LaserPAM qui facilite la pénétration de l'éclairement directionnel durant l'après midi.

On peut supposer que la différence des rendements de fluorescence entre les deux instruments est induite par une différence d'échelle d'intégration, si l'on garde à l'esprit que la mesure effectuée sur le champ de vue le plus petit est plus sensible aux effets directionnels. On sait que l'hétérogénéité du couvert augmente la sensibilité aux effets directionnels, or, une plus petite cible du même couvert est relativement plus hétérogène. En particulier, la hauteur du couvert est plus grande que la zone d'observation LaserPAM. Dans ces conditions, les effets de bordures par temps clair peuvent compromettre la représentativité spatiale de la cible du LaserPAM.

Pour trancher l'influence de l'échelle d'intégration, il conviendrait de réaliser cette comparaison avec une mesure active sur un spot de 2 mètres de diamètre. En l'absence de cette mesure, on considèrera que par beau temps également, le rendement apparent de fluorescence mesuré passivement est représentatif du rendement de fluorescence effectif du couvert.

V.2.3.3. Conclusion intermédiaire

On a comparé les pseudos-réfectances ainsi que les rendements apparents de fluorescence mesurés avec l'instrument passif TriFLEX sur une cible de 2 mètres et avec l'instrument actif LaserPAM sur une cible de 10 × 13 cm.

Par temps couvert et tant que l'éclairement reste diffus, les variations du rendement apparent du couvert obtenu par la méthode passive (ASFY) présentent les mêmes variations que le rendement apparent du couvert obtenu par la méthode active (FlaserPAM). Or, les variations de F_{LaserPAM} sont représentatives des variations du rendement de fluorescence effectif d'un élément de couvert ([Ounis et al., 2001](#)). Ainsi la mesure passive rend bien compte des évolutions du rendement de fluorescence des éléments du couvert.

Par beau temps, la différence de taille entre les deux cibles semble induire un artefact qui complique l'analyse l'après midi. La comparaison montre tout de même des évolutions

lumineuses en dehors de l'après midi. Par analogie avec les évolutions de la pseudo-réfectance, on suppose que l'artefact porte sur la mesure active l'après midi. Ainsi, on suppose que la mesure passive de fluorescence au niveau du couvert rend aussi compte des évolutions du rendement quantique de fluorescence.

Pour pouvoir mieux interpréter les différences entre mesures actives et passives de la fluorescence pour toutes les conditions d'éclairage, il conviendrait de conduire une campagne similaire incluant une mesure active sur une zone de même taille que la mesure passive, ainsi que des mesures de la géométrie d'éclairage pour corriger l'effet de réflectance bidirectionnelle sur la mesure passive.

On retiendra de cette comparaison des mesures actives et passives de fluorescence sur le blé que :

- la variation relative du rendement de fluorescence d'un élément de couvert varie au maximum de plus ou moins 15 % autour de la valeur moyenne sur le cycle diurne.
- Le rendement de fluorescence mesuré avec l'instrument TriFLEX rend compte de l'évolution relative du rendement quantique de fluorescence d'un élément de couvert.

V.3. Etude de la relation entre fluorescence et échanges gazeux

V.3.1. Mesure du flux de CO₂ atmosphérique par corrélation turbulente

V.3.1.1. Flux de CO₂ échangés entre une culture et l'atmosphère

Rappelons quelques définitions, concernant les échanges de CO₂, entre une culture et l'atmosphère. Une culture absorbe le CO₂ via le processus de photosynthèse. La quantité de carbone qu'elle assimile est dénommée la productivité primaire brute (GPP : Gross Primary Productivity). Par ailleurs, cette culture réémet du CO₂ par la respiration des plantes et du sol. Ce flux est appelé la respiration totale de l'écosystème (TER : Total Ecosystem Respiration). La différence entre ces deux flux importants et opposés est nommée échange net de l'écosystème (NEE : Net Ecosystem Exchange). Ces flux sont schématisés dans la [figure V.12](#).

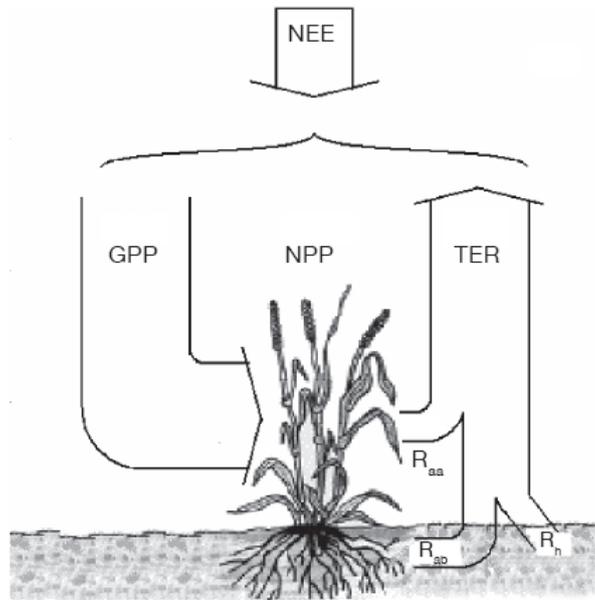


Figure V.12 : Représentation des flux de CO₂ échangés entre une culture et l'atmosphère. NEE : Échange Net de l'Écosystème ; GPP : Productivité Primaire Brute; NPP : Productivité Primaire Nette ; TER : Respiration Totale de l'Écosystème; R_{aa} : respiration autotrophe des parties aériennes; R_{ab} : respiration autotrophe du sol; R_h : respiration hétérotrophe. (Graphique et description d'après [Moureaux et al., 2008](#)).

Ce qui nous intéresse, c'est d'accéder au terme GPP car il dépend de l'éclairement absorbé. La mesure de covariance turbulente donne accès au terme NEE seulement. Pour déduire le terme GPP, il faut évaluer le terme TER.

La respiration spécifique aux parties aériennes de la culture va principalement dépendre de l'éclairement et de la température foliaire. La respiration du sol et des parties souterraines de la culture va dépendre principalement de la température du sol.

Diverses études (pour une revue voir [Falge et al., 2001](#)) ont montré que la température du sol mesurée à 5 cm de profondeur permet d'ajuster un estimateur de la respiration sur des parcelles de C3 (comme le blé) à partir de mesures de corrélation turbulente.

Malheureusement, nous ne disposons pas de la mesure de la température du sol. Cette lacune nous empêche de modéliser l'évolution diurne de la respiration du sol de manière satisfaisante et donc d'estimer les contributions relatives de la photorespiration et de la respiration aérienne.

Tout au long de la campagne, les valeurs nocturnes du flux surfacique de carbone échangé sont comprises entre 0 et $10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour des températures allant de -7 à 28°C . Cette valeur nocturne est attribuable à la respiration du sol et des parties aériennes. La photorespiration des parties aériennes de la plante que l'on peut raisonnablement attendre ne dépassera pas la valeur de cette respiration. La TER augmentera sensiblement au midi solaire pour des températures importantes et des éclairagements solaires forts. Néanmoins, pour des températures élevées, des phénomènes régulateurs vont limiter cette augmentation.

Devant la faible valeur de la respiration totale relativement à l'échange net de l'écosystème, devant la complexité d'une modélisation acceptable de l'évolution diurne de cette respiration, auxquelles s'ajoute la lacune de paramètre pour alimenter ce modèle (température du sol), nous préférons considérer une valeur constante de TER sur toute la campagne. Nous prendrons la valeur moyenne des respirations nocturnes soit $4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Dans la suite, on utilise une production primaire calculée comme suit :

$$\text{GPP} = 4 - \text{NEE}$$

V.3.1.2. Principe et instrumentation de la méthode de covariance turbulente

- Principe de la méthode de covariance turbulente

La méthode de covariance turbulente (aussi appelée méthode des flux turbulents ou de corrélation turbulente) consiste à calculer les échanges verticaux dans la couche limite atmosphérique à partir du traitement statistique des mesures à haute fréquence de la vitesse du vent et de la concentration des composés cibles. Ces mesures de flux sont largement appliquées au suivi des échanges de chaleur, d'eau, de CO_2 et d'autres gaz sur des biomes entiers pour alimenter des modèles climatiques, météorologiques et écophysologiques.

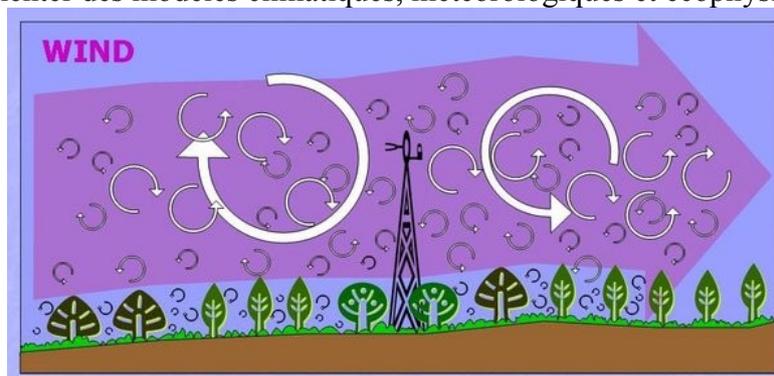


Figure V.13 : Illustration du principe de corrélation turbulente (d'après Burba G. and Anderson D. Li-COR).

La résolution spatiale de la mesure par corrélation turbulente est délicate à déterminer. Elle découle de l'estimation de la zone source du capteur. Dans le cas présent de la diffusion turbulente, cette zone source dépend des conditions d'écoulement et de turbulence dans la couche de mesure située entre le sol et le capteur. La fonction décrivant la relation entre la distribution spatiale des sources (ou puits) et un signal mesuré en hauteur dans la même couche est appelée la fonction de poids des sources (ou fonction d'empreinte). Elle permet d'estimer le « champ de vue » du capteur et de sélectionner les instants de mesure significatifs. Dans une première approche, on peut raisonnablement considérer que la zone

source se situe au vent du capteur et que l'extension de la zone d'influence va croître avec la hauteur du capteur et la force du vent.

- Instrumentation déployée

La méthode de corrélation turbulente peut être appliquée à différents gaz atmosphériques selon les capteurs installés. Dans notre étude, l'utilisation de l'analyseur de gaz infrarouge en espace libre LI 7400 fabriqué par LI-COR permet la mesure de la concentration instantanée en CO₂ et en eau vapeur. L'anémomètre sonique utilisé est le Young 84000 développé par Campbell instrumentation. La station est enrichie de deux pyranomètres (CMP21 et CM3, Kipp & Zonnen, Delft, Nederland) permettant de mesurer des rayonnements globaux descendants et montants. On en déduit l'albédo et le rayonnement absorbé. La [figure V.14](#) montre la tête de mesure lors de son installation. On distingue les trois instruments (de gauche à droite) : capteur de rayonnement, anémomètre et analyseur de gaz. Les données sont stockées sur une station d'acquisition (Campbell Scientific, UT., USA) et rapatriées journalièrement.



Figure V.14 : *dispositif expérimental pour la mesure des flux par corrélation turbulente. A droite l'analyseur de gaz en espace libre (LI-7400), à gauche l'anémomètre sonique Young 84000 et en haut les pyranomètres.*

Dans notre cas, le capteur placé à 2 mètres de hauteur permet d'estimer la zone d'émission à une zone d'environ 60 mètres de diamètre pour la plupart des vents rencontrés. Les vents dominants à Montfavet sont le Mistral et un vent thermique soufflant le plus fréquemment du Nord-nord-ouest. Le capteur a été positionné afin de garantir une mesure sur la parcelle OUEST pour la plupart des mesures. Dans la suite, je ne présente les données de corrélation turbulente que pour les vents provenant de Nord-Nord-Ouest $335 \pm 35^\circ$ et des forces de vent inférieures à 10 km.h^{-1} ; ce qui permet de nous assurer que les mesures sont représentatives de la parcelle qui nous intéresse.

Différents projets européens (CarboEurope) et mondiaux (FluxNet) reposent sur des réseaux de stations de mesures représentatifs des différents biomes. La mise en place de ces projets a contribué à normaliser les traitements complexes associés à cette méthode. Le site de l'INRA d'Avignon Montfavet est impliqué dans le projet CarboEurope comme station pour les biomes agricoles. Ce sont les données générées par O.Marloie pour ce projet qui ont été utilisées dans le cadre de cette étude.

V.3.2. Evolution de l'assimilation et de la fluorescence

Dans la suite, on compare les signaux de fluorescence chlorophyllienne rouge (687 nm) et proche infrarouge (760 nm) mesurés de manière passive par TriFLEX avec la productivité primaire mesurée par corrélation turbulente. On utilisera les données semi-horaires et les données journalières sur la phase d'épiaison. On étend ensuite la comparaison de la fluorescence et de l'assimilation à tout le cycle de vie.

V.3.2.1. Comparaison des données semi horaires

- Evolution des flux de carbone et de fluorescence avec l'éclairement

Les figures V.15 et V.16 présentent l'évolution de la production primaire brute en fonction des flux de fluorescence rouge et infrarouge pour toute la phase d'épiaison (jours 115 à 145). Chaque point représente la valeur moyennée sur une demi-heure. Les points de fluorescence sont synchrones des mesures de GPP.

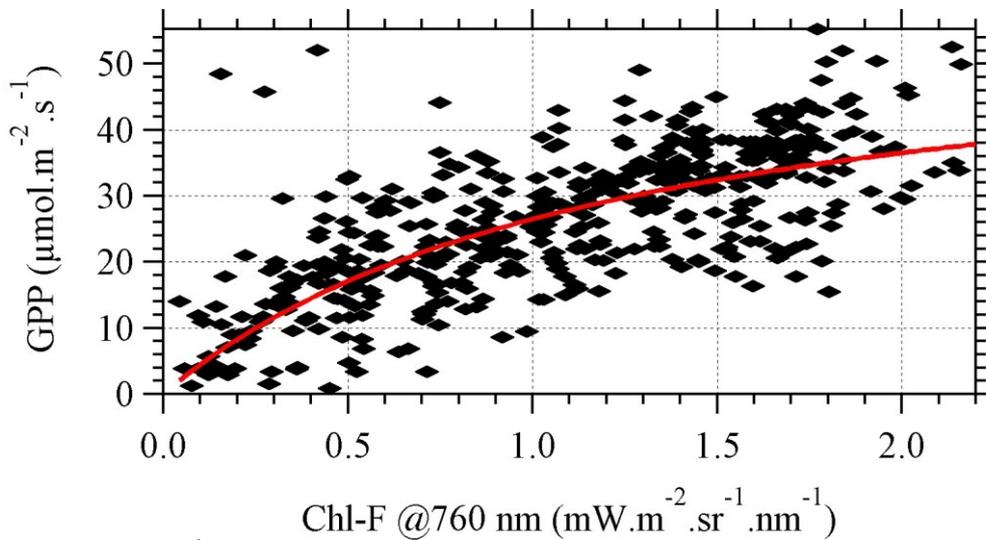


Figure V.15 : Évolution des données semi-horaires de l'assimilation en fonction de la fluorescence infrarouge sur la phase d'épiaison (jours 115 à 145). Un modèle hyperbolique est tracé en rouge suit l'équation. Coefficient de corrélation linéaire de 0.67.

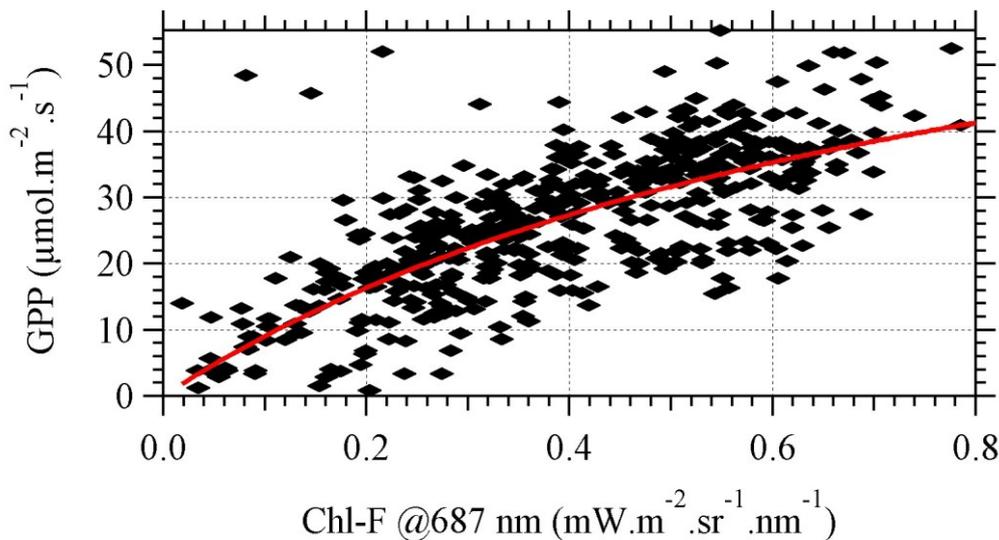


Figure V.16 : Évolution des données semi-horaires de l'assimilation en fonction de la fluorescence rouge sur la phase d'épiaison (jours 115 à 145). Un modèle hyperbolique est tracé en rouge suit l'équation. Coefficient de corrélation linéaire de 0.691.

La relation entre l'assimilation et la fluorescence présente une dispersion importante mais on peut distinguer dans les figures V.15 et V.16 un accroissement plus important pour les faibles éclaircements et une saturation pour les forts éclaircements.

Les courbes rouges sont les ajustements par le moindre carré d'une fonction hyperbolique de la forme $y = (a \times x) / (b + x)$. Cette fonction est choisie car elle est connue pour traduire la saturation des phénomènes physiques.

La diminution relative de la pente entre faible et forte lumière nous indique une saturation plus marquée de l'assimilation devant les signaux de fluorescence. De plus, l'assimilation en fonction de la fluorescence rouge présente une saturation moins marquée que pour la fluorescence infrarouge. Ceci est lié à une saturation plus rapide de la fluorescence rouge lorsque l'éclaircissement augmente.

V.3.2.2. Comparaison des données journalières

Les figures V.17 et V.18 font apparaître l'évolution de l'assimilation de carbone en fonction du flux de fluorescence infrarouge et du flux de fluorescence rouge pour la phase d'épiaison. On ajuste une relation affine sur ces données.

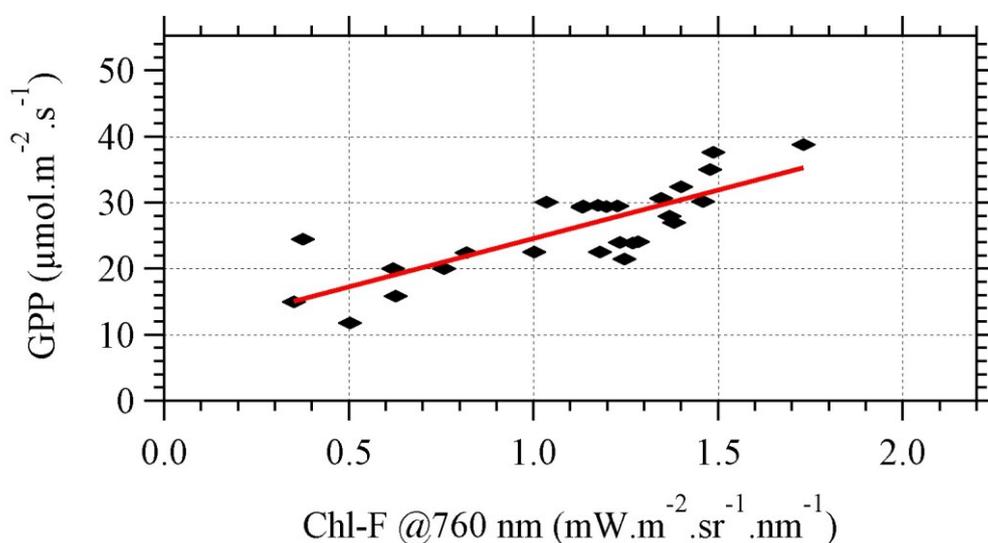


Figure V.17 : Évolution des moyennes journalière de la production primaire brute en fonction du flux de fluorescence infrarouge entre les jours 115 et 145.

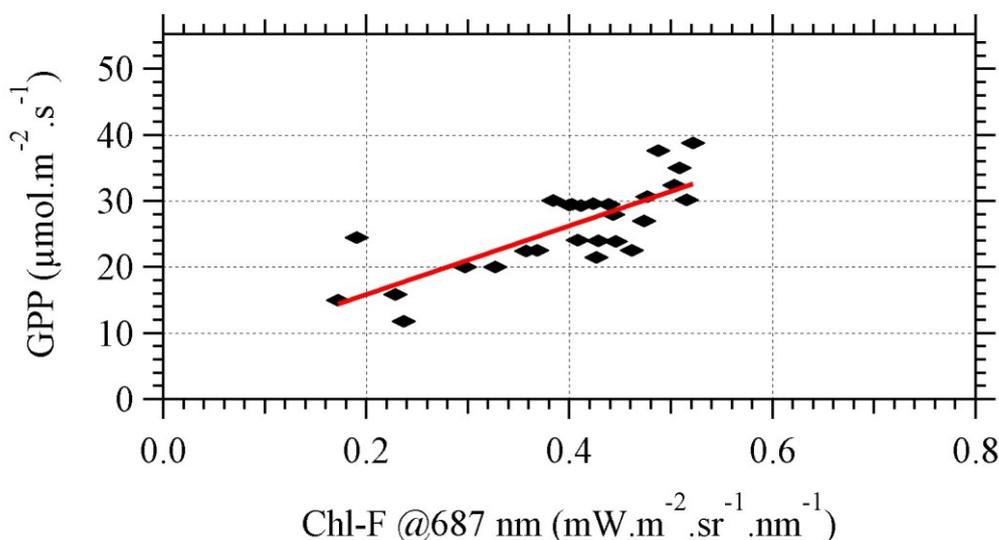


Figure V.18 : Évolution des moyennes journalière de la productivité primaire brute en fonction du flux de fluorescence rouge entre les jours 115 et 145.

V.3.2.3. Comparaison des données journalières sur le cycle de vie

On peut étendre cette observation à l'ensemble du cycle de vie du couvert. On comparera les moyennes diurnes de l'assimilation et du flux de fluorescence.

- Moyennes journalières

La figure V.19 présente pour chaque jour du cycle de vie du blé les moyennes diurnes de l'assimilation (GPP) et du flux de fluorescence infrarouge calculées entre 9h00 et 18h00 (heure locale – UTC + 2 heures).

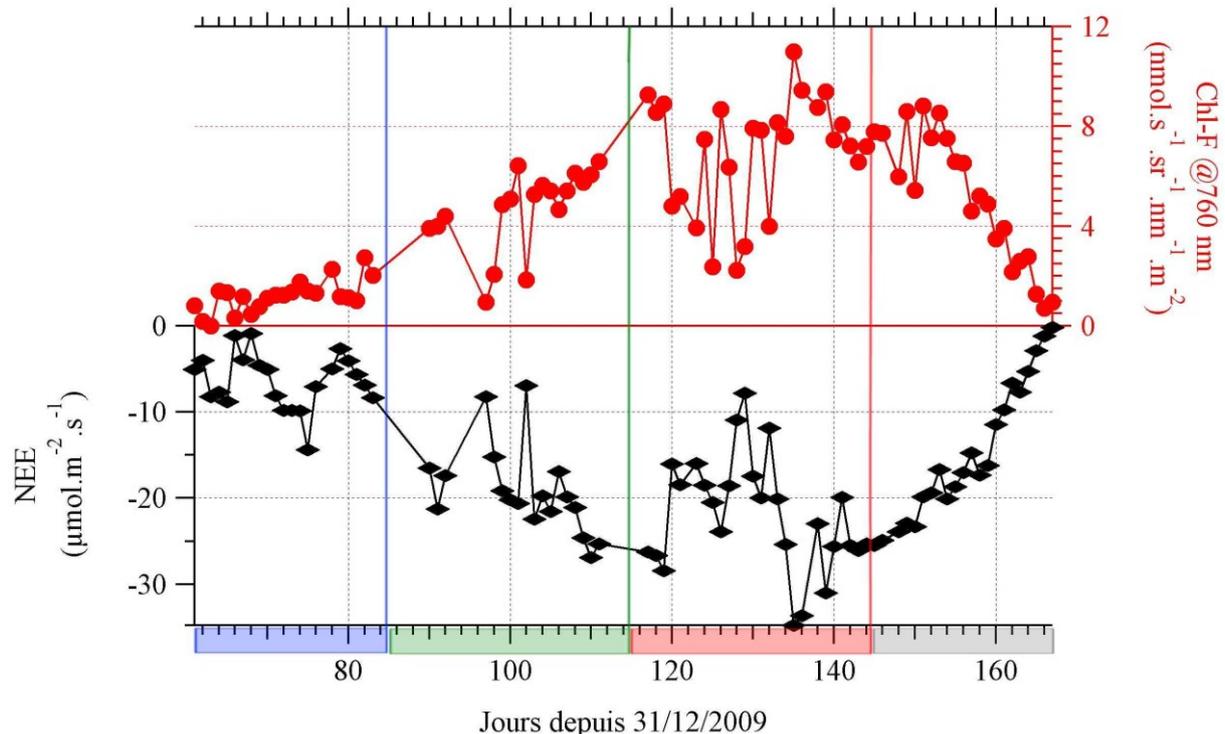


Figure V.19 : Evolution saisonnière de la moyenne journalière des mesures d'échange net de la parcelle de blé et de fluorescence infrarouge.

On observe une évolution cohérente avec la phénologie pour les deux signaux. Une augmentation lente se produit durant la levée. L'augmentation est plus rapide pendant le redressement puis elle se stabilise à l'épiaison pour décroître avec la maturité. On observe pour les deux signaux des valeurs absolues plus faibles pour les jours de passages nuageux. L'évolution parallèle de ces signaux avec le stade de développement et l'éclaircissement produit une bonne corrélation entre ces deux signaux.

Pour visualiser la qualité de cette corrélation, la [figure V.20](#) présente les moyennes diurnes de l'assimilation de carbone en fonction du flux de fluorescence infrarouge pour tous les jours de campagne. La couleur correspond aux phases phénologiques décrites dans le [tableau V.1](#).

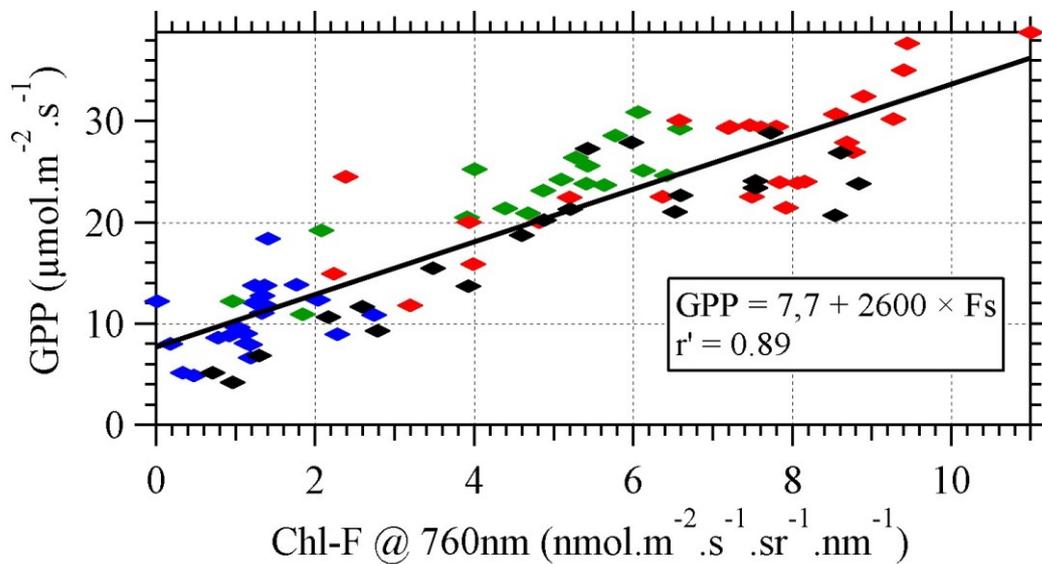


Figure V.20 : Evolution de l'assimilation en fonction de la fluorescence infrarouge exprimée en nmol de photons émis. Code couleur des phases phénologiques du [tableau V.1](#).

La [figure V.21](#) applique cette même comparaison aux mesures de fluorescence infrarouge.

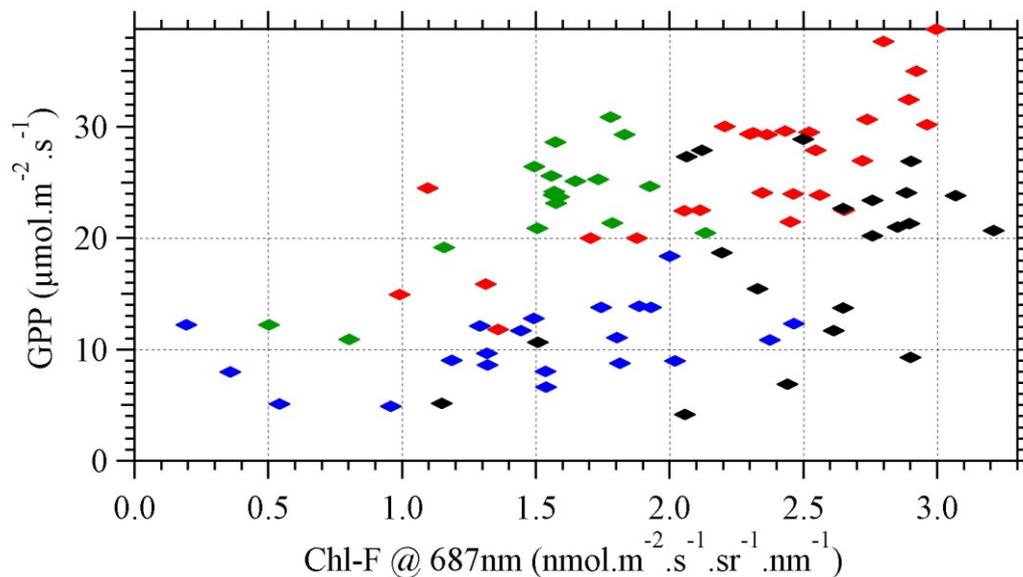


Figure V.21 : Evolution de l'assimilation en fonction de la fluorescence rouge exprimée en nmol de photons émis. Code couleur des phases phénologiques du [tableau V.1](#).

Le **tableau V.2** présente les coefficients déduits de l'ajustement d'une fonction affine ($y = a \times x + b$) sur les données des **figures V.20** et **V.21**. Ils présentent également le coefficient de corrélation linéaire. Ces valeurs sont présentées pour chaque phase phénologique définis au **tableau V.1** ainsi que pour l'ensemble du cycle de vie.

	Nombre de points	Bande O ₂ A			Bande O ₂ B		
		b	a	r'	b	a	r'
Levée	22	8.2	1870	0.38	9.6	470	0.14
Redressement	18	9.7	2850	0.88	7.9	9870	0.73
Épiaison	27	9.9	2300	0.81	5.4	9080	0.78
Maturation	22	4.7	2720	0.90	1.9	6750	0.42
Total	88	7.7	2600	0.89	10.5	4560	0.40

Tableau V.2 : Détails des ajustements linéaires réalisés sur les données journalières de la **figure V.20** et **V.21**.

Les mêmes valeurs calculées sur les données semi-horaires sont présentées dans le **tableau V.3**.

	Nombre de points	Bande O ₂ A			Bande O ₂ B		
		b	a	r'	B	a	r'
Levée	355	8.6	1597	0.25	9.8	415	0.12
Redressement	338	8.9	3027	0.60	8.3	9613	0.56
Epiaison	492	10.8	2183	0.67	7.4	8257	0.69
Maturation	409	6.6	2365	0.81	10.4	9430	0.38
Total	1575	8.5	2444	0.75	12.0	3984	0.39

Tableau V.3 : Détails des ajustements linéaires réalisés sur les données semi-horaires.

Les ajustements sont réalisés dans les unités des **figures V.20** et **V.21**. La pente de la fonction affine représente donc le nombre de moles de CO₂ capturées pour une mole de photons de fluorescence émis par le couvert.

Les coefficients de corrélation linéaire retrouvés pour la phase d'épiaison sont bien ceux présentés dans les **figures V.15** et **V.16**. On observe également que les coefficients de corrélation linéaire sont plus élevés lors des ajustements sur les données journalières.

V.3.3. Discussion

V.3.3.1. Relation entre flux de CO₂ et flux de fluorescence

Le flux de molécules de CO₂ absorbé par un biome et le flux de photons de fluorescence émise sont des grandeurs de nature différente mais elles ont en commun l'absorption de l'éclairement par la chlorophylle de la végétation. Ils sont tous les deux des grandeurs extensives dépendant de la quantité d'éclairement disponible et de la quantité d'éclairement absorbé par la végétation. C'est pourquoi, on observe pour les deux signaux des valeurs absolues plus faibles pour les jours de passages nuageux dans la [figure V.19](#). Néanmoins, On observe dans la [figure V.15](#) et [V.16](#) que l'évolution de l'assimilation en fonction de la fluorescence n'est pas linéaire. Je rappelle les modèles utilisés pour représenter les évolutions de ces flux.

La productivité végétale est généralement modélisée en passant par l'efficacité de l'utilisation de la lumière (Light Use Efficiency) selon un produit de termes représentant les différentes limitations à la conversion photosynthétique ([Monteith, 1972](#)). Selon cette formulation, la productivité primaire d'une culture (GPP) peut s'écrire comme le produit de l'éclairement photosynthétiquement actif (PAR), de la fraction de ce rayonnement absorbé par la biomasse photosynthétique (FaPAR) et de l'efficacité de la conversion photochimique (ϵ).

$$GPP = \epsilon \times FaPAR \times PAR \quad (V.1)$$

L'émission de fluorescence stationnaire (F_s) d'un couvert peut s'écrire comme l'éclairement photosynthétiquement actif absorbé par le couvert ($FaPAR \times PAR$) multiplié par le rendement de fluorescence (Φ_f). Cette formulation est valable, si on néglige la réabsorption de la fluorescence lors de la sortie du couvert, ce qui est valable pour l'infrarouge qui est faiblement réabsorbée.

$$F_s = \Phi_f \times FaPAR \times PAR \quad (V.2)$$

L'intérêt de la fluorescence pour estimer l'activité photosynthétique repose dans le terme $FaPAR \times PAR$, commun à ces deux équations. En effet, la fluorescence comme l'activité photosynthétique sont en compétition pour l'utilisation de l'énergie solaire absorbée par la chlorophylle. Ainsi quand la ressource commune augmente, les deux phénomènes se trouvent amplifiés.

Le lien entre fluorescence et photosynthèse dépend donc de l'évolution relative du rendement de fluorescence (Φ_f) et l'efficacité de la conversion photosynthétique (ϵ). Plusieurs études ont déjà porté sur le lien entre le rendement de fluorescence et l'efficacité de conversion photosynthétique au niveau de la feuille ([Genty et al., 1989](#)) et de la plante entière ([Flexas et al., 2002](#), [Ounis et al., 2001](#), [Moya and Cerovic, 2004](#)). La particularité de cette étude est de se placer à un niveau d'intégration supérieur : celui du couvert.

V.3.3.2. Données semi-horaires

Sur les [figures V.15](#) et [V.16](#), on observe une augmentation rapide de la relation pour les faibles éclaircements. L'assimilation commence très tôt quand le rendement de fluorescence en faible lumière est encore faible. Pour les éclaircements plus intenses, on

observe une stabilisation. Il y a saturation de l'assimilation sous éclairement important tandis que le flux de fluorescence continue de croître avec l'éclairement.

Ce comportement résulte de plusieurs phénomènes. Lorsque l'éclairement devient intense, l'assimilation de CO₂ est limitée par la conductance stomatique. Chez les plantes en C3 comme le blé, avec la baisse de la concentration de CO₂ au sein de la feuille, la réduction de l'oxygène par la Rubisco est favorisée, aboutissant à la consommation des photoélectrons excédentaires qui sont détournés du cycle de Calvin vers la photorespiration. Ainsi l'assimilation sature quand le transfert d'électron – et donc le flux de fluorescence – continue d'augmenter. Néanmoins, la fluorescence présente également une saturation suite à la mise en place de mécanismes régulateurs favorisant la dissipation thermique de l'énergie d'excitation dans les antennes photosynthétiques (pour une revue voir [Demming et Adams, 1992](#)).

Les limitations des flux d'assimilation et de fluorescence se manifestent à des seuils différents de la pression d'éclairement. Le résultat de la [figure V.17](#) et [V.18](#) semble indiquer que la limitation du flux de CO₂ est la première à se produire.

Ainsi la relation entre le rendement de fluorescence et l'efficacité de conversion photochimique varie au cours du jour. Cette relation semble influencée principalement par l'intensité de l'éclairement.

V.3.3.3. Données journalières

La [figure V.19](#) montre une relation étroite entre le flux de fluorescence infrarouge intégré sur la journée et l'échange net de l'écosystème intégré sur la journée également, ce qu'illustre la [figure V.20](#) avec un coefficient de corrélation linéaire de 0.89 entre la production primaire brute journalière et l'émission de fluorescence moyenne de la journée. Cette dernière figure contraste avec la [figure V.15](#) dans laquelle l'assimilation semi-horaire de CO₂ corrèle moins avec le flux de fluorescence infrarouge et présente une saturation avancée par rapport à la fluorescence. De plus, on observe une augmentation du coefficient de corrélation linéaire entre assimilation et flux de fluorescence lorsque l'on passe des données semi-horaires aux données journalières.

Ceci peut s'expliquer par le fait que la moyenne diurne intègre les variations d'éclairement intercepté et que, pour chaque jour de beau temps, la moyenne des rendements saturés et non saturés est relativement stable, qu'il s'agisse du rendement de conversion photosynthétique comme du rendement d'émission de fluorescence.

L'émission de fluorescence infrarouge est très peu réabsorbée par la chlorophylle ([Lichtenthaler et al., 1990](#)), tant dans les feuilles qu'au sein du couvert. Ainsi, comme souligné dans les [chapitres II](#) et [III](#), le flux de fluorescence émis par un couvert est une grandeur extensive directement liée à la quantité de lumière absorbée par la biomasse photosynthétique du couvert. Or, on sait que c'est également la quantité de lumière absorbée par la biomasse photosynthétique du couvert qui détermine la quantité de photosynthèse effectuée par le couvert. Le lien fort de ces deux quantités avec la biomasse photosynthétique explique leur bonne corrélation lors de toutes les phases du cycle de vie du couvert.

Certains indices de réflectances rendent compte également de la quantité de biomasse photosynthétique (entre autres NDVI proposé par [Rouse et al., 1974](#), ou le EVI par [Huete et al., 1997](#)). Mais pour estimer l'assimilation d'un couvert, ils doivent être couplés avec d'autres estimateurs de la fraction de rayonnement absorbé par le couvert ([Myneni et willieams, 1994](#), [Brown de Colstoun et al., 1995](#), [Baret et al., 2007](#)). Les produits de réflectance basés sur ce principe ont montré de bons résultats mais cumulent les incertitudes de plusieurs estimateurs ([Wu et al., 2010b](#)). La fluorescence comme estimateur de

l'assimilation incorpore naturellement la quantité de biomasse photosynthétique et la fraction de rayonnement absorbée spécifiquement par cette biomasse (Damm *et al.*, 2010).

En dehors de la phase de levée, les flux de fluorescence et d'assimilation du CO₂ atmosphérique par la culture présente, pour toutes les phases, une corrélation notable ($> 0,8$). Cette corrélation élevée s'explique par le fait que l'on compare deux grandeurs extensives résultantes toutes les deux du rayonnement photosynthétiquement actif effectivement absorbé. Ce résultat permet d'envisager la mise au point d'indicateurs robustes d'assimilation et de séquestration du carbone atmosphérique par les biomes à l'aide de la mesure à distance de la fluorescence chlorophyllienne. Le développement et la confrontation d'indices de fluorescence, de réflectance ou hybrides pour une telle application est possible sur la base des données produites en 2010.

V.4. Conclusions

Dans ce chapitre, on déploie sur l'ensemble du cycle de vie d'une culture de blé des mesures de flux de CO₂ atmosphérique ainsi que des mesures actives et passives de la fluorescence.

On démontre que la mesure passive de fluorescence infrarouge peut être un estimateur de l'assimilation des cultures car elle incorpore la fraction absorbée de rayonnement photosynthétique.

Mais les variations de rendement de fluorescence peuvent perturber cette estimation. On a évalué la variation de rendement apparent de fluorescence d'un élément de couvert à l'aide du fluorimètre actif. Nous avons mesuré que le rendement de fluorescence varie de $\pm 15\%$ autour de sa valeur moyenne.

Les variations du rendement d'émission de fluorescence et du rendement de photosynthèse induisent une évolution non linéaire des deux flux sur le cours du jour. Lorsque l'on considère la moyenne journalière de la fluorescence infrarouge, les variations diurnes des deux rendements se compensent.

Les flux de fluorescence et de CO₂ présentent une corrélation forte ($r^2=0,89$) sur le cycle de vie de la culture sur une phase phénologique. Cette valeur équivalente à celles avancées par Damm *et al.* (2010) et Rossini *et al.* (2010), a été trouvée pour un grand nombre de mesures effectuées continûment sur l'ensemble du cycle de vie de la culture et sur un champ de vue large dans une configuration plus proche de la télédétection avionnée ou satellitale.

Les perspectives pour l'estimation de l'assimilation des cultures par mesure passive de fluorescence s'appuieront sur la confrontation pour des biomes plus diversifiés (autres cultures, forêts) ainsi que sur la comparaison entre des mesures actives et des mesures passives de fluorescence sur des zones étendues de même taille.

Une autre piste pour améliorer l'estimation de l'assimilation des biomes est l'utilisation couplée des indices de réflectance et de fluorescence pour combiner les avantages des deux approches.

Références

- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, Ü., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A.S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grünwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R. and Vesala, T., (2000). Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research* 30:113–175.
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davis, K. and Evans, R., (2001). FLUXNET: A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*.
- Baret, F., Hagolle, O., Geiger, B., Bicheron, P., Miras, B., Huc, M., Berthelot, B., Nino, F., Weiss, M., Samain, O., Roujean, J.L., & Leroy, M. (2007). LAI, fAPAR and fCover CYCLOPES global products derived from VEGETATION - Part 1: Principles of the algorithm. *Remote Sensing of Environment*, 110(3): 275-286.
- Brown de Colstoun, E.C., Walthall, C.L., Russell, C.A., & Irons, J.R. (1995). Estimating the fraction of absorbed photosynthetically active radiation (FAPAR) at FIFE with airborne bidirectional spectral reflectance data. *Journal of Geophysical Research - Atmosphere* 100(D12): 25523-25535.
- Cerovic, Z.G., Goulas, Y., Gorbunov, M., Briantais, J.-M., Camenen, L. and Moya, I., (1996). Fluoresensing of water stress in plants : diurnal changes of the mean lifetime and yield of chlorophyll fluorescence, measured simultaneously and at distance with a τ -LIDAR and a modified PAM-Fluorimeter, in maize, sugar beet and kalanchöe. *Remote Sensing of Environment* 58:311-321.
- Damm A., Elbers J., Erler A., Gioli B., Hamdi K., Hutjes R., Kosvancova M., Meroni M., Miglietta F., Moersch A., Moreno J., Schickling A., Sonnenschein R., Udelhoven T., van der Linden S., Hostert P. and Rascher U. (2010). Remote sensing of sun-induced fluorescence to improve modeling of diurnal courses of gross primary production (GPP). *Global Change Biology* 16(1): 171-186.
- Demming-Adams, B., & Adams III, W.W. (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43 : 599-626.
- Falge, E., Baldocchi, D., Olson, R., Anthoni, P., Aubinet, M., Bernhofer, C., Burba, G., Ceulemans, R., Clement, R., Dolman, H., Granier, A., Gross, P., Grünwald, T., Hollinger, D., Jensen, N-O., Katul, G., Keronen, P., Kowalski, A., Ta Lai, C., Law, B.E., Meyers, T., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Pilegaard, K., Rannik, Ü., Rebmann, C., Suyker, A., Tenhunen, J., Tu, K., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., Wofsy, S., (2001). Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 107:43-69.
- Flexas, J., Escalona, J.M., Evain, S., Gulias, J., Moya, I., Osmond, C.B. and Medrano, H., (2002). Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurements as a tool to follow

- variations of net CO₂ assimilation and stomatal conductance during water-stress in C₃ plants. *Physiologia Plantarum* 114:231-240.
- Genty, B., Briantais, J.M., & Baker, N. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990 (1); 87-92.
- Huete, A.R., Liu, H.Q., Batchily, K., & Vanleeuwen, W. (1997). A comparison of vegetation indices global set of TM images for EOS-MODIS. *Remote sensing of Environment*. 59, 440-451.
- Lancashire, P.D., Bleiholder, H., Van Der Boom, T., Langelüddeke, P., Stauss, R., Weber, E. and Witzemberger, A., (1991). A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology* 119(3):561-601.
- Lichtenthaler, H.K., Hak, R., & Rinderle, U. (1990). The chlorophyll fluorescence ratio F690/F730 in leaves of different chlorophyll content. *Photosynth. Research*, 25 : 295-298.
- Monteith, J.L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9(3): 747-766.
- Moureaux, C., Bodson, B. and Aubinet, M., (2008). Mesure des flux de CO₂ et bilan carboné des grandes cultures : état de la question et méthodologie. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. 12(3):303-315.
- Moya, I., & Cerovic, Z.G. (2004) Remote Sensing of Chlorophyll Fluorescence: Instrumentation and Analysis. *Chlorophyll Fluorescence: A signature of Photosynthesis*. G. Papageorgiou and Govindjee ed. Springer. pp. 429-445.
- Myneni R.B. and Williams D.L. (1994). On the relationship between FAPAR and NDVI. *Remote Sensing of Environment*, 49(3): 200-211.
- Ounis, A., Evain, S., Flexas, J., Tosti, S. and Moya, I., (2001). Adaptation of a PAM-fluorometer for remote sensing of chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research* 68:113-120.
- Ounis, A., (2001). Télédétection de la fluorescence des couverts végétaux induite par laser : Application des techniques de corrélation temporelle microseconde et nanoseconde. Mémoire de thèse, Université Paris XI Orsay, 270 pp.
- Peng Y., Gitelson A.A., Keydan G., Rundquist D.C. and Moses W. (2011). Remote estimation of gross primary production in maize and support for a new paradigm based on total crop chlorophyll content. *Remote Sensing of Environment* 115(4): 978-989.
- Rosema, A., Snel, J.F.H., Zahn, H., Buurmeijer, W.F. and Van Hove, L.W.A., (1998). The relation between laser-induced chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Remote Sensing of Environment*. 65:143-154.
- Rossini, M., Meroni, M., Migliavacca, M., Manca, G., Cogliati, S., Busetto, L., Picchi, V., Cescatti, A., Seufert, G. and Colombo, R., (2010). High resolution field spectroscopy

- measurements for estimating gross ecosystem production in a rice field. *Agricultural and Forest Meteorology* 150:1283-1296.
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Schell, J.A., Deering, D.W., & Harlan, J.C. (1974). Monitoring the vernal advancement and retrogradation of natural vegetation. in : *NASA/GSFC, final Report. Greenbelt, MD, USA*, pp. 1 -137.
- Schreiber, U., (1986). Detection of rapid induction kinetics with a new type of high-frequency modulated chlorophyll fluorometer. *Photosynthesis Research* 9(1-2):261-272.
- Wu C., Niu Z. and Gao S. (2010a). Gross primary production estimation from MODIS data with vegetation index and photosynthetically active radiation in maize. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 115, D12127.
- Wu C., Han X., Ni J., Niu Z. and Huang W. (2010b). Estimation of gross primary production in wheat from in situ measurements. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 12(3): 183-189.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*.

Conclusion Générale

Conclusion générale

Cette étude contribue à la compréhension du signal de fluorescence au niveau du couvert. Elle s'articule autour de quatre thèmes :

- l'étude de l'influence de la structure du couvert sur l'émission de fluorescence,
- l'étude de l'influence de la structure du couvert sur la mesure passive,
- l'étude des signaux mesurés sur des couverts agricoles durant leurs cycles de vie.
- la contribution de la fluorescence à l'estimation de l'assimilation du CO₂ sur un couvert de blé.

• Influence de la structure du couvert sur l'émission de fluorescence

Au niveau de la feuille, le rapport F687/F760 est connu pour dépendre de la concentration de chlorophylle et de l'accumulation des contraintes physiologiques. Le protocole inédit proposé dans le chapitre II pour comparer ce rapport entre la feuille et le couvert dans les mêmes conditions physiologiques a permis de montrer que la structure avait un rôle prépondérant dans le rapport F687/F760 au niveau du couvert. On retiendra que le rapport diminue de près de 50 % lors de la mesure sur une prairie naturelle. La simulation avec le modèle FluoSAIL indique que cette diminution est plus prononcée sur des couverts plus denses ou dotés d'un port plus érectophile. Ainsi le rapport qui, au niveau de la feuille, dépend du contenu en chlorophylle et de l'accumulation de contraintes physiologiques, dépend également au niveau du couvert de la structure de ce couvert.

On a également montré que la déformation spectrale de la fluorescence avait une influence négligeable sur le calcul de la fluorescence mesurée passivement. Ce qui permettra d'utiliser des mesures foliaires pour paramétrer le modèle spectral de fluorescence utilisé pour le calcul.

• Influence de la structure du couvert sur la mesure passive de fluorescence

Au niveau de la feuille, les inductions de la fluorescence lors des changements lumineux sont connues pour fournir une information sur le transfert d'électrons. L'application de ce principe à des petits couverts a déjà été réalisée avec une mesure active. Malheureusement, le champ d'action est limité par la puissance de la source. Une voie envisagée pour éviter cette contrainte de distance est l'utilisation de la mesure passive de fluorescence lors des transitions naturellement provoquées par les passages nuageux. Or, la mesure passive de fluorescence sur des couverts a rapidement fait apparaître des variations lors de changements lumineux qui ne pouvaient pas s'expliquer de manière physiologique.

Dans le chapitre IV, nous avons quantifié pour la première fois un biais de la méthode passive. Pour cela, la profondeur des bandes d'absorption sur du blé jaune non fluorescent, est mesurée sous différentes conditions d'éclairement. On observe un biais additionnel (une fluorescence fictive) dont l'amplitude est sensible à l'érectophilie du couvert. L'effet varie avec la fraction de rayonnement diffus de l'éclairement et présente un maximum pour les régimes intermédiaires. Ce biais de mesure est attribué à une différence de BRDF entre cible tridimensionnelle et référence habituellement plane, dans un éclairage anisotrope. Après avoir mesuré cet effet, j'ai proposé une modélisation et une simulation qui permettent de rendre compte de l'amplitude et des tendances de l'effet mesuré.

L'extension de cette simulation au cas d'un couvert de blé mature fluorescent permet d'estimer la contribution du biais à + 10 % du signal de fluorescence par beau temps, + 20 %

par temps couvert. Pour les cas intermédiaires, le biais est de signe variable et peut atteindre le niveau de la fluorescence elle-même. De ce fait, le suivi de la fluorescence lors des transitions lumineuses naturelles apparaît très difficile à interpréter sans un travail supplémentaire de correction.

- **Suivi des couverts agricoles sur l'ensemble de leurs cycles de vie.**

Pour étudier les indices de fluorescence et de réflectance au niveau du couvert sur plusieurs cultures, nous avons mis en place une plateforme expérimentale dédiée au suivi long terme en continu des couverts. Celle-ci a permis de suivre les cultures sur l'ensemble de leur cycle de vie. Dans le *Chapitre III*, nous comparons les signaux de fluorescence et de réflectance sur une culture de sorgho.

Lors du développement et de la réversion partielle d'un stress hydrique, la fluorescence a montrée une sensibilité au moins équivalente à celle du PRI.

Le suivi de la croissance du sorgho a montré que la fluorescence proche infrarouge divisée par la radiance rouge traduit avec une grande sensibilité l'accroissement de biomasse. En comparaison, le NDVI a une dynamique plus faible lorsque le couvert est développé. Par opposition à la phase de croissance, on peut s'attendre à une bonne capacité de la fluorescence pour suivre la sénescence des couverts.

On pourra retenir que les mesures de réflectance et de fluorescence reposent sur des mécanismes différents et apparaissent complémentaires.

- **La contribution de la fluorescence à l'estimation de l'assimilation du CO₂ sur un couvert de blé.**

Dans le *Chapitre V*, on a évalué la capacité de la fluorescence pour le suivi de l'assimilation du carbone atmosphérique par un couvert agricole. Pour cela, la fluorescence et les échanges de CO₂ atmosphérique ont été mesurées en parallèle durant tout son cycle de vie.

En considérant les moyennes diurnes, F760 et assimilation de CO₂ montrent une excellente corrélation sur le cycle de vie de la culture ($r' = 0,89$). La fluorescence à 760 nm apparaît comme un bon candidat pour l'estimation de l'assimilation.

- **Perspectives**

La fluorescence des couverts apparaît avant tout comme un signal complexe pour lequel les propriétés au niveau de la feuille ne vont pas pouvoir s'appliquer directement. Il faut donc considérer le couvert comme un objet optique et biologique à part entière et réévaluer la portée des signaux de fluorescence à cette échelle. Cet effort passera par la multiplication des campagnes de mesures couplant les mesures optiques et écologiques sur des biomes variés.

Affiner la relation entre fluorescence et assimilation implique une meilleure connaissance des variations du rendement de fluorescence du couvert, ce qui nécessite un effort instrumental spécifique.

De manière générale, l'influence de la structure du couvert est sensible sur le signal de fluorescence. Cette influence peut être séparée en deux mécanismes :

- l'absorption de l'éclairement par la chlorophylle,
- le transfert radiatif de la fluorescence au sein du couvert qui a un effet différent selon la longueur d'onde d'émission.

L'amélioration de l'interprétation des signaux de fluorescence du couvert passera par une meilleure prise en compte des effets de structure. Ces effets de structure dépendent de la géométrie du couvert mais également de la géométrie de l'éclairement.

Une meilleure compréhension du rôle de la géométrie du couvert reposera principalement sur une modélisation du transfert radiatif de la fluorescence et de l'éclairement dans le couvert. Pour prendre en compte une description détaillée du couvert et pouvoir simuler la circulation horizontale, une des pistes à privilégier est l'utilisation d'un modèle de lancer de rayons.

Pour sa part, la géométrie de l'éclairement naturel au niveau du sol est peu étudiée, à fortiori si on s'intéresse à l'éclairement dans les bandes de l'oxygène. L'amélioration de la connaissance de l'éclairement reposera sur un effort instrumental spécifique ainsi que sur une modélisation capable de représenter l'anisotropie de l'éclairement.

Annexes

Annexe A : Calcul du flux de fluorescence et de la fraction de fluorescence avec triFLEX.

Cette annexe reprend les notations introduites dans le [chapitre III](#)

A.1 Expression des flux de fluorescence

A.1.1 Bande O₂-B

λ_3 est la longueur d'onde du maximum d'absorption, λ_1 et λ_2 sont situées sur le continuum à des longueurs d'onde inférieures, λ_4 est située sur le continuum à une longueur d'onde supérieure, voir [table III.1](#).

$$F_{687} = \frac{N}{D} \quad (\text{A.1})$$

avec

$$N = L_3 L'_1 L'_2 L'_4 \rho'_3 (\lambda_1 - \lambda_2)(\lambda_1 - \lambda_4)(\lambda_2 - \lambda_4) + L'_3 \left(\begin{array}{l} -\lambda_4 L'_1 L'_2 \rho'_4 (\lambda_1 - \lambda_2)(\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_3) + \\ L'_4 (\lambda_3 - \lambda_4) \left(\begin{array}{l} L_1 L'_2 \rho'_1 (\lambda_2 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_4) + \\ L_2 L'_1 \rho'_2 (\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_4 - \lambda_1) \end{array} \right) \end{array} \right) \quad (\text{A.2})$$

et

$$D = L'_1 \left(\begin{array}{l} L'_2 (\lambda_1 - \lambda_2)(K_4 L'_3 \rho'_4 (\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_3 - \lambda_2) + L'_4 \rho'_3 (\lambda_1 - \lambda_4)(\lambda_2 - \lambda_4)) - \\ K_2 L'_3 L'_4 \rho'_2 (\lambda_1 - \lambda_3)(\lambda_1 - \lambda_4)(\lambda_3 - \lambda_4) \end{array} \right) + \quad (\text{A.3})$$

$$K_1 L'_2 L'_3 L'_4 \rho'_1 (\lambda_2 - \lambda_3)(\lambda_2 - \lambda_4)(\lambda_3 - \lambda_4)$$

A.1.2 Bande O₂-A

λ_6 est la longueur d'onde du maximum d'absorption, λ_5 est située sur le continuum à une longueur d'onde inférieure, λ_7 est située sur le continuum à une longueur d'onde supérieure, voir [table III.1](#).

$$F_{760} = \frac{L'_6 (L_7 L'_5 \rho'_7 (\lambda_5 - \lambda_6)) + L_5 L'_7 \rho'_5 (\lambda_6 - \lambda_7) + L_6 L'_5 L'_7 \rho'_6 (\lambda_7 - \lambda_5)}{K_5 L'_6 L'_7 \rho'_5 (\lambda_6 - \lambda_7) + L'_5 (K_7 L'_6 \rho'_7 (\lambda_5 - \lambda_6) + L'_7 \rho'_6 (\lambda_7 - \lambda_5))} \quad (\text{A.4})$$

A.2 Fraction de fluorescence (Fluorescence fraction)

$$\text{La fraction de fluorescence est définie comme } FF(\lambda) = \frac{F(\lambda)}{L(685)} \quad (\text{A.5})$$

Ainsi, la fraction de fluorescence, quand elle est appliquée à l'émission rouge, est la portion de fluorescence dans la luminance provenant de la végétation (incluant la fluorescence elle-même). On peut choisir comme référence une longueur d'onde à laquelle il n'y a pas d'émission de fluorescence, ceci fournit un paramètre représentatif de la contribution de la fluorescence au signal réfléchi uniquement. On parlera de fraction de fluorescence dans la réflectance (noté FFR). Toutefois, on notera que ce paramètre est directement relié à la fraction de fluorescence par la relation :

$$FFR(\lambda) = \frac{F(\lambda)}{I(685) \times \rho(685)} = \frac{FF(\lambda)}{1 - FF(\lambda)} \quad (\text{A.6})$$

En pratique FFR et FF diffèrent de 10 % au maximum.

Annexe B : Mesure de l'éclairement et calcul de l'estimateur de la fraction de rayonnement diffus

Dans le [chapitre III](#), la fraction de rayonnement diffus (SKYL) est utilisée pour caractériser le régime d'éclairement plus ou moins diffus. Cette annexe présente l'instrumentation développée pour le suivi de l'éclairement dans la bande d'absorption O₂A et l'estimateur de la fraction de rayonnement diffus déduit des mesures TriFLEX.

B.1 Rappels

B.1.1 Eclairement diffus et direct, fractions de rayonnement

Comme décrit dans l'[annexe C](#), les éclairagements diffus et directs peuvent être définis selon leurs sources d'émission ou leurs directions d'incidence. Nous utilisons dans le [chapitre III](#) la définition selon la direction d'incidence :

- ✓ l'éclairement direct est celui venant de la direction du disque solaire même si le soleil est occulté ;
- ✓ l'éclairement diffus est celui venant de l'hémisphère supérieur moins le disque solaire.

La fraction de rayonnement diffus est le rapport de l'intensité du rayonnement diffus par l'intensité de l'éclairement total.

Les jours de beau temps sont un cas particulier produisant un éclairement au niveau du sol lentement variable. Or, dans le cas général, les passages nuageux vont provoquer un éclairement rapidement changeant dont la distribution angulaire sera complexe et rapidement variable.

B.1.2 L'éclairement naturel dans la bande tellurique O₂A

La [figure B.1](#) présente l'évolution diurne du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) et de la profondeur de la bande O₂A de l'oxygène mesurée sur la référence (P_{ref}) de l'instrument TriFLEX pour un jour de ciel dégagé et pour un jour nuageux. Même si l'observation indique une couverture nuageuse apparemment homogène, la profondeur et le PAR sont variables pour le jour nuageux.

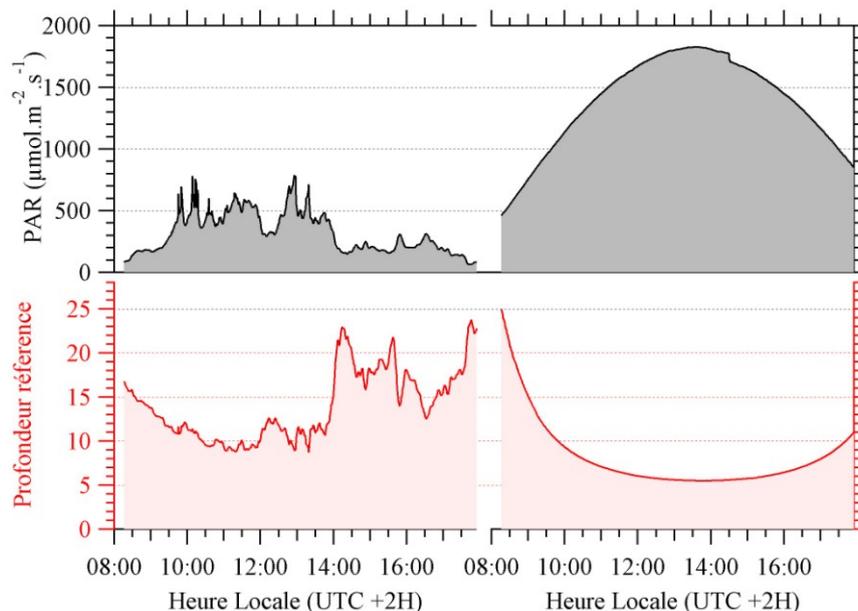


Figure B.1 : Évolution diurne du PAR (en haut) et de la profondeur de la bande O₂A (en bas) mesurée avec TriFLEX sur la référence pour un jour de beau temps (14/08/2010 à droite) et un jour couvert (15/09/2010 à gauche).

La mesure spectrale de TriFLEX porte sur la lumière réfléchiée par la référence, qui intègre l'éclairage provenant de toutes les directions de l'hémisphère supérieur. Or, un capteur de PAR ou une référence disposés horizontalement ne permettent d'accéder qu'à l'éclairage moyenné sur tout l'hémisphère supérieur. Ces mesures sont insuffisantes si on désire suivre les évolutions des différentes composantes de l'éclairage. Pour le faire, on peut effectuer une mesure avec un instrument dédié (partie 2) ou estimer leur contribution relative à partir des mesures TriFLEX (partie 3).

B.2 Instrumentation pour le suivi de l'éclairage

B.2.1 Instrument

L'éclairomètre est un instrument qui permet de mesurer le PAR et la profondeur des rayonnements diffus et global. On peut ensuite déduire les propriétés du rayonnement direct à partir des composantes diffuses et globales. Un cycle de mesure entier dure une dizaine de secondes.

Cet instrument est basé sur un spectromètre commercial (HR 2000+, Ocean Optics, 630-815 nm, fonction instrumentale de 1,7 nm FWHM) ainsi qu'un quantummètre (JYP 1000, SDEC France) installés sur un portique. Ce dernier est équipé d'un disque d'occultation réglable qui permet de relever l'élévation et l'azimut solaire. Un appareil photographique (Nikon Coolpix-995) équipé d'un objectif hémisphérique (Nikon FC08-fisheye) permet un aperçu visuel de la nébulosité au moment de la mesure. La figure B.2 présente l'instrument en fonctionnement (bras d'occultation relevé pour la mesure du diffus) ainsi que 3 photographies illustrant les conditions de direct majoritaire, intermédiaire et de diffus majoritaire.

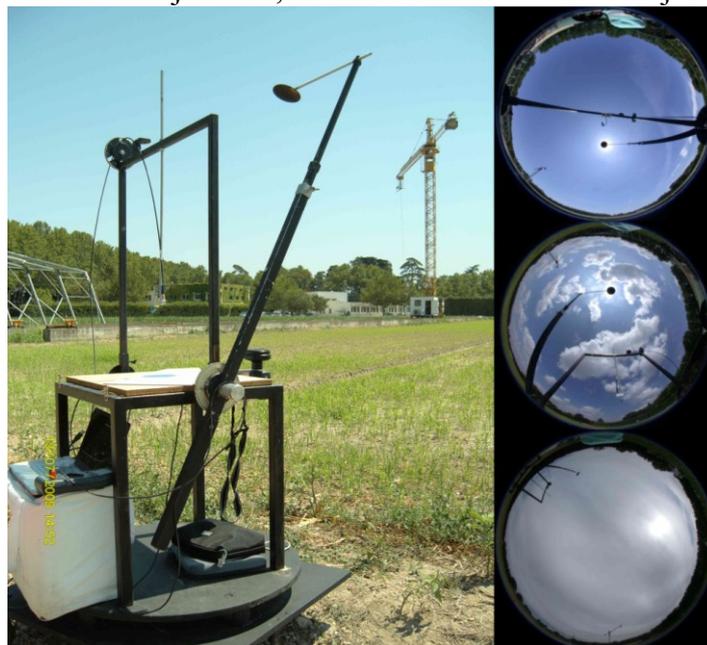


Figure B.2 : Instrument éclairomètre en fonctionnement et illustration de trois régimes d'éclairages typiques direct majoritaire (haut), intermédiaire (milieu) et diffus majoritaire (bas). On distingue l'ordinateur portable de contrôle posé sur la glacière abritant le spectromètre, la fibre optique, l'objectif 'fisheye' de l'appareil photographique ainsi que le bras d'occultation en position haute.

B.2.2 Observation

La figure B.3 présente les résultats de la mesure d'éclairement sur une demi-journée de beau temps. La fraction de rayonnement diffus est calculée par le rapport de l'intensité du rayonnement diffus sur l'intensité du rayonnement total.

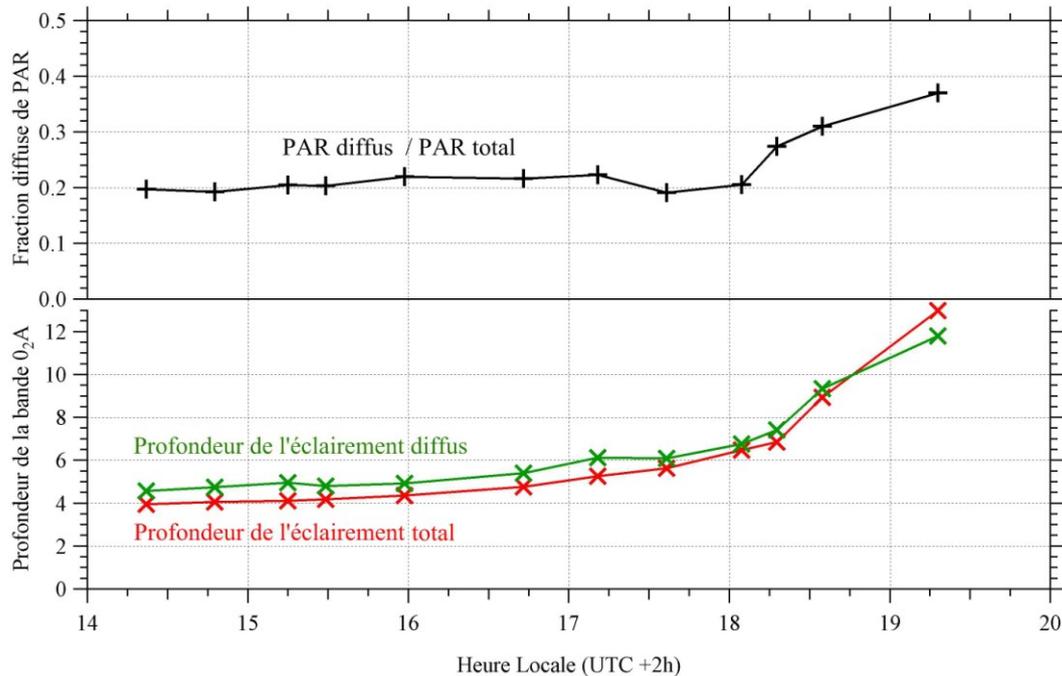


Figure B.3 : Fraction de rayonnement diffus et profondeur de la bande O_2A dans les rayonnements diffus et total sur une demi-journée de ciel dégagé (07 juillet 2009).

Avant 18 h 00 (et de 10 h 00 à 18h00 sur un cycle diurne entier), la fraction de rayonnement diffus est stable autour de $20 \pm 5\%$. Au delà de cette plage, la fraction de rayonnement diffus croît jusqu'à atteindre 40 % à 19 h 30. Cette valeur atteint 100 % au moment du coucher (ou du lever) du soleil.

On observe une évolution parabolique des profondeurs sur le cycle diurne qui se traduit par une augmentation l'après-midi. Les profondeurs des rayonnements total et diffus suivent une évolution quasi-parallèle. Avant 19 h 00, P^{tot} est inférieure à P^{dir} . Après 19 h 00, c'est le contraire.

Il existe donc une certaine heure où les profondeurs sont les mêmes et où les effets reposant sur la différence de profondeur de ces deux rayonnements vont s'annuler.

On retiendra :

- ✓ En général $0.1 < SKYL < 0.9$, $P_{dir} < P_{tot} < P_{diff}$ en dehors de l'aube et du crépuscule
- ✓ éclaircissement direct majoritaire -> $SKYL \approx 0.2$
- ✓ éclaircissement diffus majoritaire -> $SKYL \approx 0.8$ et $\lim_{SKYL \rightarrow 1} P^{tot} = P^{diff}$
- ✓ Le rayonnement diffus représente 30 % du rayonnement total par temps clair. Il peut aller jusqu'à 100 % par temps couvert.
- ✓ La profondeur diffuse est supérieure à la profondeur directe pour les élévations solaires supérieures à 20° . Quand le soleil est bas sur l'horizon, cet ordre peut s'inverser. Il existera un moment de la journée pour lequel $P^{diff} = P^{dir}$. Celui-ci se situe au voisinage (1 heure à 2 heures environ) dès lever ou coucher du soleil.

B.2.3 Discussion

L'éclairomètre permet la mesure de l'éclairement local auquel sont exposés les couverts suivis par TriFLEX. La [figure B.3](#) présente l'évolution diurne de la profondeur pour la bande O₂A des rayonnements diffus et globaux ainsi que de la fraction de rayonnement diffuse.

L'évolution parabolique des profondeurs, observable également sur la [figure B.1](#), est induite par l'évolution de la masse d'air traversée par le rayonnement solaire. Quand l'élévation solaire est faible, le rayonnement traverse une couche d'atmosphère plus grande pour atteindre le sol. Il est donc plus absorbé et présente une profondeur plus grande.

On observe pour les élévations solaires supérieures à 30° que la profondeur diffuse est supérieure à la profondeur totale. Ceci est cohérent avec la contribution à la profondeur totale d'un rayonnement direct ayant traversé une masse d'aire plus réduite que l'éclairement diffus.

Au voisinage du crépuscule, on observe une inversion des profondeurs diffuses et totales qui est induite par une inversion des profondeurs directes et diffuses. Ceci se produit lorsque le trajet optique du rayonnement direct croît jusqu'à dépasser le trajet optique du rayonnement diffus. Dans le cas extrême du coucher (ou lever) du soleil, le rayonnement direct qui traverse l'atmosphère aux limbes est nettement plus absorbé que le rayonnement diffusé par l'atmosphère surplombant la scène. Autrement dit, le rayonnement direct suit un trajet rasant, traversant une couche importante d'atmosphère quand le rayonnement diffus parcourt plus de trajet hors atmosphère pour ensuite parcourir un trajet sommet de l'atmosphère - sol plus petit que celui du rayonnement direct.

L'éclairomètre permet de mesurer directement la fraction de rayonnement diffus mais également de mesurer la profondeur des rayonnements diffus et total. La mesure de ces paramètres au voisinage de la mesure est indispensable dans le [chapitre IV](#) pour étudier l'influence du régime d'éclairement sur la mesure passive de fluorescence. Néanmoins, le cycle de mesure d'une dizaine de secondes ne permet pas de suivre les variations rapides d'éclairement ou d'effectuer de nombreuses mesures consécutives. C'est pourquoi on estime cette fraction de rayonnement diffus à l'aide des données TriFLEX.

B.3 Estimation de la fraction de rayonnement diffus

On peut voir dans la [figure B.1](#) que l'intensité de l'éclairement total et de la profondeur mesurée sur la référence varie avec la fraction de rayonnement diffus. Mais la variation de ces paramètres n'est pas univoque avec la fraction de rayonnement diffus. Par exemple, dans le cas de nuages fins, PAR varie quand P_{ref} est stable tandis que pour une couverture nuageuse épaisse, PAR peut être stable quand P_{ref} est variable. Or dans les deux cas, la fraction de rayonnement diffus varie. L'idée pour l'estimation de la fraction de rayonnement diffus avec TriFLEX est d'utiliser simultanément PAR et P_{ref} en procédant comme suit :

- ✓ Dans un premier temps, on établit une valeur qu'auraient ces deux paramètres si le temps était clair sur la base des jours de beau temps identifiés tout le long de la campagne. On notera ces valeurs PARth et P_{ref}th comme théorique. Pour chaque jour, ces valeurs sont interpolées entre les jours de beau temps les plus proches.
- ✓ Pour chaque instant de mesure on établit les valeurs normées comprises entre 0 et 1 définies comme : $PAR_{norm} = PAR/PAR^{th}$ et $P_{ref}^{norm} = P_{ref}^{th}/P_{ref}$. La [figure B.4](#) présente les valeurs normées pour le jour couvert de la [figure B.1](#) (15/09/2010).

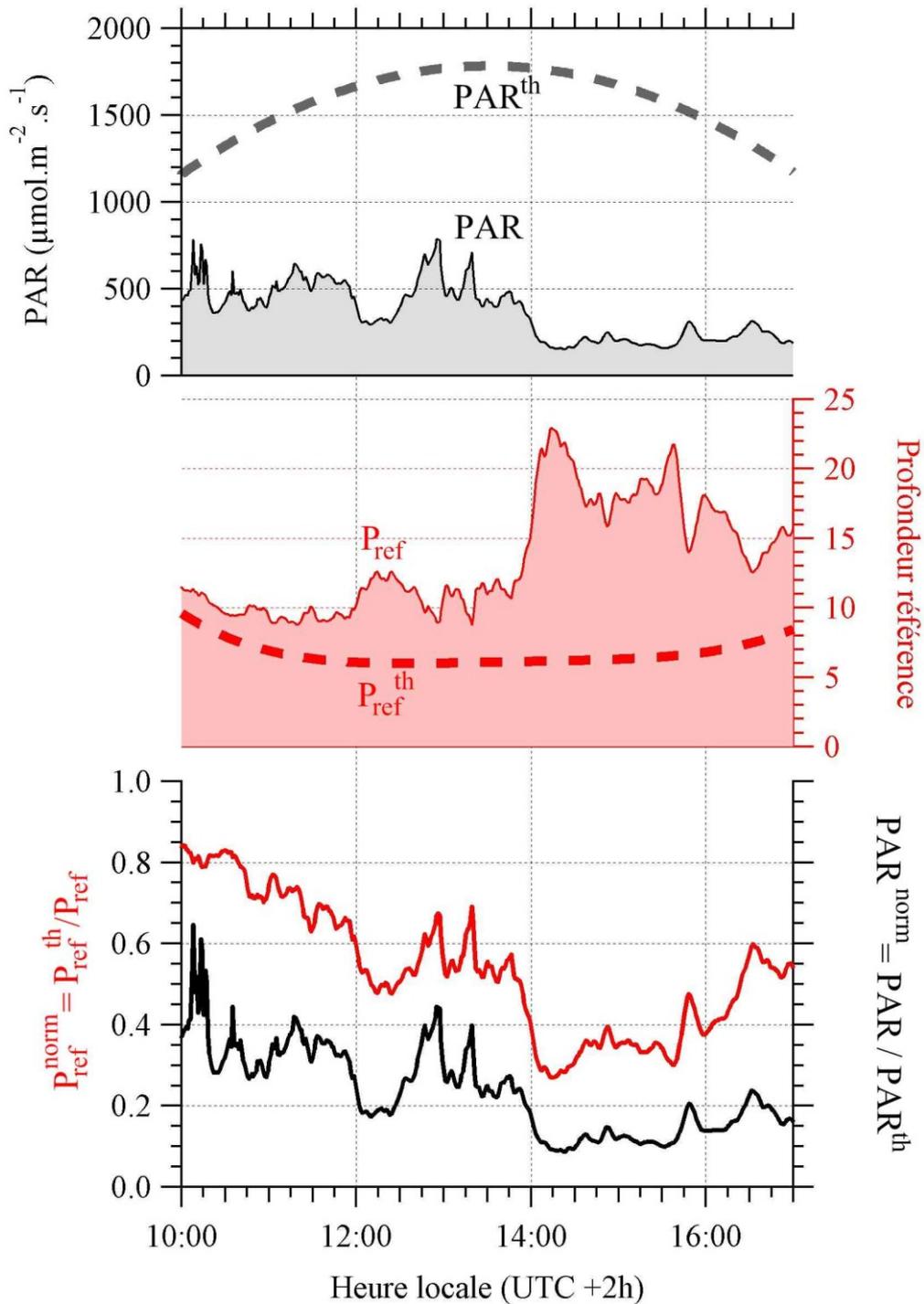


Figure B.4 : Fraction de rayonnement diffus et profondeur de la bande O₂A dans les rayonnements diffus et total sur une demi-journée de ciel dégagé (07 juillet 2009).

- ✓ L'écart à 1 de chacun de ces paramètres normés porte une information sur la fraction de rayonnement diffus. On définit la distance Dskyl:

$$Dskyl = \sqrt{(1 - PAR^{norm})^2 + (1 - P_{ref}^{norm})^2}$$

- ✓ L'estimateur de SKYL_{estim} est obtenu par ajustement affine de Dskyl sur les mesures réalisées avec l'éclairomètre :

$$SKYL_{estim} = a + (b \times Dskyl)$$

Annexe C : Equations de détection de TriFLEX et LaserPAM

Les mesures actives et passives de la fluorescence sont confrontées au [chapitre V](#). Pour permettre au lecteur de mieux appréhender l'intérêt et les limites de cette comparaison, je présente ici leurs équations de détection.

C.1 Equation de détection de TriFLEX

C.1.1 Equation de la mesure passive de la fluorescence

En se plaçant dans le cas de l'émission lambertienne d'une surface plane, l'équation de détection des détecteurs passifs de fluorescence s'écrit :

$$N_{in}(\lambda_{emi}) = \frac{S_{in}}{r^2} \times \cos(\theta) \times \int_{Ecl} \phi_{\lambda_{exci}, \lambda_{emi}} \times FaECL^{fl}(\lambda_{exci}) \times Ecl(\lambda_{exci}) d\lambda_{exci} \quad (C.1)$$

Où $N_{in}(\lambda_{emi})$ est le nombre de photons reçus par l'instrument à la longueur d'onde d'émission. Par conjugaison des plans d'observation et de détection, N_{in} correspond au nombre de photons émis à la longueur d'onde d'émission par unité de surface dans la direction du capteur et par unité d'angle solide [$\text{photons.m}^{-2}.\text{sr}^{-1}.\text{nm}^{-1}$]. Le terme $S_{in}/r^2 \times \cos(\theta)$ représente la proportion du flux émis par une surface lambertienne atteignant l'instrument. Avec r , S_{in} , et θ qui sont respectivement la distance entre la cible l'instrument, la surface de la pupille d'entrée de l'instrument et l'angle entre la direction de visée et la normale à la surface d'émission. Le rendement quantique de fluorescence est noté $\phi_{\lambda_{exci}, \lambda_{emi}}$. Et $FaPAR^{fl}(\lambda_{exc})$ est la portion de photons interceptés par les fluorophore à la longueur d'onde d'excitation. Enfin, $Ecl(\lambda_{exci})$ est le nombre de photons d'excitation arrivant sur la cible à la longueur d'onde d'excitation.

L'intégrale peut se simplifier en faisant deux hypothèses :

- l'éclairement d'excitation significatif est compris dans la gamme de l'éclairement photosynthétiquement actif (PAR). Ce qui est acceptable pour la fluorescence chlorophyllienne ;
- les valeurs de l'éclairement et de la fraction d'éclairement intercepté sont constantes sur la gamme du PAR. Cette hypothèse est discutable. Pour l'éclairement, elle induit une approximation qui minimise d'environ 20% l'excitation. Cette approximation évolue avec le régime lumineux. La variation spectrale de la fraction d'éclairement absorbé est régit par les propriétés spectrales des éléments du couvert et par le transfert radiatif au sein de celui-ci. L'amplitude de l'erreur induite par un terme $FaECL^{fl}$ spectralement variable est à évaluer. Une prise en compte réaliste passera par une simulation par lancer de rayon. Une telle étude sort du cadre de cette étude. On considérera que l'erreur induite par cette hypothèse est stable sur des intervalles phénologiques court et pour des régimes d'éclairement similaires.

L'équation C.1 devient :

$$N_{in}(\lambda_{emi}) = \frac{S_{in}}{r^2} \times \cos(\theta) \times \phi_{PAR, \lambda_{emi}} \times FaPAR^{fl} \times PAR \times 10^{-6} \times N_A \quad (C.2)$$

Où PAR est le rayonnement photosynthétiquement actif en μmol de photons (aussi appelé le $\mu\text{Einstein}$ noté μE) et N_A est le nombre d'Avogadro. $FaPAR^{fl}$ est la proportion de photons d'éclairement intercepté dans la gamme du PAR par les parties photosynthétiquement actives du couvert. Et $\phi_{PAR,\lambda_{emi}}$ est le nombre de photons émis par les fluorophores après excitations dans la gamme du PAR.

En général, la mesure des flux de fluorescence est exprimée en unité énergétique. La fluorescence mesurée F_s vaut :

$$F_s [W.m^{-2}.sr^{-1}.nm^{-1}] = N_{in}(\lambda_{emi}) [photon.m^{-2}.sr^{-1}.nm^{-1}] \times \frac{hc}{\lambda_{emi}} \quad (C.3)$$

Avec h la constante de Planck, c la célérité de la lumière. Ainsi

$$F_s(\lambda_{emi}) = \frac{hc}{\lambda_{emi}} \times \frac{N_A}{10^6} \times \frac{S_{in}}{r^2} \cos(\theta) \times \phi_{PAR,\lambda_{emi}} \times FaPAR^{fl} \times PAR \quad (C.4)$$

Rappelons que $\phi_{PAR,\lambda_{emi}}$ est le rendement final d'une portion de couvert. Il inclut le transfert radiatif dans le couvert ainsi que le rendement de fluorescence de la feuille.

Le transfert radiatif dans le couvert est séparable en différentes phases :

- la pénétration dans le couvert de l'éclairement va dépendre de la longueur d'onde et de la géométrie d'éclairement ;
- la circulation horizontale de l'éclairement et de la fluorescence entre les éléments du couvert avant de ressortir du couvert ;
- la sortie du couvert plus ou moins efficace en fonction de la longueur d'onde et de la zone d'émission dans le couvert.

Le transfert radiatif dans le couvert peut être négligé si l'on peut faire l'approximation d'une surface d'émission. C'est-à-dire que la résolution au sol est beaucoup plus grande que l'extension verticale du couvert et que la portée de la circulation horizontale du rayonnement sur le pourtour du champ de vue est négligeable devant la contribution du champ de vue lui-même.

Le rendement de fluorescence de la feuille est une composition du transfert radiatif dans la feuille et du rendement de fluo quantique dans le chloroplaste.

La conjonction de tous ces facteurs influents sur le rendement apparent de fluorescence d'un élément de couvert induit un comportement complexe et rapidement variable.

C.1.2 Cas de l'instrument TriFLEX

Pour l'instrument TriFLEX qui mesure la fluorescence chlorophyllienne, les fluorophore sont présents dans les parties photosynthétiquement actives du couvert. $FaPAR^{fl}$ peut alors être noté $faPAR^{pv}$. Il représentera la fraction de l'éclairement photosynthétiquement actif absorbé par les parties photosynthétiques de la cible (soit le couvert à l'exclusion des branches, du sol et de tout élément non vert).

Dans le cas de la campagne Avignon 2010, l'instrument mesure en visée nadir. On négligera la diminution de distance cible détectrice associée à la croissance de la culture (80 cm devant 25 m).

La fluorescence mesurée divisée par le PAR s'écrit :

$$\frac{F_s(\lambda_{emi})}{PAR} = K_{TFlex} \times \phi_{PAR,\lambda_{emi}} \times FaPAR^{pv} \quad (C.5)$$

$$\text{Avec } K_{TFlex} = \frac{hc}{\lambda_{emi}} \times \frac{N_A}{10^6} \times \frac{S_{in}}{r^2} \cos(\theta)$$

C.1.3 Autres formulations de la fluorescence avec TriFLEX

Différents indices de fluorescence peuvent être définis à partir des données de télédétection. La principale difficulté est d'exprimer un rendement. D'une part, on ne dispose pas directement de l'éclairement, d'autre part, un rendement apparent du couvert se différencie du rendement quantique de fluorescence car il intègre la fraction de rayonnement absorbée par le couvert.

- On définit un indice ASFY (pour Apparent Spectral Fluorescent Yield) comme

$$ASFY(\lambda_{emi}) = \frac{F_s(\lambda_{emi})}{PAR} \times \frac{\lambda_{emi}}{hc} \times \frac{10^6}{N_A} \times \pi \quad (C.6)$$

Il représente, comme évoqué dans le [chapitre III](#), le rendement apparent de la fluorescence du couvert qui exprime la probabilité d'émission par le couvert d'un photon à une longueur d'onde dans n'importe quelle direction pour un photon incident dans la gamme du PAR. L'unité de cet indice est le nm⁻¹. Il est sans dimension car il exprime les proportions de deux scalaires.

Si, comme dans le cas de la campagne GFLEX, on peut négliger le terme associé à l'angle et la distance de mesure, alors ASFY est représentatif du rendement de fluorescence du couvert.

$$ASFY(\lambda_{emi}) = \phi_{PAR, \lambda_{emi}} \times FaPAR^{PV} \quad (C.7)$$

Ce rendement de fluorescence effectif est exprimé en deux contributions. La première, ϕ , est associée au comportement physiologique du rendement et la seconde, FaPAR est associée à l'interaction géométrique entre le couvert et l'éclairement.

- D'autres indices de fluorescence peuvent être définis en utilisant les radiances issues de la cible (couvert et sol) comme dénominateur. On parle de fraction de fluorescence notée FF. Ces indices s'écrivent :

$$FF_{\lambda_{FF}}(\lambda_{emi}) = \frac{F_s(\lambda_{emi})}{radiancance(\lambda_{FF})} \quad (C.8)$$

Si l'on considère que toute l'énergie incidente à λ_{FF} qui n'est pas réfléchiée est absorbée par la cible, On peut définir la fraction de PAR absorbée par la cible (notée FaPAR) comme :

$$FaPAR(\lambda_{FF}) = 1 - \text{reflectance}(\lambda_{FF})$$

Si on considère que éclairement (λ_{FF}) \propto PAR

Alors

$$radiancance(\lambda_{FF}) \propto PAR \times \text{reflectance}(\lambda_{FF})$$

Ainsi

$$FF_{\lambda_{FF}}(\lambda_{emi}) \propto \frac{F_s(\lambda_{emi})}{PAR \times \text{reflectance}(\lambda_{FF})} \quad (C.9)$$

Enfin

$$FaPAR(\lambda_{FF}) \propto 1 - \text{reflectance}(\lambda_{FF}) = 1 - \frac{radiancance(\lambda_{FF})}{PAR} = 1 - \frac{ASFY(\lambda_{emi})}{F_{\lambda_{FF}}(\lambda_{emi})} \quad (C.10)$$

C.2 Equation de détection du LaserPAM

C.2.1 Equation de la mesure active de la fluorescence

L'équation de détection des LIDAR de fluorescence exprimée en nombre de photons détectés (N_{in}) s'écrit :

$$N_{in} = \frac{S_{in}}{r^2} \cos(\theta) \times R_{xo} \times FaEXC_{laser}^{fl} \times \phi_{\lambda_{exc}, \lambda_{emi}} \times N_{out} \quad (C.11)$$

Avec N_{out} , le nombre de photons émis par la source d'excitation, $\phi_{\lambda_{exc}, \lambda_{emi}}$ le rendement quantique de la fluorescence excitée à la longueur d'onde λ_{exc} et émise à λ_{emi} , $FaEXC_{laser}^{fl}$ la fraction de l'éclairement laser absorbé par les fluorophores de la cible. R_{xo} représente le recouvrement du champ d'excitation par le champ d'observation. Il est égal à 1 si l'ensemble du champ d'excitation est compris dans le champ de vue. Le terme $\sin/r^2 * \cos(\theta)$ représente la fraction de flux arrivant au détecteur pour une émission lambertienne avec S_{in} la surface de la pupille de détection de l'instrument, r la distance du capteur à la cible et θ l'angle entre la direction de visée et la normale au plan mesuré.

C.2.2 Cas de l'instrument LaserPAM

Le signal mesuré par le LaserPAM est le rapport de la puissance mesurée avec la photodiode par la puissance d'émission de la diode laser. Ce signal est appelé F_{cor}

$$F_{LaserPAM} = P_{in}/P_{out} \quad (C.12)$$

On peut écrire l'équation de détection pour le Laser PAM comme suit :

$$P_{in} = \frac{S_{in}}{r^2} \cos(\theta) \times R_{xo} \times FaEXC_{laser}^{fl} \times \phi_{660,737} \times \frac{737}{660} \times P_{out} \quad (C.13)$$

Avec P_{in} la puissance mesurée par la photodiode et P_{out} la puissance de sortie de la diode Laser. Le rapport 737/660 permet de convertir le rendement quantique en rendement énergétique. Dans le cas du LaserPAM en 2010 :

- la distance à la cible diminue durant la croissance du blé de 3,53 m (le jour 120) à 3.23 m (le jour 145) ;
- S_{in} est la surface de la lentille de Fresnel utilisée (176 cm²) ;
- $\cos(\theta)$ vaut 1 en visée nadir ;
- la tête de mesure du LaserPAM est conçue pour garantir une excitation et une détection coaxiale. Ainsi, pour des distances à la cible supérieure au mètre, le champ de vue recouvre toute la zone d'excitation. On a $R_{xo}=1$;
- dans le cas de la fluorescence chlorophyllienne, la matière fluorescente est également la matière photosynthétiquement active de la cible. $FaEXC_{laser}^{fl}$ peut donc s'écrire $FaEXC_{LPam}^{PV}$;
- $\phi_{\lambda_{exc}, \lambda_{emi}} * \lambda_{exc}/\lambda_{emi}$ est le rendement de fluorescence exprimé en unité énergétique (car $E=hc/\lambda$). En considérant que la durée d'excitation et d'émission sont les mêmes (à quelques picosecondes près), c'est également le rendement de fluorescence exprimé en unité de puissance.

Le signal $F_{LaserPAM}$ mesuré par le LaserPAM s'écrit donc :

$$F_{LaserPAM} = K_{LPam} \times FaEXC_{LPam}^{PV} \times \phi_{660,737} \quad (C.14)$$

$$\text{Avec } K_{LPam} = \frac{S_{in}}{r^2} \cos(\theta) \times R_{xo} \times \frac{737}{660}$$

Ce rendement apparent de fluorescence du couvert contient deux types d'informations :

- une information sur l'efficacité d'excitation de la chlorophylle par le laser $FaPAR^{PV}_{LPam}$. Celle-ci dépend de la concentration en chlorophylle, de la géométrie du couvert, de la proportion de parties vertes dans la plante et des propriétés spectrales du couvert et du sol ;
- ainsi qu'une information sur le rendement de photosynthèse au niveau de la feuille qui dépend des contraintes physiologiques, de l'éclairement solaire et du fonctionnement de l'appareil photosynthétique.

Références

Bibliographie Générale

- Agati, G., Mazzinghi, P., Fusi, F., & Ambrosini, I. (1995). The F685/F730 chlorophyll fluorescence ratio as a tool in plant physiology : response to physiological and environmental factors. *Journal of Plant Physiology*, 145 : 228-238.
- Agati, G., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2000). The effect of decreasing temperature up to chilling values on the in vivo F685/F735 chlorophyll fluorescence ratio in *Phaseolus vulgaris* and *Pisum sativum*: The role of the photosystem I contribution to the 735 nm fluorescence band. *Photochemistry and Photobiology*, 71 (1): 75-84.
- Allen, J.F. (1992). Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis. *Biochimica et biophysica acta*, 1098 : 275-335.
- Alonso, L., Gómez-Chova, L., Vila-Francés, J., Amorós-López, J., Guanter, L., Calpe, J., & Moreno, J. (2008). Improved Fraunhofer Line Discrimination method for vegetation fluorescence quantification. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters*, 5 (4): 620-624.
- Apostol, S., Briantais, J.M., Moise, N., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2001). Photoinactivation of the photosynthetic electron transport chain by accumulation of over-saturating light pulses given to dark adapted pea leaves. *Photosynthesis research*, 67 : 215-227.
- Aro, E.M., Virgin, I., & Andersson, B. (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et biophysica acta*, 1143 : 113-134.
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, Ü., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A.S., Martin, P. H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grünwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R. & Vesala, T. (2000). Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. *Advances in Ecological Research* 30 : 113–175.
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davis, K., & Evans, R. (2001). FLUXNET: A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological society*, 82 (11): 3-711.
- Baker, N., and Oxborough, K. (2004). "Chlorophyll Fluorescence as a Probe of Photosynthetic Productivity" in *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, G. C. Papageorgiou and Govindjee, eds., p.820 : Springer, 2004.
- Bannari, A., Morin, D., Bonn, F., & Huete, A.R. (1995). A review of vegetation indices. *Remote Sensing Reviews*, 13 : 95-120.
- Baret, F., & Fourty, T. (1997). Estimation of leaf water content and specific leaf weight from reflectance and transmittance measurements. *Agronomie*, 17 : 455-464.
- Baret, F., & Guyot, G. (1991). Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. *Remote Sensing of Environments*, 35 : 161-173.

- Berk, A., Bernstein, L.S., and Robertson, D.C. (1987). MODTRAN : A moderate resolution model for LOWTRAN.
- Berk, A., Anderson, G., Acharya, P., Hoke, M.L., Chetwynd, J., Bernstein, L.S., Shettle, E.P., Mathew, M.W., and Adlergolden, S. (2003). MODTRAN4 Version 3 revision 1 User's Manual.
- Berni, J., Zarco-Tejada, P., Suarez, L., & Fereres, E. (2009). Thermal and Narrowband Multispectral Remote Sensing for Vegetation Monitoring From an Unmanned Aerial Vehicle. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 47 : 722-738.
- Björkman, O., & Demmig, B. (1987). Photon yield of O-2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77-K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170 : 489-504.
- Briantais, J.M., Verrotte, C., Krause, G.H., & Weis, E. (1986). Chlorophyll a fluorescence of higher plants : Chloroplasts and leaves. In *Light Emission by plants and bacteria (cell biology)* Fork, D.C. Eds. Orlando-FLA, Academic press pp539-583.
- Brinkman, R.T. (1968). Rotational raman scattering in planetary atmospheres. *Astrophysical Journal*, 154.
- Buschmann, C., Nagel, E., Szabo, K., & Kocsanyi, L. (1994). Spectrometer for fast measurements of in-vivo reflectance, absorptance and fluorescence in the visible and near infrared. *Remote sensing of environment*, 48 : 18-24.
- Buschmann, C., & Lichtentahaler, H.K. (1998). Principles and characteristics of multi-colour fluorescence imaging of plants. *Journal of plants Physiology*, 152 : 297 - 314.
- Buschmann, C. (2007). Variability and application of Chlorophyll fluorescence emission ratios red/rar-red of leaves. *Photosynthesis Research*, 92 : 261-271.
- Campbell, G.S. (1990). Derivation of an angle density function for canopies with ellipsoidal leaf angle distribution. *Agricultural and forest Meteorology*, 49 (3): 173-176.
- Cavenders-Bares, J., Apostol, S., Moya, I., Briantais, J.M., & Bazzaz, F.A. (1999). Chilling-induced photoinhibition in two oak species: Are evergreen leaves inherently better protected than deciduous leaves? *Photosynthetica*, 36 : 587-596.
- Cerovic, Z.G., Goulas, Y., Gorbunov, M., Briantais, J.-M., Camenen, L. & Moya, I. (1996). Fluoresensing of water stress in plants : diurnal changes of the mean lifetime and yield of chlorophyll fluorescence, measured simultaneously and at distance with a τ -LIDAR and a modified PAM-Fluorimeter, in maize, sugar beet and kalanchoë. *Remote Sensing of Environment* 58 : 311-321.
- Cerovic, Z.G., Samson, G., Morales Iribas, Fermín, Tremblay, N., & Moya, I. (1999). Ultraviolet induced fluorescent for plant monitoring : present state and prospects. *Agronomie* 19 : 543-578.

- Cheng, Y., Gamon, J.A., Fuentes, D.A., Mao, Z., Sims, D.A., Qiu, H.-l., Claudio, H., Huete, A., & Rahman, A.F. (2006). A multi-scale analysis of dynamic optical signals in a Southern California chaparral ecosystem: A comparison of field, AVIRIS and MODIS data. *Remote Sensing of Environment*, 103 (3): 369-378.
- Corp, L.A., Middleton, E.M., McMurtrey, J.E., Campbell, P.K., & Butcher, L.M. (2006). Fluorescence sensing techniques for vegetation assessment. *Applied Optics*, 45 : 1023-1033.
- Daumard, F., Goulas, Y., Ounis, A., Pedros, R., & Moya, I. (2007). Atmospheric correction of airborne passive measurements of fluorescence. In 10th Intl. Symposium on Physical Measurements and Spectral Signatures in Remote Sensing (eds M.E. Schaepman, S. Liang, N.E. Groot, and M. Kneubühler), Intl. Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences, Vol. XXXVI, ISPRS, Davos (CH).
- Daumard, F., Goulas, Y., Ounis, A., Pedros, R., & Moya, I. (2007). Correction of altitude effects on airborne fluorescence measurements. *ISPMSRS, Int. Symposium on Physical Measurements and Spectral Signature in Remote Sensing*, 12-14 Mars 2007 Davos, Switzerland, pp 376 – 381.
- Daumard, F., Champagne, S., Fournier, A., Goulas, Y., Ounis, A., Hanocq, J.F., & Moya, I. (2010). A field platform for long-term measurement of canopy fluorescence. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, 48 (9): 3358-3368.
- Daumard, F. (2010). Contribution à l'analyse de la lumière réfléchiée par la végétation pour la télédétection de la fluorescence chlorophyllienne (Doctoral dissertation, École Polytechnique – ParisTech, France), 368 pp.
- Daumard, F., Goulas, Y., Champagne, S., Fournier, A., Ounis, A., Oliosio, A., & Moya, I. (2011). Continuous monitoring of canopy level sun-induced chlorophyll fluorescence during the growth of a sorghum field. *IEEE Transaction on Geosciences and Remote Sensing*, submitted.
- Drolet, G.G., Middleton, E.M., Huemmrich, K.F., Hall, F.G., Amiro, B.D., Barr, A.G., Black, T.A., McCaughey, J.H., & Margolis, H.A. (2008). Regional mapping of gross light-use efficiency using MODIS spectral indices. *Remote Sensing of Environment*, 112 (6): 3064-3078.
- Drusch, M., Moreno, J., Goulas, Y., Miglietta, F., North, P., Rascher, U., Svanberg, S., & Verhoef, W. (2008). Candidate Earth Explorer Core Missions - Reports for Assessment: FLEX - FLuorescence EXplorer, *European Space Agency, Noordwijk*.
- Evain, S., Camenen, L., & Moya, I. (2001). Three channels detector for remote sensing of chlorophyll fluorescence and reflectance from vegetation. *8 th International Symposium: Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing*, M. Leroy, Aussois. 395-400.
- Evain, S., Ounis, A., Baret, F., Goulas, Y., Louis, J., Ducruet, J.-M., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2002). Passive vegetation fluorosensing using atmospheric oxygen absorption bands. *Proceedings of the First International Symposium on Recent Advances on Remote Sensing*. Torrent, Spain 16-20 September 2002. J.A. Sobrino Ed pp 509-513.

- Evain, S., Flexas, J., & Moya, I. (2004). A new instrument for passive remote sensing: 2. Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91 : 175-185.
- Falge, E., Baldocchi, D., Olson, R., Anthoni, P., Aubinet, M., Bernhofer, C., Burba, G., Ceulemans, R., Clement, R., Dolman, H., Granier, A., Gross, P., Grünwald, T., Hollinger, D., Jensen, N-O., Katul, G., Keronen, P., Kowalski, A., Ta Lai, C., Law, B.E., Meyers, T., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Pilegaard, K., Rannik, Ü., Rebmann, C., Suyker, A., Tenhunen, J., Tu, K., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., & Wofsy, S. (2001). Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 107 : 43-69.
- Flexas, J., Briantais, J.M., Cerovic, Z. Medrano, H., & Moya, I. (2000). Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grapevine leaves: A new remote sensing system. *Remote Sensing of Environment*, 73 : 283-297.
- Flexas, J., Escalona, J.M., Evain, S., Gulias, J., Moya, I., Osmond, C.B. & Medrano, H. (2002). Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurements as a tool to follow variations of net CO₂ assimilation and stomatal conductance during water-stress in C₃ plants. *Physiologia Plantarum* 114 : 231-240.
- Fournier, A., Moya, I., Champagne, S., Daumard, F., Goulas, Y., & Ounis, A. (2011). Canopy structure affects sun-induced chlorophyll fluorescence. Submitted.
- Fourty, T., & Baret, F. (1998). On spectral estimates of fresh leaf biochemistry. *International journal of remote sensing*, 19 : 1283-1297.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Bilger, W., Bjorkman, O., Fredeen, A.L., & Penuelas, J. (1990). Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies *Oecologia*, 85 (1): 1-7.
- Gamon, J.A., Penuelas, J., & Field, C.B. (1992). A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 41 : 35-44.
- Genty, B., Briantais, J.M., & Baker, N. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990 (1): 87-92.
- Gitelson, A.A., and Merzlyak, M.N. (1997). Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 18 : 2691-2697.
- Gitelson, A.A., Buschmann, C., & Lichtenthaler, H.K. (1998). Leaf chlorophyll fluorescence corrected for re-absorption by means of absorption and reflectance measurements. *Journal of Plant Physiology*, 152 (2-3): 283-296.
- Gitelson, A.A., Buschmann, C., & Lichtenthaler, H.K. (1999). The chlorophyll fluorescence ratio F-735/F-700 as an accurate measure of the chlorophyll content in plants. *Remote Sensing of Environment*, 69 : 296-302.

- Goerner, A., Reichstein, M., & Rambal, S. (2009). Tracking seasonal drought effects on ecosystem light use efficiency with satellite-based PRI in a Mediterranean forest. *Remote Sensing of Environment*, 113 (5): 1101-1111.
- Govindjee (1995). Sixty-three years since Kautsky : Chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 131-160.
- Govindjee (2002). A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection. *The plant cell*, 14 (8): 1663-1668.
- Grainger, J.F., & Ring, J. (1962). Anomalous Fraunhofer line profiles. *Nature*, 193.
- Guanter, L., Segl, K., Kaufmann, H., Verhoef, W., Gomez-Chova, L., Alonso, L., et al. (2009, January). Atmospheric corrections for fluorescence signal retrieval. *Final Report ESA-ESTEC Contract 20882/07/NL/LvH*.
- Guanter, L., Alonso, L., Gómez-Chova, L., Meroni, M., Preusker, R., Fischer, J., & Moreno, J. (2010). Developments for vegetation fluorescence retrieval from spaceborn high-resolution spectrometry in the O₂-A and O₂-B absorption bands. *Journal of geophysical research*, 115 : D19303.
- Guyot, G. (1989). Signatures spectrales des surfaces naturelles. Caen: Paradigme.
- Guyot, G. (1990). Optical properties of vegetation canopies. In *Applications of remote sensing in agriculture*, M. D. Steven and J. A. Clark, eds., pp. 19-43: Butterworth-Heinemann, 1990.
- Haefelin, M., Barthes, L., Bock, O., Boitel, C., Bony, S., Bouniol, D., Chepfer, H., Chiriaco, M., Cuesta, J., Delanoe, J., Drobinski, P., Dufresne, J.L., Flamant, C., Grall, M., Hodzic, A., Hourdin, F., Lapouge, R., Lemaitre, Y., Mathieu, A., Morille, Y., Naud, C., Noel, V., O'Hirok, W., Pelon, J., Pietras, C., Protat, A., Romand, B., Scialom, G., & Vautard, R., 2005. SARTA, a ground-based atmospheric observatory for clouds and aerosol research. *Annales Geophysicae*, 23 : 253-275.
- Hapke, B., DiMucci, D., Nelson, R. & Smythe, W. (1996). The cause of the hot spot in vegetation canopies and soils: shadow-hiding versus coherent backscatter. *Remote sensing of environment*, 58 : 63-68.
- Havaux, M., Strasser, R.J., & Greppin, H. (1991). Effects of incident light intensity on the yield of steady-state chlorophyll fluorescence in intact leaves, an example of bioenergetic homeostasis. *Environmental and experimental botany*, 31 (1): 23-32.
- Holt, N.E., Fleming, G.R., & Niogi, K.K. (2004). Toward an understanding of the mechanism of nonphotochemical quenching in green plants. *Biochemistry*, 43 : 8281-8289.
- Horton, P., ruban, A.V., & Walters, R.G. (1996). Regulation of light harvesting in green plants, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47 : 655-684
- Horton, P., Johnson, M.P., Perez-Bueno, M.L., Kiss, A.Z., & Ruban, A.V. (2008). Photosynthetic acclimation : does the dynamic structure and macro-organisation of photosystem II in higher plant grana membranes regulate light harvesting states ? *The FEBS journal*, 275 : 1069-1079.

- Jacquemoud, S., and Baret, F. (1990). PROSPECT – A model of leaf optical-properties spectra. *Remote Sensing of Environment*, 34 : 75-91.
- Jacquemoud, S., Féret, J.B., & Ustin, S.L. (2009). Compréhension et modélisation de la couleur des feuilles. In *École thématique interdisciplinaire du CNRS*. 23-27 mars 2009 – Ecole de printemps (Roussillon en Provence).
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M., & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination : Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and forest meteorology*, 121 : 19-35.
- Kautsky, H., & Hirsch, A; (1931). Neue versuche zur kholensaureassimilation. *Die Naturwissenschaften*, 19 : 964-964.
- Kolber, Z., Klimov, D., Ananyev, G., Rascher, U., Berry, J., & Osmond, B. (2005). Measuring photosynthetic parameters at a distance: laser induced fluorescence transient (LIFT) method for remote measurements of photosynthesis in terrestrial vegetation. *Photosynthesis research*, 84 : 121-129.
- Kooten, O., & Snel, J.F.H. (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plants stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25 : 147-150.
- Kowalski, S., Sartore, M., Burlett, R., Berbigier, P. & Loustau, D. (2003). The annual carbon budget of a French pine forest (*Pinus pinaster*) following harvest. *Global Change Biology*, 9 : 1051-1065.
- Krause, G. and Weis, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42 : 313-349.
- Kuusk, A. (1985). The hot spot effect of a uniform vegetative cover. *Soviet Journal of remote sensing*, 3 : 645-658.
- Lawlor, D.W. (1993). Photosynthesis: molecular, physiological, and environmental processes. Longman Scientific & Technical. ISBN 0582086574. 318p
- Lancashire, P.D., Bleiholder, H., Van Der Boom, T., Langelüddeke, P., Stauss, R., Weber, E. & Witzemberger, A. (1991). A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology*, 119 (3): 561-601.
- Lewis, P., & Saich, P. (2002) Radiative Transfer Theory at Optical and Microwave wavelengths applied to vegetation canopies: Part 1 MCs lecture, University College London, UK, à l'adresse www.geog.ucl.ac.uk/~plewis/vegsci2002/part1/notes/ au 20/08/2011.
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., Rinderle, U., & Schmuck, G. (1986). Application of chlorophyll fluorescence in ecophysiology. *Radiation and environmental Biophysics*, 25: 297-308.
- Lichtenthaler, H. K., & Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critical reviews in analytical chemistry*, 19 (S1): S29-S85.

- Lichtenthaler, H.K., Hak, R., & Rinderle, U. (1990). The chlorophyll fluorescence ratio F690/F730 in leaves of different chlorophyll content. *Photosynth. Research*, 25 : 295-298.
- Lichtenthaler, H.K., Wenzel, O., Buschmann, C., & Gitelson, A. (1998). Plant stress detection by reflectance and fluorescence. *Annals of the N.Y. Academy of Science*, 851 : 271-285.
- Link, F. (1951). Variations lumineuses de la Lune. *Bulletin Central Astronomique Institut Czechoslovakia*, 2 : 131-133.
- Louis, J. (2004). Télédétection et modélisation des signaux de fluorescence et de réflectance (PRI) des couverts végétaux (Doctoral dissertation, U. Paris 7 - Denis Diderot, France), 201 pp.
- Louis, J., Ounis, A., Ducruet, J.M., Evain, S., Laurila, T., Thum, T., Aurela, M., Wingsle, G., Alonso, L., Pedros, R., & Moya, I. (2005). remote sensing of sunlight-induced chlorophyll fluorescence and reflectance of Scots pine in the boreal forest during spring recovery. *Remote Sensing of Environment*, 96 : 37-48.
- Louis, J., Cerovic, Z.G., & Moya, I. (2006). Quantitative study of fluorescence excitation and emission spectra of bean leaves. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 85 : 65-71.
- Malkin, S., Armond, P.A., Mooney, H.A., & Fork, D.C; (1981). Photosystem II Photosynthetic unit sizes from fluorescence induction in leaves : Correlation to photosynthetic capacity. *Plant Physiology*, 67 : 570 - 579.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51, 659-668.
- Malenovský, Z., Mishra, K.B., Zemek, F., Rascher, U., & Nedbal, L. (2009). Scientific and technical challenges in remote sensing of plant canopy reflectance and fluorescence. *Journal of Experimental Botany*, 60 (11): 2987-3004.
- McFarlane, J.C., Watson, R.D., Theisen, A.F., Jakson, R.D., Ehrlner, W.L., Pinter, P.J. Jr., Idso, S.B., & Reginato, R.J. (1980). Plant stress detection by remote measurement of fluorescence. *Applied Optics*, 19 (19): 3287-3289.
- Measures, R.M., Houston, W., Bristow, M. (1973). Development and field-tests of a laser fluoreosensor for environmental monitoring. *Canadian aeronotics and space journal* 19(10): 501-506.
- Meroni, M., and Colombo, R. (2006). Leaf level detection of solar induced chlorophyll fluorescence by means of a subnanometer resolution spectroradiometer. *Remote Sensing of Environment*, 103 : 438-448.
- Meroni, M., Rossini, M., Picchi, V., Panigada, C., Cogliati, S., Nali, C., & Colombo, R. (2008). Assessing Steady-state Fluorescence and PRI from Hyperspectral Proximal Sensing as Early Indicators of Plant Stress: The Case of Ozone Exposure. *Sensors*, 8:1740-1754.

- Meroni, M., Panigada, C., Rossini, M., Picchi, V., Cogliati, S., & Colombo, R. (2008) Using optical remote sensing techniques to track the development of ozone-induced stress. *Environmental Pollution*, 157 (5): 1413-1420.
- Meroni, M., Rossini, M., Guanter, L., Alonso, L., Rascher, U., Colombo, R., & Moreno, J. (2009). Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sensing of Environment*, 113 (10): 2037-2051.
- Meroni, M., Busetto, L., Colombo, R., Guanter, L., Moreno, J., Verhoef, W. (2010). Performance of spectral fitting methods for vegetation fluorescence quantification. *Remote sensing of environment* 114 : 363-374.
- Méthy, M., Oliosio, A., & Trabaud, L. (1994). Chlorophyll fluorescence as a tool for management of plant resources. *Remote Sensing of Environment*, 47(1) : 2-9.
- Middleton, E., Corp, L., Daughtry, C., & Campbell, P. (2006). Chlorophyll Fluorescence Emissions of Vegetation Canopies From High Resolution Field Reflectance Spectra. *Geoscience and Remote Sensing Symposium*, IGARSS 2006.
- Miller, J., Berger, M., Goulas, Y., Jacquemoud, S., Louis, J., Mohammed, G., Moise, N., Moreno, J., Moya, I., Pedrós, R., Verhoef, W., Zarco-Tejada, P. (2005). Development of a vegetation fluorescence canopy model. *ESTEC publication*. FluorMOD final report.
- Moise, N., & Moya, I. (2004a). correlation between lifetime heterogeneity and kinetics heterogeneity during chlorophyll fluorescence induction in leaves : 1. Mono-frequency phase and modulation analysis reveals a conformational change of a PSII pigment complex during the IP thermal phase. *Biochimica et biophysica acta*, 1657 : 33-46.
- Moise, N., & Moya, I. (2004a). correlation between lifetime heterogeneity and kinetics heterogeneity during chlorophyll fluorescence induction in leaves : 2. Multi-frequency phase and modulation analysis evidences a loosely connected PSII pigment-protein complex. *Biochimica et biophysica acta*, 1657 : 46-60.
- Morales, F., Abadia, A., & Abadia, J. (1990). Characterization of the Xanthophyll Cycle and Other Photosynthetic Pigment Changes Induced by Iron Deficiency in Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology*, 94 : 607-613.
- Moureaux, C., Bodson, B. & Aubinet, M. (2008). Mesure des flux de CO₂ et bilan carboné des grandes cultures : état de la question et méthodologie. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 12(3):303-315.
- Moya, I., Guyot, G., & Goulas, Y. (1992). Remotely sensed blue and red fluorescence emission for monitoring vegetation. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 47 : 205-231.
- Moya, I., Camenen, L., Latouche, G., Mauxion, C., Evain, S., & Cerovic, Z.G. (1999). An instrument for the measurement of sunlight excited plant fluorescence. In G. Garab (Eds.), *Proceeding of the XIth International Congress on Photosynthesis*, 5: 4265-4370. Dordrecht : Kluwer academic publishing.

- Moya, I., Cerovic, Z.C., Evain, S., Goulas, Y., Ounis, A., & Stoll, M.P. (2001). Télédétection de l'activité photosynthétique : de la vérité terrain à la mesure satellitaire. In CNES (Eds.), *8th International Symposium : Physical measurements and signatures in remote sensing*. Aussois, France.
- Moya, I., Camenen, L., Evain, S., Goulas, Y., Cerovic, Z.G., Latouche, G., Flexas, J., & Ounis, A. (2004). A new instrument for passive remote sensing 1. Measurements of sunlight-induced chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 91:186-197.
- Moya, I., and Cerovic, Z.G. (2004). Remote Sensing of Chlorophyll Fluorescence : Instrumentation and analysis. In *Chlorophyll Fluorescence : A signature of photosynthesis*. (Papageorgiou & Govindjee), Kluwer academic, Dordrecht.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A., & Goulas, Y. (2006). First airborne multiwavelength passive chlorophyll fluorescence measurements over La Mancha (Spain) fields. *2nd International Symposium on Recent Advances in Quantitative Remote Sensing: RAQRS'II*, 25-29th September 2006, Torrent (Valencia)-Spain.
- Moya, I., Daumard, F., Moise, N., Ounis, A. & Goulas, Y. Sun-induced chlorophyll fluorescence at 687 nm and 760 nm: comparison of airborne and ground measurements. *Remote Sensing of Environment*, submitted for publication.
- Moya, I., Cartelat, A., Cerovic, Z.G., Ducruet, J.-M., Evain, S., Flexas, F., Goulas, Y., Louis, J., Meyer, S., Moise, N., & Ounis, A. (2003). Possible Approaches to Remote Sensing of Photosynthetic Activity. *IGARS geoscience and remote sensing symposium*, 21-25 Juillet, Toulouse, France, pp 588-590.
- Moya, I., and Flexas, J. (2010). Terrestrial photosynthesis in a changing environment. The molecular, physiological and ecological bases of photosynthesis driving its response to the environmental changes. *Remote sensing of photosynthesis.*, J. Flexas, F. Loreto, and H. Medrano, Cambridge University, 2010.
- Müller, P., Li, X.P., & Niyogi, K.K. (2001). Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125 : 1558-1566.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., & allakhverdiev, S.I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et biophysica acta*, 1767 : 414-421.
- Nilson, T. (1971). A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural meteorology*, 8: 25-38.
- Oliosio, A., Méthy, M. & Lacaze, B. (1992). Simulation of canopy fluorescence as a function of canopy structure and leaf fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 41(2-3):239-247.
- Ounis, A., Evain, S., Flexas, J., Tosti, S. & Moya, I. (2001). Adaptation of a PAM-fluorometer for remote sensing of chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research*, 68:113-120.

- Ounis, A. (2001). Télédétection de la fluorescence des couverts végétaux induite par laser : Application des techniques de corrélation temporelle microseconde et nanoseconde. Mémoire de thèse, Université Paris XI Orsay, 270 pp.
- Papageorgiou, G.C. and Govindjee (2004). Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis, Springer Netherlands.
- Pedros, R., Goulas, Y., Jacquemoud, S., Louis, J., & Moya, I. (2010). FluorMODleaf: A new leaf fluorescence emission model based on the PROSPECT model. *Remote Sensing of Environment*, 114: 155-167.
- Peguero-Pina, J.J., Morales, F., Flexas, J., Gil-Pelegrin, E., & Moya, I. (2008). Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index (PRI) and de_oxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Oecologia*, 156 : 1-11.
- Pérez-Priego, O., Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Sepulcre-Cantó, G., & Fereres, E. (2005). Detection of water stress in orchard trees with a high-resolution spectrometer through chlorophyll fluorescence In-Filling of the O2-A band. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 43: 2860–2869.
- Pfundel, E. (1998). Estimating the contribution of photosystem I to total leaf chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis research* 56:185-195.
- Pinty, B., Lavergne, T., Widlowski, J.L., Gobron, N., & Verstraete, M.M. (2009). On the need to observe vegetation canopies in the near-infrared to estimate visible light absorption. *Remote Sensing of Environment*, 113 (1): 10-23.
- Plascyk, J.A. (1975). The MK II Fraunhofer line discriminator (FLD-II) for airborne and orbital remote sensing of solar simulated luminescence. *Optical Engineering*, 14:339-346.
- Plascyk, J.A., and Gabriel, F.C. (1975). The Fraunhofer Line Discriminator MKII-An Airborne Instrument for Precise and Standardized Ecological Luminescence Measurement. *IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement*, 24 : 306-313.
- Pospisil, P. (1997). Mechanism of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in higher plants. *Photosynthetica*, 34 : 343-355.
- Prévo, L., Champion, I., & Guyot, G. (1993). Estimating surface soil moisture and leaf area index of a wheat canopy using a dual-frequency (C and X bands) scatterometer. *Remote Sensing of Environment*, 46 : 331-339.
- Ranson, K.J., Irons, J.R., Williams, D.L. (1994). Multispectral bidirectional reflectance of northern forest canopies with the advanced solid-state array spectroradiometer (ASAS). *Remote sensing of environment*, 47 (2): 276-289.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., & Bouharmont, J. (2003). Biologie végétale, Traduction de la 7e édition américaine par J. Bouharmont avec la collaboration de C.M. Evrard, 1 ère édition, De Boeck Université, Paris-Bruxelles, ISBN : 2-7445-0102-6, xxii + 944 pp.

- Rascher, U., Agati, G., Alonso, L., Cecchi, G., Champagne, S., Colombo, R., Damm, A., Daumard, F., de Miguel, E., Fernandez, G., Franch, B., Franke, J., Gerbig, C., Gioli, B., Gómez, J.A., Goulas, Y., Guanter, L., Gutiérrez-de-la-Cámara, Ó., Hamdi, K., Hostert, P., Jiménez, M., Kosvancova, M., Lognoli, D., Meroni, M., Miglietta, F., Moersch, A., Moreno, J., Moya, I., Neininger, B., Okujeni, A., Ounis, A., Palombi, L., Raimondi, V., Schickling, A., Sobrino, J.A., Stellmes, M., Toci, G., Toscano, P., Udelhoven, T., Van Der Linden, S., & Zaldei, A. (2009). CEFLES2: the remote sensing component to quantify photosynthetic efficiency from the leaf to the region by measuring sun-induced fluorescence in the oxygen absorption bands. *Biogeosciences Discussion*, 6: 2217-2266.
- Richardson, A., & Wiegand, C. (1977). Distinguishing vegetation from soil background information (by gray mapping of Landsat MSS data). *Photogrammetric engineering and remote sensing*, 43: 1541-1552.
- Rinderle, U., and Lichtenthaler, H. K. (1988). The chlorophyll fluorescence ratio F690/F735 as a possible stress indicator. Kluwer Academic Publishers, 1988.
- Rosema, A., Verhoef, W., Schroote, J., & Snel, J.F.H. (1991). Simulating fluorescence light-canopy interaction in support of laser-induced fluorescence measurements. *Remote Sensing of Environment* 37: 117-130.
- Rosema, A., Snel, J.F.H., Zahn, H., Buurmeijer, W.F. & Van Hove, L.W.A. (1998). The relation between laser-induced chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Remote Sensing of Environment*. 65:143-154.
- Rosenberg, N.J., Blad, B.L., & Verma, S.B. (1983). Microclimate: the biological environment: Wiley-interscience.
- Rossini, M., Meroni, M., Migliavacca, M., Manca, G., Cogliati, S., Busetto, L., Picchi, V., Cescatti, A., Seufert, G. & Colombo, R. (2010). High resolution field spectroscopy measurements for estimating gross ecosystem production in a rice field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150:1283-1296.
- Roujean, J.L., Leroy, M., Deschamps, P.Y. (1992). A bidirectional reflectance model of the earth's surface for the correction of remote sensing data. *Journal of geophysical research* 91 (18): 20,455-20,468.
- Rouse, J.W., Haas, R.H., Schell, J.A., & Deering, D.W. (1973). Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS. *NASA, Third ERTS Symposium 1* : 309-317.
- Ruban, A.V., Young, A.J., & Horton, P. (1993). Induction of Nonphotochemical Energy Dissipation and Absorbance Changes in Leaves (Evidence for Changes in the State of the Light-Harvesting System of Photosystem II in Vivo). *Plant Physiology*, 102:741-750.
- Schmid, H.P. (1994). Source areas for scalars and scalars fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, 67:293-318.
- Schmidt, W. *et al.* (1988). Luminescence of organic molecules theory and analytical applications in photosynthesis. In *Application of chlorophyll fluorescence*. Ed: Lichtenthaler, H.K. Kluwer academic publisher : 211-216.

- Schreiber, U. (1986). Detection of rapid induction kinetics with a new type of high-frequency modulated chlorophyll fluorometer. *Photosynthesis Research*, 9(1-2):261-272.
- Schreiber U., Schliwa, U. & Bilger, W (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 10(1-2):51-62.
- Schreiberg, U., & Bilger, W. (1993). Progress in Chlorophyll Fluorescence research: major developments During the Past Years in retrospect. *Progress in Botany* 54 : 151 – 173.
- Schreiber, U., Bilger, W., & Neubauer, C. (1994). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assesment of in vivo photosynthesis, in : Schulze, E.D. and Caldwell, M.M. (Eds.), *Ecophysiology of photosynthesis*, Springer-Verlag, Berlin, 49-70.
- Sioris, C.E., & Evans, W.F.J. (2000). Impact of rotational Raman scattering in the O₂ A band. *Geophysical Research Letters*, 27 : 4085-4088.
- Sioris, C.E., Courrèges-Lacosten, G.B., & stoll, M.P. (2003). Filling in of Fraunhofer lines by plant fluorescence: simulations for a nadir viewing satellite-borne instrument. *Journal of geophysical research - atmosphere*, 108 (14) : 1755.
- Stober, F., and Lichtenthaler, H.K. (1992). Changes of the laser-induced blue, green and red fluorescence signatures during greening of etiolated leaves of wheat. *Journal of Plant Physiology*, 140 (6): 673-680.
- Suarez, L., Zarco-Tejada, P.J., Sepulcre-Canto, G., Pérez-Priego, O., Miller, J., Jiménez-Muñoz, J., & Sobrino, J. (2008). Assessing canopy PRI for water stress detection with diurnal airborne imagery. *Remote Sensing of Environment*, 112: 560-575.
- Suarez, L., Zarco-Tejada, P. J., Berni, J. A. J., González-Dugo, V., & Fereres, E. (2009). Modelling PRI for water stress detection using radiative transfer models. *Remote Sensing of Environment*, 113 (4): 730-744.
- Tucker, C.J. (1977). Asymptotic nature of grass canopy spectral reflectance. *Applied Optics*, 16(5): 1151-1151.
- Tucker, C.J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote sensing of environment*, 8: 127-150.
- Tyystjärvi, E. (2008). Photoinhibition of photosystem II and photodamage of the oxygen evolving manganese cluster. *Coordination chemistry reviews*, 252 : 361-376.
- Valentini, R., Cecchi, G., Mazzinghi, P., Scarascia Mugnozza, G., Agati, G., Bazzani, M., De Angelis, P., Fusi, F., Matteucci, G., & Raimondi, V. (1994). Remote sensing of chlorophyll a fluorescence of vegetation canopies. II Physiological significance of fluorescence signal in response to environmental stresses. *Remote Sensing of Environment*, 47, 29-35.
- Verhoef, W. (1984). Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modelling: The SAIL model. *Remote Sensing of Environment*, 16: 125-141.

- Walker, D.A., Horton, P., Sivak, M. N., & Quick, W. P. (1983). Anti-parallel relationship between O₂ evolution and slow fluorescence induction kinetics. *Photobiochemistry and Photobiophysics*, 5 : 35–39.
- WALZ documentation PAM Chlorophyll Fluorometer (System Description, Operation Manual and Examples of Application). Heinz Walz, Germany
- Warren Wilson, J. (1960). Inclined point quadrats. *New Phytology*, 59 : 1-8.
- Watson, R.D., Hessin, T.D., Bigelow, R.C., & Hemphill, W.R. (1974). Prediction of the Fraunhofer line detectivity of luminescent materials (crude and refined oils, effluents and vegetation). In *9th International symposium on remote sensing of environment* (Ann arbour, MICH) 15-19 Apr. pp. 1959-1980.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G.J., Jonkheere, I., & Coppin, P. (2004). Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agricultural and forest meteorology*, 121 : 37-53.
- Wollman, F.A. (2001). State transition reveal the dynamics and flexibility of the photosynthetic apparatus. *The EMBO journal*, 20 : 3623-3630.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14 (6): 415-421.
- Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Mohammed, G., & Noland, T.L. (2000). Chlorophyll Fluorescence Effects on Vegetation Apparent Reflectance: I. Leaf-Level Measurements and Model Simulation. *Remote Sensing of Environment*, 74: 582-595.
- Zarco-Tejada, P.J., Miller, J.R., Mohammed, G.H., Noland, T.L., & Sampson, P.H. (2000). Chlorophyll Fluorescence effects on vegetation Apparent Reflectance : II. Laboratory and airborne Canopy-Level Measurements with Hyperspectral Data. *Remote Sensing of Environment*. 74: 596-608.
- Zarco-Tejada, P.J., Suarez, L., Berni, J., Sepulcre-Canto, G., Morales, F., & Miller, J. (2009). Imaging chlorophyll fluorescence with an airborne narrow-band multispectral camera for vegetation stress detection. *Remote Sensing of Environment*, 113: 1262-1275.

Résumé

La télédétection de la végétation continentale repose classiquement sur des indices de réflectance qui renseignent sur l'état des couverts (indice foliaire, fraction de trou, biomasse). L'émission de fluorescence qui accompagne l'activité photosynthétique est générée au sein du couvert. Elle porte une information sur le fonctionnement de la végétation. Différentes campagnes ont permis de suivre la fluorescence des couverts, néanmoins l'interprétation de ce signal en termes physiologiques nécessite de prendre en compte l'influence de la structure du couvert sur le signal de fluorescence. Le défi actuel est de passer du niveau de la feuille (2D) au niveau des couverts végétaux (3D).

Un premier travail a été le développement d'un dispositif pour la mesure quantitative de la déformation spectrale de l'émission de fluorescence lors du changement d'échelle. Dans un second temps ce dispositif, appliqué sur différents couverts dans le cadre d'une plateforme expérimentale dédiée à la fluorescence, a permis d'identifier les paramètres prépondérants de la déformation spectrale. La simulation à l'aide du modèle FluoSAIL confirme ces observations. Sur cette plateforme expérimentale, un couvert de blé sénescant (3D, non fluorescent) a également été suivi pour quantifier l'impact de la géométrie du couvert sur la mesure de fluorescence. Une simulation réalisée à l'aide des modèles SAIL et MODTRAN a permis de dégager les configurations de mesures pour lesquelles cet effet peut être négligé.

Les campagnes de mesures menées ont également permis d'approfondir la signification de la fluorescence mesurée au niveau du couvert. En particulier, la mesure simultanée de fluorescence et d'échanges gazeux d'un couvert agricole a permis l'étude de la relation entre les indices de fluorescence et l'assimilation de CO₂ du couvert.